

Вестник Московского университета

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Основан в ноябре 1946 г.

Серия 16 **БИОЛОГИЯ**

Издательство Московского университета

№ 4 • 2009 • ОКТЯБРЬ—ДЕКАБРЬ

Выходит один раз в три месяца

СОДЕРЖАНИЕ

Физиология

- Бакаева З.В., Багликова К.Е., Климова П.А., Андреева Л.А., Самонина Г.Е. Сопоставление гастропротекторных свойств семакса и его метаболитов 3
- Воронков Г.С. Инверсия сетчатки и перекресты зрительных волокон как нейроанатомические механизмы зеркальных преобразований 8

Физиология микроорганизмов

- Барский Е.Л., Саванина Я.В., Шандиева И.О., Лебедева А.Ф., Фаттахов С.Г., Лобакова Е.С. Действие мелафена на рост и физиологические параметры фототрофных и гетеротрофных микроорганизмов 14
- Асланян Р.Р., Тульский С.В., Григорян А.В., Бабусенко Е.С. Взаимодействие живой системы с электромагнитным полем 20

Микробиология

- Драчева Л.В., Дорожко Е.В., Аврамчук О.А., Короткова Е.И., Рыжкова Е.П., Хао Ли, Данилова И.В. Вольтамперометрическое исследование антиоксидантной активности жидких культур пропионовокислых бактерий. . . 24

Эмбриология

- Мелехова О.П., Чертихина Е.А. Асинхронность в развитии ооцитов у стерляди в индустриальных условиях 29

Микология и альгология

- Полубояринов П.А., Вихрева В.А., Лещенко П.П., Ариповский А.В., Лихачев А.Н. Образование элементарного селена при распаде молекулы селенорганического препарата ДАФС-25 под влиянием растущего мицелия грибов 33

Фауна, флора

- Воронова З.П., Мурашёв В.В. Особенности морфогенеза *Lupinus angustifolius* L. IV. Потенциал плодообразования и особенности его реализации у некоторых сортов 38

- Указатель статей, опубликованных в журнале “Вестник Московского университета. Серия 16. Биология” в 2009 году 50

CONTENTS

Physiology

- Bakaeva Z.V., Baglikova K.E., Klimova P.A., Andreeva L.A., Samonina G.E. The comparison of gastroprotective properties of semax and its metabolites. 3
- Voronkov G.S. Retina inversion and visual fiber crossings as neuroanatomical mirror transformation mechanisms 8

Microbiol Physiology

- Barsky E.L., Savanina Ya.V., Shandieva I.O., Lebedeva A.F., Fattakhov S.G., Lobakova E.S. Melafen action on growth and physiological parameters of phototrophic and geterotrophic microorganisms 14
- Aslanyan R.R., Tulsy S.V., Grigoryan A.V., Babusenko E.S. Interaction of alive system with electromagnetic field 20

Microbiology

- Dracheva L.V., Dorozhko E.V., Avramchuk O.A., Korotkova E.I., Ryzhkova E.P., Hao Lee, Danilova I.V. Antioxidant activity of propionic acid bacteria (in liquid cultures) investigated with volt-amperemetry. 24

Embriology

- Melekhova O.P., Chertikhina E.A. Asynchronous oocytes development in starlet under industrial conditions 29

Micology and Algology

- Poluboyarinov P.A., Vikhreva V.A., Leshchenko P.P., Aripovsky A.V., Likhachev A.N. Formation of elementary selenium decay of molecules of selenium-organic preparation DAFS-25 under influence of growing micelle of mushrooms. 33

Fauna, Flora

- Voronova Z.P., Murashov V.V. The peculiarities of the morphogenesis of some forms *Lupinus angustifolius* L. IV. The potential of fruit forming and the peculiarities of its realization 38

- Index of papers* published in "Vestnic Moskovskogo Universiteta. Biologia" in 2009 50

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 577.112.6:577.112.382

СОПОСТАВЛЕНИЕ ГАСТРОПРОТЕКТОРНЫХ СВОЙСТВ СЕМАКСА И ЕГО МЕТАБОЛИТОВ

З.В. Бакаева, К.Е. Багликова, П.А. Климова*, Л.А. Андреева*, Г.Е. Самонина

(кафедра физиологии человека и животных; e-mail: g_samonina@mail.ru)

Семакс (МЕНFPGP) увеличивает гомеостаз слизистой оболочки желудка к действию таких ulcerогенных факторов, как этанол и стресс. На стрессорной модели язвообразования семакс и его два метаболита — HFPGP и FPGP в большом диапазоне доз 0,06—3,7 мкмоль/кг, внутривентально, проявляют протекторные противоязвенные эффекты. На этаноловой модели только семакс в двух использованных дозах (0,06 и 0,37 мкмоль/кг) демонстрировал достоверное противоязвенное свойство. Предположили, что гастропротекторная активность семакса на периферические механизмы ulcerогенеза не зависит от активности его метаболитов. В отличие от этого, гастропротекторная активность семакса на центральные механизмы ulcerогенеза может определяться и активностью двух его метаболитов — HFPGP и FPGP.

Ключевые слова: семакс, метаболиты, гастропротекторные свойства.

Семакс был получен путем присоединения последовательности Pro-Gly-Pro к С-концу нестабильного пептида Met-Glu-His-Phe — фрагмента гипоталамического гормона кортикотропина — АКГГ(4—7). Полученный таким образом пептид МЕНFPGP проявил большую устойчивость к действию протеаз, что позволило существенно увеличить длительность его действия (Ашмарин и др., 1997).

Семакс, не обладая гормональной активностью, стимулирует обучение животных в различных тестах в норме и при патологии (Яснецов и др., 1995; Ашмарин и др., 1997), проявляет антигипоксические и антиамнестические свойства (Каплан и др., 1992; Яснецов и др., 1998), улучшает кровообращение мозга у людей и животных (Ашмарин и др., 1997; Хугаева, Александрин, 1997). В клинике семакс применяется для лечения больных с ишемическим инсультом (Мясоедов и др., 1999).

Изучение влияния семакса на процессы свертывания и тромбоза показало, что присоединение последовательности RGP к АКГГ_{4—7} не только усилило его изначальную биологическую активность, но и дополнило ее эффектами самого RGP. Так, *in vivo* семакс обладает несколько меньшей, чем у глипролинов, но достаточно выраженной антикоагулянтной, фибринолитической и антитромботической активностью. *In vitro* семакс нейтрален по отношению к параметрам гемостаза, что наводит на мысль о том, что для осуществления влияния на процессы фибринолиза и тромбоза необходим гидролиз семакса до RGP (Ашмарин и др.,

1996). Сам RGP является классическим глипролином с ярко выраженным антитромботическим, фибринолитическим и антикоагулянтным свойствами (Пасторова и др., 1998).

Семакс повышает устойчивость слизистой оболочки желудка (СОЖ) к действию ряда ulcerогенных факторов, таких как этанол и стресс. Он также препятствует развитию язв и ускоряет их заживление (Жуйкова и др., 2000).

Показано, что в присутствии плазматических мембран мозга крысы время полураспада семакса превышает 1 ч. Биодegradация пептида осуществляется преимущественно отщеплением N-концевых аминокислот от исходной пептидной последовательности. Основными продуктами биодegradации гептапептида являются HFPGP, FPGP и RGP с преобладанием пентапептида и трипептида (Долотов и др., 2004).

Защитные свойства RGP в отношении слизистой оболочки желудка (СОЖ) были показаны на различных классических экспериментальных моделях язвообразования (Абрамова и др., 1996; Samonina et al., 2000; Бакаева, Самонина, 2005). Метаболиты RGP — дипептиды PG и GP обнаруживаются в крови крыс уже через 30 мин (Золотарев и др., 2003) и обладают собственной дифференцированной гастропротективной активностью. PG более эффективен на моделях повреждения СОЖ, вызванных нарушением в основном периферических механизмов поддержания желудочного гомеостаза, GP — центральных (Абрамова и др., 1996).

* ИМГ РАН, г. Москва.

Противоязвенная активность других метаболитов семакса ранее не изучалась, поэтому целью настоящей работы было исследование возможного влияния этих пептидов на устойчивость СОЖ к таким повреждающим факторам, как этанол и стресс, а также анализ роли дериватов семакса в проявлении его гастропротекторных свойств.

Материалы и методы

Активность семакса (МЕНFPGP) и его метаболитов — HFPGP, FPGP и PGP, синтезированных в Институте молекулярной генетики РАН, исследовали на двух экспериментальных моделях язвообразования: этаноловой в дозах 0,06 и 0,37 мкмоль/кг, и стрессорной водоиммерсионной в дозах 0,06, 0,37 и 3,7 мкмоль/кг. Увеличение классической клинической дозы (0,06 мкмоль/кг) семакса и его метаболитов до 0,37 и 3,7 мкмоль/кг позволило нам сравнить противоязвенные эффекты исследуемых пептидов с эффектами глипролинов (PGP, PG и GP), известными противоязвенными агентами.

В качестве подопытных животных использовали в первом случае самцов беспородных белых крыс, во втором — самцов крыс линии Вистар массой 200—300 г. За сутки до опыта животных лишали пищи, а при этаноловой модели и воды, и помещали в клетку с решетчатым дном для предотвращения капрофагии. Опытным и контрольным животным за 1 ч до ulcerогенеза внутрибрюшинно вводили исследуемый препарат в объеме 0,5 мл/200 г веса или физиологический раствор в таком же объеме.

Спустя 1 ч после инъекции препарата крысам интрагастрально вводили 96%-й этанол в объеме 1 мл/200 г массы тела или помещали в бассейн с водой (температура воды 21°), где они плавали в течение получаса. Далее животных обтирали и помещали в теплые обогреваемые клетки. Через 1 ч крыс умерщвляли эфиром.

Площадь каждого язвенного поражения в мм² оценивали с помощью бинокля с окулярмикрометром. Далее вычисляли суммарную площадь повреждений в каждом желудке. Так как средняя площадь повреждений у контрольных животных в разных экспериментах значительно варьировала, площади повреждения нормировали, т.е. представляли в процентах к среднему контрольному значению в каждом конкретном эксперименте. Для каждой группы вычисляли среднюю площадь язвенных поражений, т.е. величину повреждений в процентах к контролю. Противоязвенное действие препаратов выражали как обратную величину, т.е. на сколько процентов действие пептидов уменьшает среднюю площадь опытных язв по сравнению с контролем. Для оценки статистической достоверности различий групп использовали компьютерную программу Statistica 5.0, LSD-тест.

Эксперименты с животными выполняли в соответствии с этическими принципами и нормативными документами, рекомендованными Европейским научным фондом и Хельсинкской декларацией о гуманном отношении к животным.

Результаты и обсуждение

Через 1 ч после введения этанола на СОЖ выявляются большие повреждения, выражающиеся в значительных геморрагиях и эрозиях большой протяженности. При стрессорном методе вызова язв на слизистой оболочке образуются точечные эрозивные повреждения размером от 0,1 × 0,1 мм до 1 × 1 мм, которые в литературе называются стрессорными язвами.

В развитии язвенных повреждений участвуют как периферические, так и центральные механизмы, которые могут иметь различный вклад в развитие язвенной болезни желудка. Развитие этаноловых повреждений СОЖ в основном связано с периферическими механизмами ulcerогенеза (Sibilia et al., 2003), стрессорное действие холодового плавления — с центральными механизмами (Mayer, 2000).

Этаноловая модель язвообразования. В группе, предварительно получившей семакс в классической клинической дозе 0,06 мкмоль/кг, этаноловые повреждения составили 36% по сравнению с площадью повреждения у контрольных животных, принятой за 100% (рис. 1). Противоязвенный эффект составил 64%. Несколько меньший противоязвенный эффект (60%) проявил тетрапептид FPGP. Пентапептид HFPGP практически не влиял на этаноловое язвообразование.

Увеличение дозы семакса в 6 раз почти не изменило его гастропротекторного действия (рис. 1). Интересно, что в дозе 0,37 мкмоль/кг произошла инверсия эффектов пента- и тетрапептидов. У HFPGP наблюдалась значительная гастропротекция — 80%, FPGP проявлял лишь тенденцию.

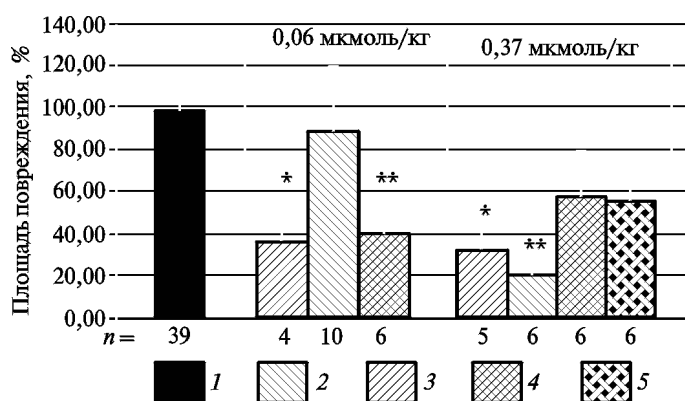


Рис. 1. Влияние семакса и его метаболитов на этаноловое язвообразование у крыс. *P < 0,05; **P < 0,01 к контролю, n — количество животных в группе. 1 — контроль, 2 — МЕНFPGP, 3 — HFPGP, 4 — FPGP, 5 — PGP

Известно, что гастропротекторный эффект трипептида PGP стабилен в широком диапазоне доз от 0,5 до 53 мкмоль/кг. Аналогично ему действует дипептид PG, а вот GP уменьшает этаноловые повреждения только при увеличении дозы до 53 мкмоль/кг (Жуйкова и др., 2003).

Вероятно, дальнейший гидролиз FPGR не дает метаболита PGP, так как в классической дозе глипролинов 3,7 мкмоль/кг тетрапептид не действует (на рис. 1 не показано), в то время как трипептид обладает ярко выраженной противоязвенной активностью (Жуйкова и др., 2003). Эффект FPGR, а точнее его отсутствие, напоминает индифферентные свойства GP в отношении повреждений, вызванных периферическими механизмами ulcerogenesis. Поэтому можно предположить, что дальнейшим продуктом гидролиза FPGR может быть именно GP, не проявляющий защитных свойств на этаноловой модели язвообразования. Не исключено, что методика, используемая авторами (Долотов и др., 2004) при исследовании биodeградации семакса в присутствии плазматических мембран мозга крысы, не позволила выявить короткие дипептиды в инкубационной смеси.

Таким образом, защита семаксом СОЖ от этаноловых повреждений определяется, по-видимому, действием гептапептида в целом, при этом его метаболиты обладают собственными, зависимыми от дозы гастропротекторными эффектами. В нашей практике имеются результаты, указывающие на противоязвенную активность таких тетрапептидов, как GPGG (Абрамова и др., 1996) и GPGR (Багликова и др., 2009), хотя FPGR нельзя отнести к глипролинам из-за наличия в молекуле фенилаланина.

Стрессорная водоиммерсионная модель язвообразования. На стрессорной модели семакс в дозах 0,06 и 0,37 мкмоль/кг имел примерно одинаковую противоязвенную активность — 60%, в дозе 3,7 мкмоль/кг — 89% (рис. 2). Этот эффект на 18% больше, чем действие самого активного в отношении стрессорных язв глипролина — дипептида GP в классической дозе 3,7 мкмоль/кг (Жуйкова и др., 2003а). Дериваты семакса HFPGP и FPGR в дозе 0,06 мкмоль/кг проявили значительные гастропротекторные эффекты — 92 и 90% соответственно. Увеличение доз в 6 и 60 раз практически не изменило эти свойства. Сопоставление противоязвенных эффектов МЕНFPGR и его непосредственных метаболитов — HFPGP, FPGR и PGP — при введении их в дозе 3,7 мкмоль/кг показало достоверное повышение устойчивости СОЖ к действию стресса с наибольшей тенденцией эффективности для МЕНFPGR.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова М.А., Самонина Г.Е., Ашмарин И.П. 1996. Пролин и простейшие пролинсо-

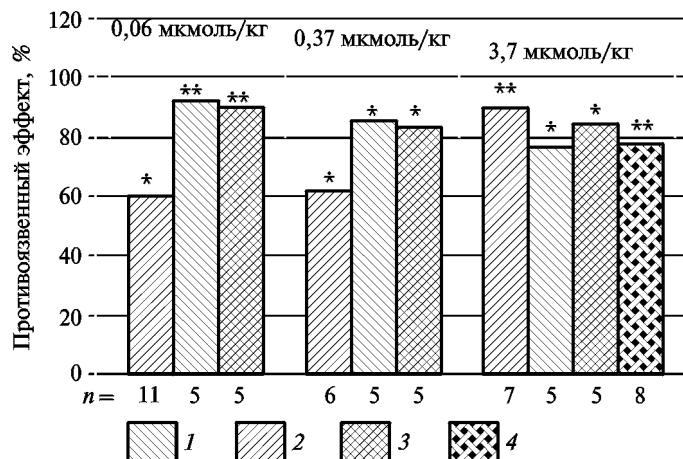


Рис. 2. Влияние семакса и его метаболитов на стрессорное язвообразование у крыс. *P < 0,005; **P < 0,001 к контролю. 1 — МЕНFPGR, 2 — HFPGP, 3 — FPGR PGP, 4 — Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Таким образом, метаболиты семакса — HFPGP и FPGR — обладают собственным гастропротекторным потенциалом в большом диапазоне доз — от 0,06 до 3,7 мкмоль/кг при внутрибрюшинном введении и могут вносить свой вклад в проявление защитных свойств МЕНFPGR в отношении слизистой желудка от воздействия стресса. Достоверно высокий протекторный эффект гептапептида выявляется только при самой большой используемой дозе.

Итак, полученные нами данные еще раз свидетельствуют о том, что гастропротективные свойства семакса могут осуществляться как на периферическом, так и на центральном уровне. Основными механизмами противоязвенного действия семакса могут быть его влияние на кровоток (Жуйкова и др., 2002), на желудочную секрецию (Жуйкова и др., 2003б) и на ЦНС (Яснецов и др., 1995; Ашмарин и др., 1997).

Следует полагать, что противоязвенная активность семакса в отношении повреждений, вызванных периферическими механизмами ulcerogenesis, в основном определяется эффектами самого гептапептида и почти не зависит от продуктов его гидролиза. Гастропротекторное действие МЕНFPGR в отношении язв, вызванных центральными нарушениями регуляции желудочного гомеостаза, может быть связана с высвобождением его метаболитов — HFPGP и FPGR.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06—04 48833).

слизистой оболочки желудка // Нейрохимия. **13**. Вып. 3. 209—214.

Ашмарин И.П., Ляпина Л.А., Пасторова В.Е. 1996. Модуляция гемостатических реакций *in vitro* и *in vivo* представителями семейств регуляторных пептидов // Вестн. РАМН. № 6. 50—57.

Ашмарин И.П., Незавибатько В.Н., Мясоедов Н.Ф., Каменский А.А., Гривенников И.А., Пономарева-Степная М.А., Андреева Л.А., Каплан А.Я., Кошелев В.Б., Рясина Т.В. 1997. Ноотропный аналог адренокортикотропина 4—10 — семакс (15-летний опыт разработки и изучения) // Журн. высш. нервн. деятельности. **47**. Вып. 2. 420—430.

Багликова К.Е., Труфанова А.В., Бакаева З.В., Самонина Г.Е., Андреева Л.А., Климова П.А., Васильковский Б.В. 2009. Влияние гидроксипролин- и пролинсодержащих глипролинов на этаноловое язвообразование у крыс // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 1. 3—8.

Бакаева З.В., Самонина Г.Е. 2005. Влияние глипролинов на развитие и заживление ацетатных язв у крыс // Патологическая физиология и экспериментальная терапия. № 2. 25—27.

Долотов О.В., Золотарев Ю.А., Дорохова Е.М., Андреева Л.А., Алфеева Л.Ю., Гривенников И.А., Мясоедов Н.Ф. 2004. Связывание аналога АСТН-(4—10)-гептапептида семакс с плазматическими мембранами базальных ядер переднего мозга крысы и его биодеградация // Биоорганическая химия. **30**. № 3. 241—246.

Жуйкова С.Е., Смирнова Е.А., Бакаева З.В., Самонина Г.Е. 2000. Влияние семакса на гомеостаз слизистой оболочки желудка белых крыс // Бюл. эксперимент. биол. и мед. **129**. № 10. 300—302.

Жуйкова С.Е., Сергеев В.И., Самонина Г.Е., Мясоедов Н.Ф. 2002. Влияние семакса на индометациновое язвообразование у крыс и один из возможных механизмов его действия // Бюл. эксперимент. биол. и мед. **133**. № 6. 665—667.

Жуйкова С.Е., Бакаева З.В., Самонина Г.Е. 2003а. Дифференцированные противоязвенные эффекты возможных метаболитов пептида PGP—PG и GP — на этаноловой и стрессорной моделях вызова язв у крыс // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 2. 20—22.

Жуйкова С.Е., Хропычева Р.П., Золотарев В.А., Поленов С.А., Самонина Г.Е. 2003б. Новые пептидные регуляторы желудочной секреции крыс (амилин, PGP и семакс) // Эксперимент. и клинич. гастроэнтерология. № 2. 86—91.

Золотарев Ю.А., Жуйкова С.Е., Ашмарин И.П., Мясоедов Н.Ф., Васильковский Б.В., Самонина Г.Е. 2003. Метаболизм пептида PGP при разных способах введения // Бюл. эксперимент. биол. и мед. **135**. № 4. 423—426.

Каплан А.Я., Кошелев В.Б., Незавибатько В.Н., Ашмарин И.П. 1992. Повышение устойчивости организма к гипоксии с помощью нейропептидного лекарственного препарата семакс // Физиология человека. **18**. № 5. 104—107.

Мясоедов Н.Ф., Скворцова В.И., Насонов Е.Л., Журавлева Е.Ю., Гривенников И.А., Арсеньева Е.Л., Суханов И.И. 1999. Изучение механизмов нейропротективного действия семакса в остром периоде ишемического инсульта // Журн. неврол. психиат. **99**. № 5. 15—19.

Пасторова В.Е., Ляпина Л.А., Смолина Т.Ю., Ашмарин И.П. 1998. Антикоагулянтные и фибринолитические эффекты коротких пролинсодержащих пептидов // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. 390—394.

Хугаева В.К., Александрин В.В. 1997. Зависимость терапевтического эффекта пептидного препарата семакс от степени тяжести ишемии мозга // Бюл. эксперимент. биол. и мед. **124**. № 7. 39—42.

Яснецов В.В., Попов В.М., Киселева Н.М., Каменский А.А., Незавибатько В.Н. 1995. Вестибулярные и антиамнестические свойства фрагментов адренокортикотропного гормона и их аналогов // Бюл. эксперимент. биол. и мед. **119**. № 6. 634—636.

Яснецов В.В., Крылова И.Н., Проворнова Н.А. 1998. Фармакологическая коррекция нарушений мнестических функций, вызванных гипоксией и ишемией головного мозга у крыс // Авиакосмическая и экологическая медицина. **132**. № 1. 55—60.

Mayer E.A. 2000. The neurobiology of stress and gastrointestinal disease (review) // Gut. **47**. 861—869.

Samonina G., Lyapina L., Kopylova G., Pastorova V., Bakaeva Z., Jeliashnik N., Zuykova S., Ashmarin I. 2000. Protection of gastric mucosal integrity by gelatin and simple proline-containing peptides // Pathophysiology. N 7. 69—73.

Sibilia V., Rindi G., Pagani F., Rapetti D., Locatelli V., Torsello A., Campanini N., Deghenghi R., Netti C. 2003. Ghrelin protects against ethanol-induced gastric ulcers in rats: studies on the mechanisms of action // Endocrinology. **144**. N 1. 353—359.

Поступила в редакцию
25.12.06

THE COMPARISON OF GASTROPROTECTIVE PROPERTIES OF SEMAX AND ITS METABOLITES

Z.V. Bakaeva, K.E. Baglikova, P.A. Klimova, L.A. Andreeva, G.E. Samonina

Semax (MEHFPGP) increases of gastric mucosal homeostasis to such ulcerogenic factors as ethanol and stress. On stress ulcer model Semax and its two metabolites — HFPGP and FPGP in the wide range of doses — 0,06—3,7 mkmol/kg show protective antiulcer properties. On ethanol ulcer model only Semax in both of used doses (0,06 and 0,37 mkmol/kg) demonstrates reliable protective antiulcer property. It was supposed that Semax's gastroprotective activity concerning of

peripheral mechanisms of ulcerogenese did not depend on its metabolites. On the contrary to this fact Semax's gastroprotective activity connected with central mechanisms of ulcerogenesis may be caused and gastroprotective activity of HFPGP and FPGP.

Key words: *semax, metabolites, gastroprotective activity.*

Сведения об авторах

Бакаева Занда Валерьевна — докторант кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-46-04; e-mail: Элиста.Zanda@bk.mail.ru

Багликова Кермен Евгеньевна — преподаватель Калмыцкого государственного университета. Тел. (495) 939-46-04; e-mail: kermenev@mail.ru

Климова Полина Александровна — лаборант ИМГ РАН. Тел. (495) 939-46-04; e-mail: g_samonina@gmail.com

Андреева Людмила Александровна — зав. сектором ИМГ РАН. Тел. (495) 939-46-04; e-mail: landr@img.ras.ru

Самонина Галина Ефимовна — докт. биол. наук, проф. кафедры физиологии человека и животных биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-46-04; e-mail: g_samonina@gmail.com

УДК 612.84

ИНВЕРСИЯ СЕТЧАТКИ И ПЕРЕКРЕСТЫ ЗРИТЕЛЬНЫХ ВОЛОКОН КАК НЕЙРОАНАТОМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЗЕРКАЛЬНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Г.С. Воронков

(кафедра высшей нервной деятельности; e-mail: av13675@yandex.ru)

В результате анализа литературных данных получены свидетельства о том, что известные анатомо-физиологические феномены, перекресты зрительных волокон и инверсия сетчатки, хорошо изученные в нейроанатомическом плане, но остающиеся до сих пор без общепринятого объяснения в функциональном плане, являются механизмами зеркальных преобразований. Благодаря этим механизмам обеспечивается формирование такой нейронной модели (карты, проекции), оси координат которой на воспринимающей стороне направлены незеркально (а на отдающей — зеркально) таковым исходного оригинала — “лица” единого поля зрения и “лица” его составляющих, полей зрения. Без этих преобразований оси координат на воспринимающей стороне нейронной модели были бы направлены зеркально, как это имеет место у оптической проекции.

Ключевые слова: инверсия сетчатки, перекресты зрительных волокон, зеркальные преобразования (соответствия), проекции полей зрения.

Инверсия сетчатки (ИС) и перекрест в хиазме (ПХ) позвоночных — хорошо известные морфофизиологические феномены. Однако какой цели они служат, до сих пор остается неизвестным (Хьюбел, 1990). У беспозвоночных сетчатка, как правило, не инвертирована. В то же время у них имеет место перекрест рецепторных аксонов на ипсилатеральной глазу стороне (Sajal, 1917; Заварзин, 1950), отсутствующий у позвоночных. Биологическая роль этого “ипсилатерального” перекреста (ИП) тоже не имеет удовлетворительного объяснения (Bullock, Horridge, 1965).

Целью данного сообщения является: 1) показать, что в последовательности экранных структур зрительного пути проекция (модель) поля зрения (ПЗ) после ИП (у беспозвоночных) или после ИС (у позвоночных), а также проекция единого поля зрения (ЕПЗ) после ПХ являются зеркальными¹ по отношению к непосредственно предшествующей модели ПЗ и ЕПЗ соответственно. Это будет свидетельствовать о том, что ИП, ИС и ПХ являются механизмами зеркальных преобразований (соответствий)², 2) показать, что эти механизмы — ПХ, а также ИП и ИС — направлены на формирование такой нейронной модели ЕПЗ и такой модели каждой его составляющей — ПЗ, отдающая сторона

каждой из которых была бы зеркальна (а воспринимающая — незеркальна) соответственно “лицу” исходного ЕПЗ и “лицу” исходного ПЗ.

Краткое описание феноменов

Инверсия сетчатки (ИС). У всех позвоночных сетчатка инвертирована. Это означает, что ее рецепторный слой обращен воспринимающей стороной от хрусталика, от света, а отдающей — навстречу свету. Такой слой можно сравнить (с точки зрения зеркальности его воспринимающей стороны) с фотопленкой, обращенной эмульсионной стороной от объектива, от света. У большинства беспозвоночных сетчатка не инвертирована, т.е. ее слой рецепторов обращен воспринимающей стороной к свету, а отдающей — от света. Такой слой можно сравнить с фотопленкой, обращенной эмульсионной стороной к объективу.

Ипсилатеральный перекрест (ИП). Наиболее известен перекрест зрительных волокон в хиазме позвоночных. Менее известно, что у большинства беспозвоночных (тех, сетчатка которых не инвертирована) имеет место еще перекрест, который можно назвать “ипсилатеральным”. Это перекрест аксонов фоторецепторов (фоторецепторы у беспозвоночных, в отличие от таковых у позвоночных, имеют длин-

¹ Зеркальные друг другу объекты, например двумерный объект и его отображение в зеркале, отличаются друг от друга направлением координатных осей на их “лицевых” сторонах. При сравнении “лиц” таких объектов видно, что при одинаковой направленности осей в одной паре одноименных осей в другой паре осей оси имеют обратные друг другу направления.

² Ниже в тексте термин “соответствие” часто опускается как пока малоупотребляемый в физиологической литературе. В то же время именно термин “механизм зеркального соответствия” наиболее адекватно отражает функциональную суть описываемых феноменов — ИС, ИП и ПХ.

ный аксон), он находится на той же стороне, где находится глаз. Особенность его состоит еще в том, что точки нейронного слоя, в которые проецируются вертикальные (у моллюска осьминога) или горизонтальные (в фасеточном глазу у насекомых) ряды точек рецепторного слоя располагаются в обратном (зеркальном) порядке, по сравнению с таковыми рецепторного слоя. При этом проекция по типу точка в точку сохраняется.

Перекрест в хиазме (ПХ) позвоночных. У ряда позвоночных (например, некоторые птицы) ПХ является полным (ПХп); у многих других позвоночных (например, приматы) он частичный — (ПХч). Позвоночные с полным перекрестом имеют неперекрывающиеся ПЗ, тогда как у позвоночных с частичным перекрестом ПЗ перекрываются. Другими словами, у позвоночных с полным ПХ ПЗ не пересекают (не “перехлестывают” за) вертикаль — ось симметрии ЕПЗ, по левую и правую стороны от которой симметрично располагаются ПЗ. Поэтому каждое ПЗ этих животных является полностью ипсилатеральным глазу. У позвоночных с частичным ПХ ПЗ пересекают (“перехлестывают” за) ось симметрии ЕПЗ. Поэтому каждое ПЗ этих позвоночных делится осью симметрии ЕПЗ на две, обычно неравные, ипси- и контралатеральную части. Перекрест, т.е. переход в контралатеральное полушарие, осуществляют волокна глаза, “видящие” только ипсилатеральную часть ЕПЗ, т.е. “видящие” либо полностью ипсилатеральное ПЗ (в случае ПХп), либо только его ипсилатеральную часть (в случае ПХч).

ИП, ИС и ПХ как механизмы зеркальных преобразований

ИП. На рис. 1 представлена схема проекций ПЗ на рецепторный и нейронный слои в зрительной системе осьминога *Octopus*. Она построена на основе нейроанатомических данных, суммированных в фундаментальном труде Баллока и Хорриджа (Bullock, Horridge, 1965).

Хрусталик создает на неинвертированном рецепторном слое, как на экране, оптическую проекцию ПЗ (и объекта в нем). Или, другими словами, устанавливает соответствие по типу точка в точку (но по законам оптики) всех точек ПЗ с точками рецепторного слоя. Оптическая проекция ПЗ (оптическая модель ПЗ) на воспринимающей стороне является повернутой “с ног на голову” и зеркальной в отношении оригинала (ПЗ). (В литературе зеркальный характер оптической проекции, как правило, не отмечается или ему не придается значения.) Поэтому создающаяся рецепторная модель ПЗ с воспринимающей стороны идентична оптической проекции: она повернутая и зеркальная.

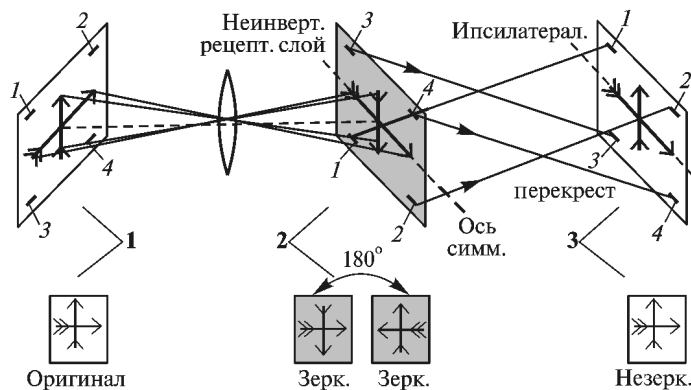


Рис. 1. Ипсилатеральный перекрест (ИП) в зрительной системе беспозвоночного (осьминог *Octopus*) как механизм зеркального преобразования:

1 — поле зрения (ПЗ). 2 — рецепторная модель ПЗ. Она рассматривается также как обычный экран. 3 — первая нейронная модель ПЗ. Стрелки в ПЗ и моделях — принятое направление осей координат в ПЗ и таковое, “создающееся” в моделях соответственно; они же — объект в ПЗ и в моделях. Нижний ряд изображений — “лицо” ПЗ и виды на воспринимающую сторону его моделей. 1—4 — точки ПЗ и поставленные им в соответствие точки в рецепторной (2) и нейронной (3) моделях. Точечной заливкой окрашена та сторона модели, со стороны которой модель зеркальна “лицу” ПЗ

В свою очередь с помощью аксонов точки отдающей стороны рецепторной модели устанавливаются однозначное соответствие с точками следующего, нейронного слоя. Однако благодаря ИП вертикальная ось координат нейронной модели ПЗ меняет, как можно видеть на рис. 1, свое направление на обратное, зеркальное (в сравнении с таковой у рецепторной модели). Таким образом, нейронная модель ПЗ (и нейронная модель изображения в нем) является зеркальной в отношении рецепторной модели. Из этого следует вывод, что ИП есть механизм зеркального преобразования. Кроме того, можно также видеть, что нейронная модель ПЗ является зеркальной в отношении рецепторной модели. Из этого следует вывод (наблюдение), что механизм ИП направлен на формирование нейронной модели ПЗ, воспринимающая сторона которой незеркальна оригиналу.

На рис. 2 представлена схема проекций ПЗ на рецепторный и нейронный слои в зрительной системе насекомого. Она построена на основе известных нейроанатомических данных (Мазохин-Поршняков, 1983).

Поскольку фасеточный глаз насекомого не имеет для рецепторных единиц-омматидиев общего хрусталика, “составное” ПЗ глаза как бы “отпечатывается” на омматидиевом (рецепторном) слое. Как можно видеть, создаваемая при этом рецепторная модель ПЗ оказывается неперевернутой, но тоже (как и у осьминога) зеркальной (с воспринимающей стороны) своему оригиналу — ПЗ. Благо-

³ Оригинал всегда обращен “лицом” (источником света) к воспринимающей системе, а модель, рецепторная или нейронная, всегда здесь, кроме оговоренных случаев, рассматривается с ее воспринимающей (дендритной) стороны.

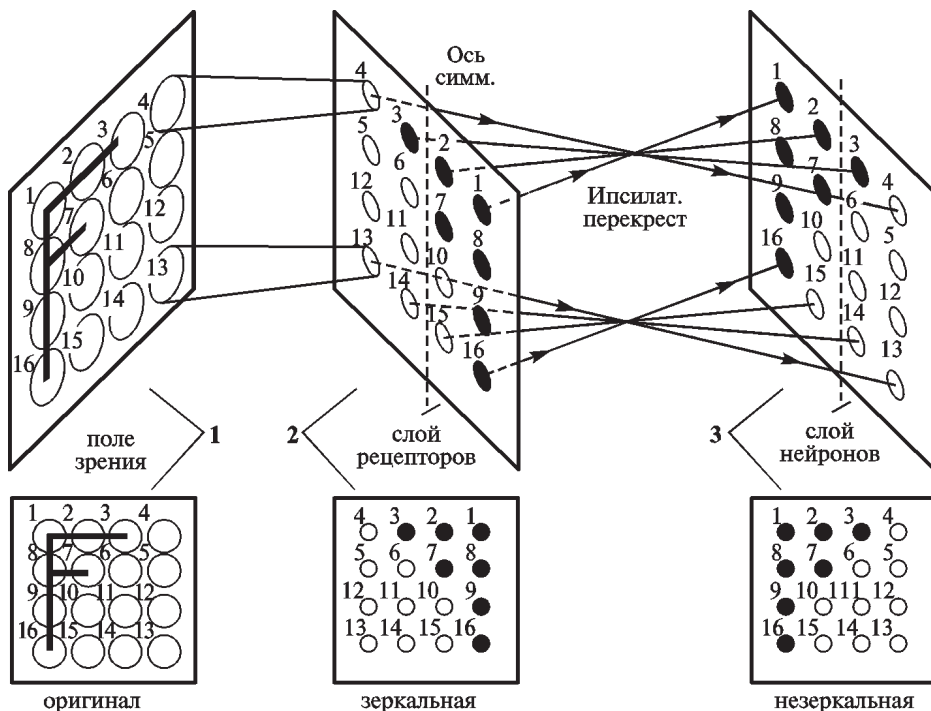


Рис. 2. Ипсилатеральный перекрест (ИП) в зрительной системе беспозвоночного (насекомое с фасеточными глазами) как механизм зеркального преобразования:

1 — поле зрения (ПЗ), составленное из полей зрения отдельных омматидиев. F — объект в ПЗ. 2 — рецепторная модель ПЗ и объекта в нем. 3 — первая нейронная модель ПЗ и объекта в нем. 1–16 — точки-участки ПЗ и поставленные им в соответствие точки-омматидии рецепторной и точки-участки нейронной моделей ПЗ. Изображению F (в ПЗ) соответствует изображение из темных (активированных) точек в рецепторной и нейронной моделях. Внизу — “лицо” ПЗ и виды на воспринимающую сторону его моделей

даря ИП следующая, нейронная модель оказывается, как можно видеть, зеркальной предшествующей, рецепторной, модели и незеркальной исходному оригиналу — ПЗ. Таким образом, как и у осьминога, у насекомых механизм ИП является механизмом зеркального преобразования, и направлен этот механизм на формирование нейронной модели ПЗ, незеркальной оригиналу с воспринимающей стороны.

ИС позвоночных. На рис. 3 представлена схема рецепторной и нейронных проекций ПЗ в глазу позвоночных (в том числе человека). Как и у осьминога, хрусталик создает на рецепторном слое, как на экране, оптическую проекцию ПЗ, повернутую и зеркальную в сравнении с оригиналом. С обратной стороны экрана эта оптическая проекция, хотя и остается повернутой “с ног на голову”, является, естественно, зеркальной той, что создается на воспринимающей его стороне⁴. Однако именно эта, обратная, сторона экрана является воспринимающей стороной инвертированного рецепторного слоя. Поэтому создаваемая рецепторная модель (с ее воспринимающей стороны) является зеркальной (а с отдающей — незеркальной) в отношении оптической модели на воспринима-

ющей стороне экрана. Таким образом, благодаря ИС рецепторная модель (с ее воспринимающей стороны) в инвертированной сетчатке оказывается сформированной сразу как незеркальная (а с отдающей — как зеркальная) в отношении исходного оригинала, ПЗ.

Таким образом, рецепторная модель до инверсии (такая модель характеризует большинство беспозвоночных) и рецепторная модель после инверсии (такая модель характеризует всех позвоночных) зеркальны друг другу. Это свидетельствует о том, что ИС есть механизм зеркального преобразования (точнее, механизм, эквивалентный механизму зеркального преобразования — см. ниже, сноска 5).

Известно, что вследствие плотного прилегания друг к другу каждый предшествующий слой сетчатки как бы отпечатывается на следующем слое и что отпечаток всегда зеркален в отношении печати. В силу того, что

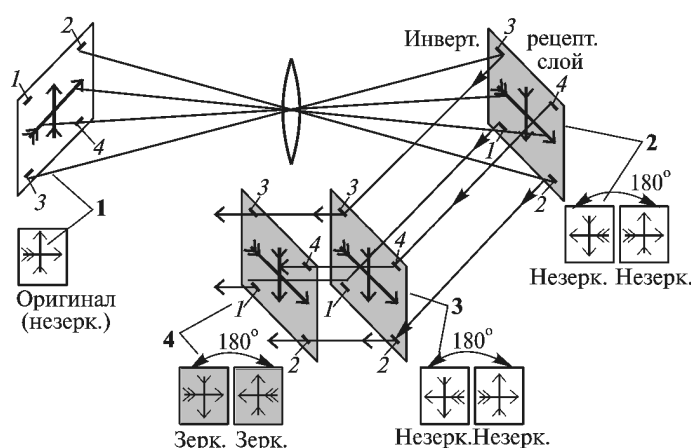


Рис. 3. Инверсия сетчатки (ИС) позвоночных животных как механизм зеркального преобразования:

1 — поле зрения (ПЗ). Внизу — “лицо” ПЗ. 2 — рецепторная модель ПЗ в инвертированной сетчатке. Внизу — вид на воспринимающую сторону модели. 3 и 4 — нейронные модели ПЗ (биполярная и ганглиозная соответственно). Внизу — вид на отдающую сторону модели. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

отдающая сторона рецепторной модели ПЗ у позвоночных зеркальна исходному ПЗ (как показано выше), и что она “отпечатывается” на воспринимающей стороне нейронного биполярного слоя

⁴ Зеркальность сторон плоскости — атрибутивное свойство любой плоскости.

сетчатки, последний с воспринимающей стороны оказывается зеркальным в отношении отдающей стороны рецепторной модели и, следовательно, незеркальным в отношении исходного оригинала, “лица” ПЗ. Очевидно, что то же справедливо и по отношению к слою ганглиозных клеток: ганглиозная модель ПЗ также незеркальна (с ее воспринимающей стороны) исходному оригиналу. Таким образом, можно видеть, что ИС, как и ИП, тоже направлена на формирование незеркальной нейронной модели ПЗ.

Здесь можно отметить, что механизм ИС является, очевидно, более экономным и продуктивным механизмом, чем ИП. Ибо, как и ИП, направленный на формирование незеркальной модели ПЗ, он решает еще, по крайней мере, две задачи: 1) устраняет необходимость в сложном, громоздком ИП и 2) благодаря ИС становится незеркальной уже самая первая физиологическая (не оптическая), рецепторная модель ПЗ. (Есть основания предполагать, что незеркальность самой первой физиологической (рецепторной) модели могла быть важным фактором, способствующим эволюции зрительной системы у позвоночных.)

Полученные здесь данные о направленности ИС и ИП на формирование незеркальной (с воспринимающей стороны) физиологической модели каждого ПЗ в отдельности позволили сформулировать еще более широкое предположение, своего рода **постулат** — что незеркальной своему оригиналу должна быть и модель поля зрения в целом (единого поля зрения — ЕПЗ). Из **постулата** вытекает следствие о необходимости в зеркальном преобразовании модели ЕПЗ в отношении полей зрения (ПЗ) как единичных элементов, составляющих ЕПЗ. Естественно было предположить, что механизмом этого преобразования является перекрест зрительных волокон в хиазме — ПХ. Приводимые ниже результаты анализа в отношении ПХ подтверждают это предположение.

Полный ПХ позвоночных (ПХп). Отметим два важных момента в описании известных данных о ПХп. 1) ПЗ у животных с полным перекрестом являются полностью ипсилатеральными — они не пересекают ось симметрии ЕПЗ; другими словами, точка бификсации взора у этих животных отсутствует (является мнимой). 2) При переходе волокон в контралатеральное полушарие имеет место прямая (не зеркальная) топическая проекция выходных нейронов сетчатки на нейронные слои НКТ, т.е. пространственные отношения между внутренними элементами (точками) модели ПЗ сохраняются в НКТ такими же, как между таковыми в выходном слое сетчатки (при рассматривании обеих моделей с воспринимающей стороны). Другими словами, полный ПХ обеспечивает преобразование ЕПЗ в отношении всего двух его элементов — двух ПЗ, выступающих как единичные элементы.

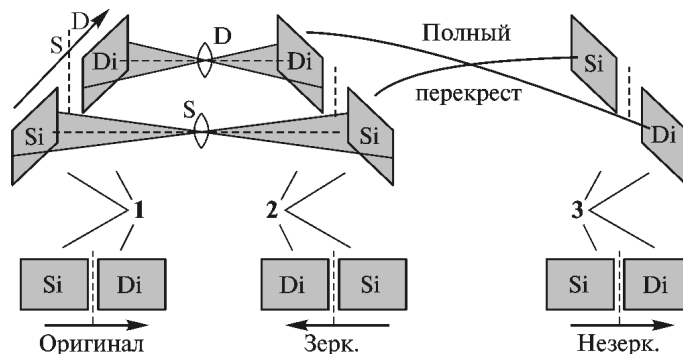


Рис. 4. Полный перекрест в хиазме (ПХп) позвоночных как механизм зеркального преобразования:

1 — единое поле зрения (ЕПЗ), состоящее из двух ПЗ (непересекающихся, симметрично расположенных относительно оси симметрии ЕПЗ). 2 — модель ЕПЗ, состоящая из моделей ПЗ, на уровне сетчаток. Изображены только выходные слои обеих сетчаток. 3 — модель ЕПЗ, состоящая из моделей ПЗ, на уровне НКТ. Изображен только первый нейронный слой НКТ.

Нижний ряд изображений — “лицо” ЕПЗ и виды на воспринимающую сторону моделей ЕПЗ.

S и D — левая и правая стороны пространства относительно оси симметрии ЕПЗ, а также левый и правый глаз соответственно.

Si и Di — полностью ипсилатеральные левое и правое ПЗ и их модели. Стрелки — принятое направление горизонтальной оси координат в ЕПЗ (слева направо) и таковое, “создающееся” в его моделях

Схема на рис. 4 построена с учетом этих моментов. На этом рисунке можно видеть, что после полного ПХ нейронная модель ЕПЗ, состоящего двух ПЗ, зеркальна таковой до перекреста, а также что после полного ПХ она становится незеркальной исходному оригиналу, ЕПЗ. Из этого следуют два вывода: 1) полный ПХ есть механизм, обеспечивающий зеркальное преобразование в отношении элементов ЕПЗ — его ПЗ как целых единиц; 2) направленность этого механизма отвечает **постулату**.

Частичный ПХ позвоночных (ПХч). У ряда позвоночных (например приматы и человек) оба ПЗ перекрываются почти полностью (т.е. наполовину “перехлестываются” за ось симметрии ЕПЗ), и поэтому каждое их ПЗ состоит из двух почти равных частей, ипси- и контралатеральной (а все ЕПЗ — из четырех частей). Эти части разделяет ось симметрии ЕПЗ, проходящая вертикально через точку бификсации взора (рис. 5). Модели этих четырех частей так же, как и модели ПЗ в случае с ПХп, выступают в преобразованиях, связанных с ПХч, как единичные элементы.

Теоретически в согласии с **постулатом**, а так же как это следует из сделанного ранее (выше) описания полного ПХ, в контралатеральное полушарие должны проецироваться только ипсилатеральные части — элементы ЕПЗ, тогда как контралатеральные должны проецироваться в ипсилатеральное полушарие. Именно такая нейроанатомическая организация частичного ПХ имеет место в действительности (Хьюбел, 1990). Таким образом, рис. 5 отражает одновременно и теоретические, и экспериментальные данные. Они полностью совпадают.

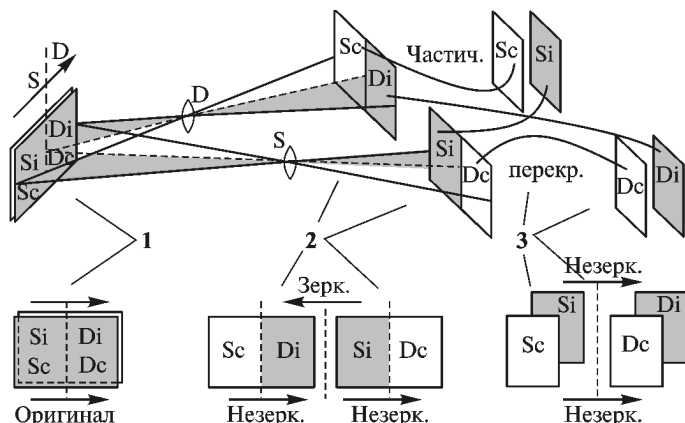


Рис. 5. Частичный перекрест в хиазме (ПХч) позвоночных как механизм зеркального преобразования.

1 — единое поле зрения (ЕПЗ), состоящее из двух ПЗ (полностью перекрывающихся и каждое из которых разделено осью симметрии ЕПЗ пополам). 2 — модель ЕПЗ (состоящая из моделей ипси- и контралатеральной частей ПЗ) на уровне сетчаток. 3 — модель ЕПЗ (состоящая из моделей ипси- и контралатеральной частей ПЗ) на уровне НКТ. Изображены только первые слои НКТ, получающие проекции из сетчаток. Si — ипсилатеральная глазу часть ПЗ левого глаза (она находится в левой части ЕПЗ) и ее модели. Di — ипсилатеральная глазу часть ПЗ правого глаза (она находится в правой части ЕПЗ) и ее модели. Sc — контралатеральная глазу часть ПЗ правого глаза (она находится в левой части ЕПЗ) и ее модели. Dc — контралатеральная глазу часть ПЗ левого глаза (она находится в правой части ЕПЗ) и ее модели. Заливкой окрашены ипсилатеральные глазу части каждого ПЗ и их модели. Остальные обозначения такие же, как на рис. 4

Можно видеть (рис. 5), что модель доли ЕПЗ, состоящей из его ипсилатеральных частей, после ПХч зеркальна таковой до перекреста, и что вся модель ЕПЗ после ПХч становится полностью незеркальной исходному оригиналу, ЕПЗ. Отсюда следуют два вывода: 1) переход волокон в частичном ПХ является механизмом зеркального преобразования (в отношении доли ЕПЗ, состоящей из двух ипсилатеральных частей ПЗ); 2) в целом же весь механизм частичного ПХ направлен на формирование модели, незеркальной исходному оригиналу — ЕПЗ, состоящему из четырех (2 ипси- и 2 контралатеральных) частей ПЗ, выступающих как единичные элементы.

Заключение

Таким образом, результаты проведенного анализа свидетельствуют, что ИС, ИП и ПХ являются механизмами зеркальных преобразований⁵. ИС (у позвоночных) и ИП (у беспозвоночных) осуществляют зеркальные преобразования моделей ПЗ в отношении их элементов, соответствующих точкам ПЗ. Полный ПХ и частичный ПХ осуществляют зеркальные преобразования модели ЕПЗ, соответ-

ственно в отношении двух и четырех составляющих его частей, выступающих как единичные элементы. В итоге формируется единая нейронная модель ЕПЗ, которая с отдающей стороны становится полностью (в целом и во всех ее частях) зеркальной (а с воспринимающей — незеркальной) “лицу” исходного оригинала. Без этих преобразований “зеркальность” сторон модели была бы обратной — такой, как у оптической проекции.

Естественно задать вопрос: “Зачем и почему мозгу нужно это сложное зеркальное преобразование?” Ответ-гипотеза на заданный вопрос возможен, на наш взгляд, с самых общих позиций. Мозг и среда (мир) взаимодействуют: зрительная среда воздействует на мозг, мозг воздействует (в итоге) на зрительную среду. По А.А. Заварзину (1950), мозг состоит, по большому счету, из последовательности проекционных экранных структур (сенсорных и эффекторных). Каждая из них имеет, естественно, зеркальные друг другу, воспринимающую и отдающую стороны. Среда всегда обращена “лицом” к экранным структурам — как при воздействии ее на мозг, так и при воздействии мозга на среду. Другими словами, она всегда “одинаковая”, незеркальная по определению. Ответ на вопрос появляется, если принять, что по направленности координатных осей среда находится всегда в отношениях “комплементарности” с входной и выходной экранными структурами, т.е. в отношениях принципиальной совместимости — подобно тому, как это имеет место, например, в отношениях гомотетических фигур, “лицевой” стороны печати с ее оттиском или объекта с его отображением в зеркале. Действительно, для выполнения этого условия необходимо, чтобы и воспринимающая сторона первой входной экранной структуры (модели)⁶, и отдающая сторона последней выходной экранной структуры были бы зеркальны “лицу” мира. Это в свою очередь требует, как очевидно, чтобы где-то в последовательности экранных структур имело место зеркальное преобразование. Именно это и обнаруживается в действительности, что показано в настоящей работе.

Поскольку в литературе ИС, ИП и ПХ и обеспечиваемые ими преобразования не были ранее идентифицированы в качестве механизмов зеркальных преобразований, а зеркальные преобразования не были идентифицированы в ЦНС именно как вид функционально значимого преобразования, их можно, по-видимому, рассматривать соответственно как новый вид механизмов и новый вид преобразований в зрительной системе и мозге в целом.

⁵ Будет правильнее именовать механизм ИС, в отличие от ИП и ПХ, *эквивалентным* механизму зеркального преобразования, ибо в случае с ИС не происходит зеркального перемещения точек ни в самой плоскости, ни в следующей за ней проекционной плоскости (что имеет место в случае с ИП и ПХ). Случай с ИС аналогичен, в принципе, случаю с обращением фотопленки обратной (неэмульсионной) стороной к объективу, в результате чего “негатив” с эмульсионной стороны оказывается незеркальным “лицу” мира.

⁶ Первой моделью ПЗ является оптическая модель. С воспринимающей стороны экрана она зеркальна оригиналу.

Отметим еще один момент, связанный с механизмами зеркальных преобразований. Возможно, знание о них имеет отношение к волнующей, но еще совершенно не разработанной проблеме “субъективного” — с какими структурами непосредственно связано ощущение видения. Действительно, если принять, что ощущение предметного видения есть проявление активности нейронов нейронной ЕПЗ-модели (что общепринято), то, по причине очевидного сходства (по параметру “зеркальность”, по крайней мере), зрительного ощущения (= образа видимого мира) и “лица” видимого мира, следует, по-видимому, признать, что субъективный образ (ощущение) сходен с “картиной”, “видимой” на *воспринимающей* стороне нейронной модели.

Зеркальные преобразования имеют, видимо, достаточно широкое представительство в мозге — их механизмы (по крайней мере перекресты) характеризуют помимо зрительной также некоторые другие

мозговые системы. Так, среди сенсорных систем перекресты имеют место, например, в соматосенсорной и слуховой системах (в тех системах, стимул которых имеет пространственные характеристики, но не в тех системах, стимул которых имеет только качественные характеристики, например в обонятельной системе).

Кроме того, известны функциональные проявления “зеркальности” в мозговой деятельности в норме и при мозговых расстройствах. Например, зеркальное письмо и рисование, а также некоторые феномены мышления. В теоретическом аспекте важным моментом, по-видимому, является также уже сама нейроанатомическая природа механизмов зеркальных преобразований, указывающая по сути на способ (нейроанатомический) мозгового представительства и обработки информации о пространственных координатах зрительного мира.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Заварзин А.А. 1950. Избранные труды. Т. 3. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.; Л. С. 420.

Мазохин-Поршняков Г.А. 1983. (Ред.). Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М. С. 261.

Хьюбел Д. 1990. Глаз, мозг, зрение. М. С. 240.

Bullock T.H., Horridge G.A. 1965. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. Vol. 2. San Francisco; London. P. 801—1719.

Cajal S.R. 1917. Contribucion al conocimiento de la retina y centros opticos de los Cefalopodos // Trab. Lab. Invest. biol. Univ. Madr. 15. 1—82.

Поступила в редакцию
31.03.09

RETINA INVERSION AND VISUAL FIBER CROSSINGS AS NEUROANATOMICAL MIRROR TRANSFORMATION MECHANISMS

G.S. Voronkov

The visual fiber crossings and the retina inversion are the neurophysiological phenomenon well studied in neuroanatomical but not in functional aspects. From analysis of literature data, the author has shown that the crossings and the inversion are the mirror transformation mechanisms, providing the shaping of such neuron model (map, projection), with the coordinate axes directions on the perceiving side are non-mirror (and mirror on the giving side) to those of the source original — the united vision field “face” and the “face” of its components, the vision fields. If these transformations were absent, the directions of the coordinate axes on the model perceiving side would be mirror to those of the original as in optical projection.

Key words: *retina inversion, visual fiber crossings, mirror transformations, vision field projections.*

Сведения об авторе

Воронков Геннадий Сергеевич — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-13-42; e-mail: av13675@yandex.ru

ФИЗИОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

УДК 582.232: 57.083.13

ДЕЙСТВИЕ МЕЛАФЕНА НА РОСТ
И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ФОТОТРОФНЫХ
И ГЕТЕРОТРОФНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВЕ.Л. Барский, Я.В. Саванина, И.О. Шандиева, А.Ф. Лебедева,
С.Г. Фаттахов*, Е.С. Лобакова

(кафедра физиологии микроорганизмов; e-mail: gene_b@mail.ru)

Синтетический регулятор роста растений мелафен в диапазоне концентраций 10^{-8} — 10^{-6} М стимулирует на 30—80% рост периодических культур цианобактерий *Anacystis nidulans* и *Anabaena variabilis* и зеленой микроводоросли *Chlorella vulgaris*. При более низкой концентрации мелафен неэффективен, а при более высокой — подавляет их рост. Развитие культуры зеленой микроводоросли *Dunaliella maritima* стимулируется, а рост клеток гетеротрофной бактерии *Pseudomonas diminuta* подавляется в широком диапазоне увеличивающихся концентраций мелафена. Этот агент усиливает также рост диализных культур цианобактерий и микроводорослей, стимулирует образование гетероцистов и вегетативных клеток в нитях цианобактерии *Anabaena variabilis*, увеличивает редокс-потенциал среды, но снижает выделение углеводов из клеток фототрофных микроорганизмов. Предполагается, что мелафен активирует фотосинтез и фиксацию атмосферного азота.

Ключевые слова: цианобактерии, зеленые микроводоросли, гетеротрофные бактерии, мелафен.

Физиологические ответы клеточных культур цианобактерий, микроводорослей и гетеротрофных бактерий на действующие факторы среды в значительной степени зависят от условий их культивирования. Наиболее простой метод — периодическое суспензионное культивирование, при котором в динамике развития популяций наблюдаются все фазы жизненного цикла и накопления биомассы. Метод диффузионного культивирования в отличие от периодического основан на отделении исследуемой суспензионной культуры клеток от внешнего объема среды полупроницаемой мембраной, через которую осуществляется диффузия веществ. Клетки микроорганизмов концентрируются в диализном мешке, который погружен в 5—10-кратный объем “внешней среды”, что обеспечивает свободное выведение продуктов обмена и поступление субстратов. Метод позволяет анализировать развитие культур микроорганизмов и их обменные процессы в условиях, более соответствующих естественным, чем при периодическом культивировании (Саванина и др., 2008). К числу особенностей диффузионной или диализной культуры относится повышенная устойчивость к неблагоприятным факторам среды и накопление высоких концентраций биомассы с сохранением физиологической активности

клеток в течение длительного времени (Гусев и др., 1997; Лебедева и др., 2002).

Мелафен — меламинавая соль бис(оксиметил)-фосфиновой кислоты является синтетическим регулятором роста нового типа для высших культурных растений (Фаттахов и др., 2002), увеличивая не только урожай, но также энергию прорастания семян (Фаттахов и др., 2007). Мелафен стимулирует развитие проростков ячменя и экспрессию ядерного гена *Elip2*, участвующего в регуляции синтеза хлорофилла и биогенезе хлоропластов (Осипенкова и др., 2008), усиливает перенос электронов и окислительное фосфорилирование в растительных митохондриях (Жигачева и др., 2007), увеличивает накопление биомассы клеточных культур цианобактерий и зеленых микроводорослей (Шандиева и др., 2008). Мелафен в водном растворе в области концентраций 10^{-10} — 10^{-4} М существует в виде супрамолекулярных полимерных наносистем, размер и свойства которых нелинейно зависят от концентрации агента (Коновалов и др., 2008).

Целью настоящей работы является исследование эффекта мелафена на рост культур цианобактерий *Anacystis nidulans* и *Anabaena variabilis*, зеленых микроводорослей *Chlorella vulgaris* и *Dunaliella maritima*, гетеротрофной бактерии *Pseudomonas dimi-*

* Институт органической и физической химии им. А.Е. Арбузова КазНЦ РАН, г. Казань, ул. Арбузова, 8.

nuta на такие физико-химические факторы среды, как pH и редокс-потенциал (E_h), а также на выделение клетками углеводов в динамике развития периодических и диализных культур.

Объекты и методы исследования

В работе использованы аксеничные культуры: цианобактерия *Anacystis nidulans* и *Anabaena variabilis*, зеленые микроводоросли *Chlorella vulgaris* и *Dunaliella maritima*, гетеротрофная бактерия *Pseudomonas diminuta* (из коллекции кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ). Клетки *A. nidulans* характеризуются мелкими размерами, сопоставимыми с бактериями из рода *Pseudomonas* и в отличие от большинства цианобактерий чехла не образуют. Клетки *A. variabilis* собраны в нитевидные структуры, практически сопоставимые по размерам с эукариотными микроводорослями и обладают развитыми слизистыми чехлами. Клетки *C. vulgaris* крупные, неподвижные, с развитой клеточной оболочкой; клетки *D. maritima* — крупные подвижные, лишены целлюлозной оболочки, внешняя мембрана обладает повышенной устойчивостью к низким значениям pH и высоким концентрациям солей.

Все исследуемые культуры выращивали на минеральной среде "С" (Kratz, Myers, 1955) с добавлением для *D. maritima* 2%-го NaCl, а для *P. diminuta* — 0,1%-го глюкозо-пептона. Опыты с *A. variabilis* проводили в присутствии или в отсутствие минерального азота в среде. В периодических культурах клетки выращивали в люминостате при круглосуточном освещении 1500 лк, температуре 25–27° в конических колбах с объемом среды 100 или 250 мл.

Диализное культивирование проводили в мешках фирмы "Serva" (Германия), диаметром 25 мм и с размерами пор, пропускающих соединения с молекулярной массой до 15 кДа. Мешки, завязанные с одной стороны, подвешиваются в качалочных колбах на стеклянной трубке, которую закрывают ватно-марлевой пробкой. Полученный двойной сосуд заполняется средой: 50 мл в мешке, 200 мл вокруг мешка и стерилизуется в течение 1 ч при 1 атм. Клетки помещали внутрь диализного мешка и выращивали в люминостате при круглосуточном освещении (1500 лк) и температуре 25–27°.

Содержание углеводов определяли с антроновым реактивом (Методы..., 1967). Плотность клеточных суспензий определяли нефелометрически при 540 нм. Величины pH и E_h среды культивирования измеряли на электрометре фирмы "Cole-Parmer" (США), модель DigipHase. pH определяли с помощью комбинированного стеклянного электрода с двойным Ag/AgCl электродом сравнения фирмы "Radiometer" (Голландия); для определения

E_h использовали Pt-электрод, а в качестве электрода сравнения — Ag/AgCl (оба электрода российского производства). Потенциал электрода сравнения относительно нормального водородного электрода, измеренный, как в работе Е.Л. Барского и В.Д. Самуилова (Barsky, Samuilov, 1979), составляет 225 ± 10 мВ. Ошибки измерений оптической плотности, содержания углеводов, величин pH и E_h не превышали 12%.

Результаты и их обсуждение

Как видно из рис. 1, кривая роста периодической культуры зеленой микроводоросли *C. vulgaris* представляет собой S-образную кривую, включающую лаг-период длительностью менее 5 сут, экспоненциальную и стационарную фазу роста (кривая 1). Добавление мелафена в концентрации 1–10 нМ не оказывает существенного влияния на характер кривой роста (кривые 2–4). В концентрации 0,1 мкМ мелафен сдвигает кривую роста к области лаг-фазы и значительно увеличивает накопление биомассы в экспоненциальной и стационарной фазе роста культуры (кривая 4). При дальнейшем увеличении концентрации мелафена его стимулирующий эффект снижается и переходит в ингибирующий (кривые 5–7). При этом значительно увеличивается длительность лаг-периода. Сходный эффект мелафен оказывает на рост цианобактерии *A. nidulans* и *A. variabilis* (данные не представлены).

На рис. 2 изображены зависимости содержания клеток в культурах *A. nidulans*, *A. variabilis* и *C. vulgaris* от концентрации мелафена. Зависимости имеют сходный характер: стимулирующий эффект мелафена нарастает, достигая максимума при кон-

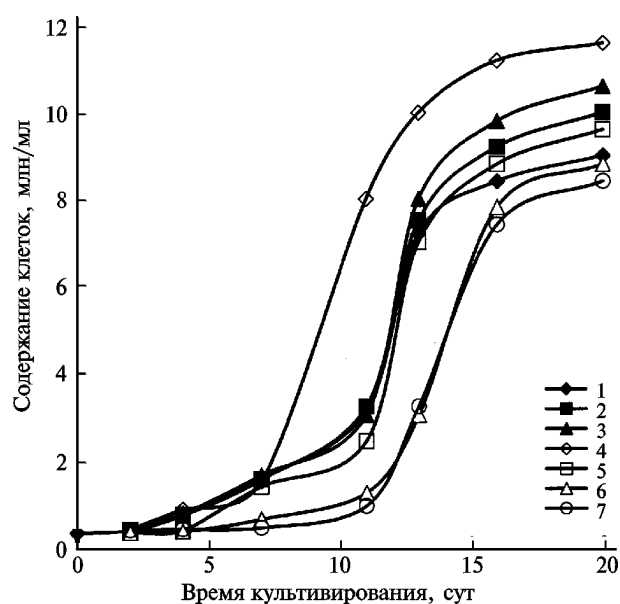


Рис. 1. Эффект мелафена на содержание клеток в культуре зеленой микроводоросли *C. vulgaris*. 1 — без добавок; 2–6: 10^{-9} , 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} , 10^{-4} , 10^{-2} М мелафена соответственно

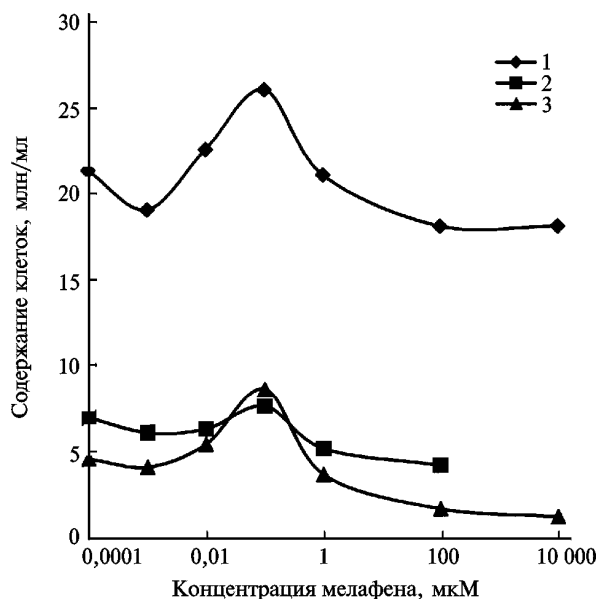


Рис. 2. Содержание клеток цианобактерии *A. nidulans* (1), *A. variabilis* (2) и зеленой микроводоросли *C. vulgaris* (3) на 10-й день культивирования в зависимости от концентрации мелафена

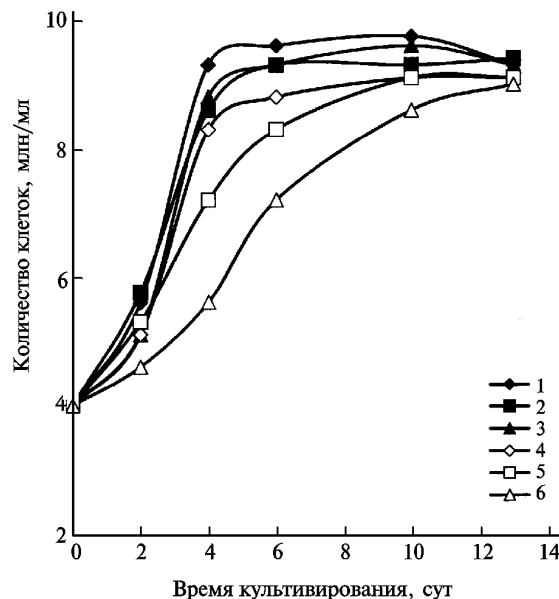


Рис. 4. Эффект мелафена на содержание клеток в культуре гетеротрофной бактерии *P. diminuta*. 1 — без добавок; 2—6: 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} , 10^{-4} , 10^{-2} М мелафена соответственно

центрации 10^{-7} М, и затем спадает. Иная картина наблюдается при определении действия мелафена на рост клеток зеленой микроводоросли *D. maritima* (рис. 3) и гетеротрофной бактерии *P. diminuta* (рис. 4). Содержание клеток микроводоросли и скорость роста возрастают, начиная с середины экспоненциальной фазы, в широком диапазоне увеличивающихся концентраций мелафена, тогда как содержание клеток *P. diminuta* и скорость роста в экспоненциальной фазе с увеличением концентраций мелафена существенно снижается.

Зависимость содержания клеток от концентрации мелафена (рис. 5) монотонно нарастает для

D. maritima (кривая 1) и снижается для *P. diminuta* (кривая 2). Эти данные свидетельствуют о том, что стимулирующий эффект мелафена на рост клеток *D. maritima* имеет механизм, отличный от такового для культур *A. nidulans*, *A. variabilis* и *C. vulgaris*, поскольку стимулирующие рост этих микроорганизмов концентрации мелафена расположены в узком диапазоне от 10^{-8} до 10^{-6} М. В других областях концентраций мелафен либо неэффективен, либо ингибирует рост клеток. Что касается культуры *D. maritima*, то мелафен стимулирует рост клеток во всем исследуемом диапазоне его концентраций. Возмож-

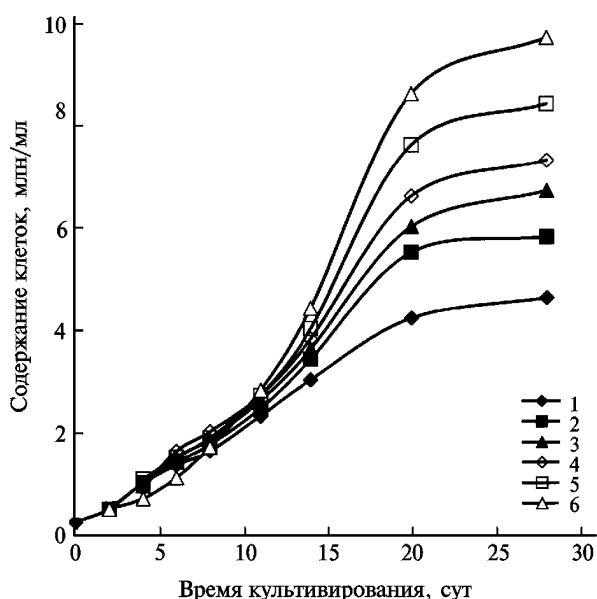


Рис. 3. Эффект мелафена на рост клеток периодической культуры зеленой микроводоросли *D. maritima*. 1 — без добавок; 2—6: 10^{-8} , 10^{-7} , 10^{-6} , 10^{-4} , 10^{-2} М мелафена соответственно

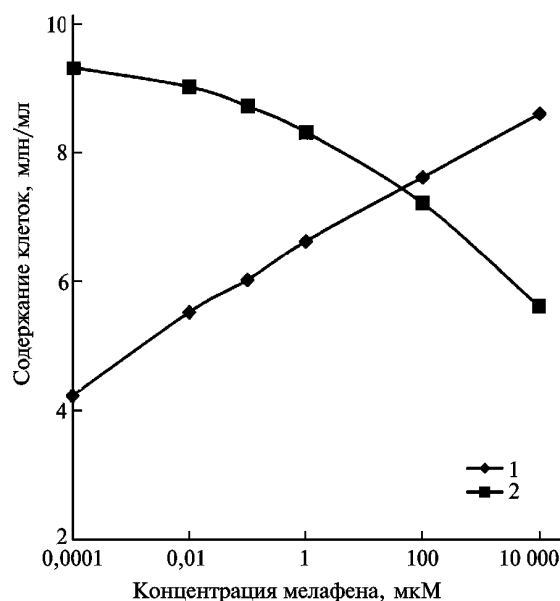


Рис. 5. Содержание клеток зеленой микроводоросли *D. maritima* на 20-й день (1) культивирования и гетеротрофной бактерии *P. diminuta* на 4-й день (2) культивирования в зависимости от концентрации мелафена

но, это связано с тем, что *D. maritima* не содержит развитой клеточной стенки и устойчива к высоким концентрациям солей, в том числе тяжелых металлов (Гусев и др., 1997). В последующих опытах с культурами цианобактерий и зеленых микроводорослей мы использовали действующую концентрацию мелафена 10^{-7} М.

Как было показано ранее, диализные культуры по сравнению с периодическими накапливают более высокие концентрации клеток (Лебедева и др., 2002). В наших опытах получены сходные результаты. Как видно из табл. 1, мелафен значительно эффективнее стимулирует рост клеток периодических культур зеленых микроводорослей, чем культур цианобактерий. Однако картина меняется при

диализном культивировании: стимулирующий эффект мелафена менее выражен для культур зеленых микроводорослей по сравнению с таковым для цианобактерии *A. nidulans*. Возможно это связано с более низкими уровнями накопления клеток в периодических культурах зеленых микроводорослей. Следует отметить, что мелафен в большей степени стимулирует рост нитчатой цианобактерии *A. variabilis*, культивируемой в среде без азота.

Способность выделять в среду низкомолекулярные соединения является одним из важнейших показателей физиологического состояния культур цианобактерий и микроводорослей: в норме возрастает общее и снижается удельное выделение метаболитов в процессе культивирования. Общая экскреция внеклеточного органического вещества фитопланктоном оценивается в 7–50% от всего фиксированного углерода, его происхождение связано с размножением клеток, реассимиляцией и процессом автолиза; цианобактерии *Nostoc muscorum* выделяют до 0,5 г внеклеточных метаболитов на 1 г сухой биомассы (Adhikary, 1998). Клетки цианобактерий и микроводорослей в процессе культивирования выделяют в среду, наряду с металтионеинами и гликолатом (Гусев и др., 1997), углеводы, максимальное количество которых выделяется клетками *A. nidulans* в конце экспоненциальной фазы роста (Лебедева и др., 2002).

В соответствии с данными табл. 1 содержание углеводов несколько снижается под действием мелафена и практически не зависит от природы объекта и способа культивирования. Снижение уровня углеводов в среде под действием мелафена, в то время как он стимулирует рост клеток, может быть обусловлено повышенным потреблением метаболитов клеток, в том числе углеводов, на биосинтетические процессы при более интенсивном накоплении биомассы.

Физико-химические свойства среды культивирования, такие как pH и редокс-потенциал (E_h) среды, в определенной степени отражают физиологическое состояние культур. pH в лаг-фазный период увеличивается от 7 до 10–11 единиц. Значительное снижение величины E_h в лаг-фазный период культивирования цианобактерий и гетеротрофных бактерий обусловлено образованием и выделением из клеток тионеинподобных низкомолекулярных белков и гамма-Glu-Cys-пептидов, включая глутатион, содержащих остаток цистеина (Барский и др., 1999; Саванина и др., 2003). Интенсивное образование низкомолекулярных тиолов, по-видимому, обусловлено перестройкой метаболизма в клетках микроорганизмов в период лаг-фазы и началом их интенсивного роста. pH среды для всех исследуемых культур фототрофных микроорганизмов меняется под действием мелафена незначительно (табл. 1), что не позволяет судить о наличии какого-либо эффекта мелафена на этот параметр. Однако увели-

Таблица 1

Эффект мелафена в концентрации 0,1 мкМ на количество клеток, содержание углеводов, а также величины pH и E_h среды в культурах *A. nidulans*, *C. vulgaris*, *D. maritima* и *A. variabilis*

№ п/п	Варианты опыта	Содержание клеток, млн/мл	Содержание углеводов, мкг/мл	pH среды	E_h среды, мВ
1	<i>A. nidulans</i> (периодическая)	32	42	10,9	260
2	1 + мелафен	36,8	35,7	11,3	265
3	<i>A. nidulans</i> (диализная)	96	105	10,8	300
4	3 + мелафен	134,4	92	11,4	310
5	<i>C. vulgaris</i> (периодическая)	3,2	20	10,8	285
6	5 + мелафен	7,9	17,8	11,1	295
7	<i>C. vulgaris</i> (диализная)	16	35	11,0	280
8	7 + мелафен	23,2	31,5	10,9	295
9	<i>D. maritima</i> (периодическая)	4,2	7	10,5	300
10	9 + мелафен	6,3	8,4	10,7	305
11	<i>D. maritima</i> (диализная)	12,1	17	10,5	290
12	11 + мелафен	15,6	14,5	10,3	304
13	<i>A. variabilis</i> (периодическая)	10,2	8	11,4	310
14	13 + мелафен	11,7	6,9	11,3	316
15	<i>A. variabilis</i> (периодическая без азота)	12,8	15	11,0	315
16	15 + мелафен	17,5	13,5	10,8	340

Примечание. Содержание клеток *A. nidulans*, *C. vulgaris* и *A. variabilis* определяли на 10-е сут, а содержание клеток *D. maritima* — на 20-е сут культивирования; содержание углеводов и величину pH среды определяли на 12-е сут, а величину E_h — на 2–4-е сут культивирования (период лаг-фазы).

чение E_h среды под действием мелафена в значительной части опытов на 10–15 мВ свидетельствует, по нашим оценкам (Барский и др., 1999), о снижении концентрации низкомолекулярных тиолов в среде на 30–50%. Это наряду со стимулирующим эффектом мелафена на рост культур может быть обусловлено началом их более интенсивного роста. Особый интерес представляют данные по E_h в опытах с нитчатой азотфиксирующей цианобактерией *A. variabilis*, культивируемой в отсутствие азота в среде.

Увеличение E_h под действием мелафена на 20–25 мВ соответствует снижению концентрации тиолов в среде в 2–3 раза.

При дефиците азота в среде нитчатая цианобактерия *A. variabilis* образует специализированные клетки — гетероцисты, участвующие в фиксации атмосферного азота. Как видно из табл. 2, в отсутствие азота в среде культивирования содержание гетероцист в нитях *A. variabilis* составляет 9–11%, тогда как в присутствии азота гетероцисты не определяются или их содержание крайне незначительно. При этом мелафен на 20–25% увеличивает среднее количество вегетативных клеток и гетероцист в одной нити.

Таким образом, представленные в таблицах данные по культуре *A. variabilis* могут свидетельствовать о влиянии мелафена на активизацию фиксации атмосферного азота этой культурой. В то же время данные таблиц и рисунков предполагают, что мелафен активирует фотосинтез в клетках цианобактерий и микроводорослей и (или) биогенез фотосинтетических мембран (Осипенкова и др., 2008).

* * *

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № офи 07–03–12046).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барский Е.Л., Лебедева А.Ф., Саванина Я.В. 1999. Изменения окислительно-восстановительного потенциала среды культивирования устойчивой к тяжелым металлам бактерии *Pseudomonas diminuta*: взаимосвязь с выделением из клеток металлотионеинподобных белков // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 2. 11–15.

Гусев М.В., Барский Е.Л., Лебедева А.Ф., Саванина Я.В. 1997. Устойчивость культуры цианобактерии *Anacystis nidulans* и микроводоросли *Dunaliella maritima* к токсическому действию ванадия. Влияние фосфата, железа и цистеина // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 3. 12–17.

Жигачева И.В., Фаткуллина Л.Д., Шугаев А.Г., Генерозова И.П., Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. 2007. Функциональное состояние мембран митохондрий корнеплода сахарной свеклы при действии препарата мелафен // Физиол. раст. 54. № 5. 672–677.

Коновалов А.И., Рыжкина И.С., Муртазина Л.И., Тимошева А.П., Шагидуллин Р.Р., Чернова А.В., Аввакумова Л.В., Фаттахов С.Г. 2008. Супрамолекулярные системы на основе дигидрата меламиновой соли бис(оксиметил)фосфиновой кислоты (мелафена) и поверхностно-активных веществ. Сообщение 1. Строение и самоассоциа-

ция мелафена в воде и хлороформе // Изв. РАН. Сер. Химия. № 6. 1207–1214.

Лебедева А.Ф., Саванина Я.В., Барский Е.Л. 2002. Изменения редокс-потенциала и содержания углеводов в среде при периодическом и диализном культивировании цианобактерии *Anacystis nidulans* и бактерии *Pseudomonas diminuta* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 2. 24–29.

Методы химии углеводов. 1967 / Под ред. Н.К. Кочеткова. М.

Осипенкова О.В., Ермохина О.В., Белкина Г.Г., Олескина Ю.П., Фаттахов С.Г., Юрина Н.П. 2008. Влияние мелафена на экспрессию генов белков светового стресса хлоропластов *Elip1* и *Elip2* у ячменя // Прикладная биохимия и микробиология. 44. № 6. 701–708.

Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Барский Е.Л. 2003. Динамика накопления тиоловых соединений, а также изменений активности глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы в клетках цианобактерии *Anacystis nidulans* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 3. 29–37.

Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Барский Е.Л. 2008. Диализное культивирование цианобактерий // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. № 2. 16–25.

Таблица 2

Действие мелафена в концентрации 10^{-7} М на содержание вегетативных клеток и гетероцист в нитях 14- и 21-суточных популяций клеток *A. variabilis*, культивируемых на среде с азотом и без него

№ п/п	Варианты опыта	Среднее содержание клеток в одной нити	
		вегетативных	гетероцист
14-суточная культура <i>A. variabilis</i>			
1	Среда с азотом	8,1	—
2	Среда без азота	9,2	0,85
3	1 + мелафен	9,8	—
4	2 + мелафен	11,5	1,16
21-суточная культура <i>A. variabilis</i>			
5	Среда с азотом	6,1	0,02
6	Среда без азота	6,4	0,67
7	5 + мелафен	7,5	0,13
8	6 + мелафен	8,3	0,89

Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. 2002. Меламинавая соль бис(оксиметил)фосфиновой кислоты (мелафен) как регулятор роста и развития растений нового поколения // Тез. докл. на 13-й Международ. конф. по химии соединений фосфора. СПб.

Фаттахов С.Г., Резник В.С., Коновалов А.И. 2007. Мелафен — перспективный регулятор роста растений для сельского хозяйства и биотехнологии // Сб. мат-лов Всерос. семинара-совещания «Состояние исследований и перспективы применения регулятора роста растений нового поколения “мелафен” в сельском хозяйстве и биотехнологии». Казань.

Шандиева И.О., Саванина Я.В., Фаттахов С.Г., Лебедева А.Ф., Лобакова Е.С., Барский Е.Л. 2008. Синтетический регулятор роста

мелафен: эффект на фотосинтезирующие микроорганизмы // Междунар. конф. “Преобразование энергии света при фотосинтезе”: Тез. докл. на V Съезде Всерос. фото-биол. об-ва. Пушино.

Adhikary S.P. 1998. Polysaccharides from mucilaginous envelope layers of cyanobacteria and their ecological significance // J. Sci. and Ind. Res. **257**. N 8. 454—466.

Barsky E.L., Samuilov V.D. 1979. Blue and red shifts of bacteriochlorophyll absorption band around 880 nm in *Rhodospirillum rubrum* // Biochim. Biophys. Acta. **548**. 448—457.

Kratz W.A., Myers J. 1955. Nutrition and growth of several blue-green algae // Am. J. Bot., **42**. 2282—2287.

Поступила в редакцию
12.03.09

MELAFEN ACTION ON GROWTH AND PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF PHOTOTROPHIC AND GETEROTROPHIC MICROORGANISMS

*E.L. Barsky, Ya.V. Savanina, I.O. Shandieva, A.F. Lebedeva,
S.G. Fattakhov, E.S. Lobakova*

Growth of periodic cultures of cyanobacteria *Anacystis nidulans*, *Anabaena variabilis* and green microalgae *Chlorella vulgaris* is stimulated by 0,01—10 M concentration range of melafen, synthetic plant growth regulator. Lower melafen concentrations are ineffective, and higher one inhibit their growth. Culture growth of green microalgae *Dunaliella maritima* is stimulated, and cell growth of heterotrophic bacterium *Pseudomonas diminuta* is depressed in the wide incremental range of melafen concentrations. This agent also intensify growth of dialized phototrophic cultures, stimulates heterocysts and vegetative cells formation in cyanobacterium *Anabaena variabilis* filaments, increases redox-potential of cultivation medium, but decreases carbohydrates output by phototrophic microorganisms cells. It is supposed that melafen activates photosynthesis and atmospheric nitrogen fixation.

Key words: *cyanobacteria, green microalgae, heterotrophic bacterium, melafen.*

Сведения об авторах

Барский Евгений Львович — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-41-69; e-mail: gene_b@mail.ru

Саванина Янина Вячеславовна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры физиологии микроорганизмов, биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-41-69; e-mail: gene_b@mail.ru

Шандиева Индира Оразалиевна — аспирант кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-41-69; e-mail: gene_b@mail.ru

Лебедева Александра Федоровна — канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-41-69; e-mail: gene_b@mail.ru

Фаттахов Саитгарей Галеевич — канд. хим. наук, ст. науч. сотр. Института органической и физической химии им. А.Е. Арбузова КазНЦ РАН. Тел. 8432-73-18-62; e-mail: mshulaeva@iopc.knc.ru

Лобакова Елена Сергеевна — докт. биол. наук, проф. кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-38-07; e-mail: elena.lobakova@rambler.ru

УДК 579, 262:57.083.13, 537.868

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЖИВОЙ СИСТЕМЫ С ЭЛЕКТРОМАГНИТНЫМ ПОЛЕМ

Р.Р. Асланян, С.В. Тульский*, А.В. Григорян*, Е.С. Бабусенко**

(кафедра физиологии микроорганизмов; e-mail: gene_b@mail.ru)

Облучение инокулята электромагнитным полем частотой 50 Гц в течение 3 ч практически не влияло на рост суспензионной культуры одноклеточных зеленых водорослей *Dunaliella tertiolecta* и *Tetraselmis viridis*. Облучение в течение 4 ч приводило к снижению роста на 50%. После 6 ч облучения рост *Dunaliella tertiolecta* снижался на 70%, а рост *Tetraselmis viridis* отсутствовал. Облучение гидр в течение 3 ч заметного эффекта не имело. Облучение в течение 4 ч незначительно стимулировало рост и регенерацию травмированных гидр. Воздействие 24-часового облучения сокращало сроки жизни нетравмированных и травмированных гидр. Эффекта регенерации не наблюдалось.

Ключевые слова: облучение, инокулят, суспензионная культура, регенерация гидр.

Кругом нас, в нас самих, всюду и везде, без перерыва, вечно сменяясь, совпадая и сталкиваясь, идут излучения разной длины волны...

В.И. Вернадский

Биосфера Земли подвергается все нарастающему антропогенному воздействию. Освоение электрической энергии и электромагнитных технологий, начавшееся относительно недавно, приобретает все большие масштабы, в связи с чем появился новый мощный фактор — электромагнитное загрязнение окружающей среды.

В настоящее время можно говорить о сформировавшейся дисциплинарной области науки — воздействии электромагнитных излучений на биологические объекты. Природные электромагнитные поля (ЭМП) — фактор поддержания жизни на Земле, а искусственные, к которым эволюция еще не выработала защиты, превышают естественные фоны в сотни и тысячи раз, угрожая всему живому. Спектр частот электромагнитного излучения очень широк и охватывает диапазон волн от крайне низкочастотного (3—30 Гц) до ионизирующего излучения ($3 \cdot 10^{18}$ — $3 \cdot 10^{21}$ Гц).

Население, особенно крупных городов, и любые биологические объекты постоянно находятся в зоне электромагнитных полей, в том числе промышленной частоты (50—60 Гц). Источниками ЭМП промышленной частоты являются высоковольтные подстанции, воздушные линии электропередач высокого напряжения, производственные и бытовые электроприборы и оборудование, электротранспорт.

Многолетние наблюдения говорят о том, что ЭМП промышленной частоты представляют потенциальную угрозу для здоровья людей и являются

не менее существенным климатическим фактором, чем температура, давление и влажность (Бинги, 2002). Они создают в городах уровень загрязнения, превышающий нормы в сотни и тысячи раз и способствуют возникновению целого ряда опасных заболеваний. Повышенная интенсивность воздействия ЭМП промышленной частоты на человека коррелирует с увеличением смертности от сердечно-сосудистых заболеваний (Леднев и др., 2008). Электромагнитные поля с частотой 50—60 Гц продолжительного воздействия в 2002 г. Международным агентством по изучению рака (IARC) были квалифицированы как “возможно канцерогенные для людей”. Ежедневное воздействие ЭМП промышленной частоты отрицательно влияет на потомство, а наиболее уязвимыми системами являются нервная, эндокринная и иммунная. Эта опасность часто имеет скрытый характер, а последствия могут проявляться через месяцы и даже годы. До сих пор нет ясности о последствиях действия ЭМП, так как недостаточны временные интервалы исследований (Григорьев, 2002; Бинги, 2004).

Исследования действия ЭМП промышленной частоты на животных показали, что в зависимости от длительности воздействия частоты 50 Гц на крыс 20—30-дневное облучение приводило к угнетению активности щитовидной железы, а воздействие в течение 60 дней действовало восстанавливающее (Марсакова, 1982). Кратковременное воздействие ЭМП с частотой 60 Гц на самцов крыс препятствовало

* Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова.

** РХТУ им. Д.И. Менделеева, г. Москва.

накоплению токсичных продуктов и изменению метаболизма (Удинцев, Иванов, 1982). Показана повышенная чувствительность молодых белых мышей к ЭМП промышленной частоты. Наблюдаемые изменения носили адаптивный характер (Баскурян, Карташев, 1982). Переменное магнитное поле малой мощности с частотой 50 Гц, воздействуя на крыс, оказывало противоопухолевый эффект на 60–80% (Гаркави и др., 1982).

Есть данные по влиянию ЭМП промышленной частоты на растения. Кратковременное воздействие ЭМП (50 Гц) ускоряло прорастание семян пшеницы, а длительное замедляло (Аксенов и др., 2004). По данным Кашулина с соавт. (2005), нахождение кустарников, представителей вересковых, вблизи высоковольтной линии электропередач приводило к снижению содержания флавоноидов в растениях. Воздействие ЭМП частотой 50 Гц снижало урожай ячменя до 15–20% (Pazur et al., 2006).

Наименее изучено влияние ЭМП промышленной частоты на гидробионты. Проведенные модельные эксперименты по влиянию ЭМП 50 Гц на гидробионтов *Daphnia magna* и *Scenedesmus quadricauda* показали их высокую чувствительность и возможность их использования в качестве тест-систем (Дувинг и др., 2000). Воздействие ЭМП низкой частоты на личинки пресноводных креветок снижало показатели роста (Васильева, Мельник, 2008).

Целью данной работы было изучение влияния ЭМП (50 Гц) на одноклеточные зеленые водоросли *Dunaliella tertiolecta* и *Tetraselmis viridis* и пресноводные гидры *Hydra oligactis*. Зеленые водоросли являются важным звеном в пищевой цепи гидробионтов. Они используются для создания экологических циклов в замкнутом пространстве для обеспечения внеземной жизни человека и в качестве тест-объекта для оценки экологического состояния окружающей среды. Пресноводная гидра *Hydra oligactis* выбрана как представитель животного мира, обладающий уникальной регенерационной способностью и полностью восстанавливающийся после травмирования за 2–3 сут. Разрушенный организм гидры может восстанавливаться из небольшого числа клеток (Портнов, 1985).

Объекты и методы

Водоросли *D. tertiolecta* и *T. viridis*, находящиеся в стационарной фазе, и взрослые особи гидры *Hydra oligactis* в стеклянных ампулах помещали в соленоид для облучения. Водоросли облучали в течение 3, 4 и 6 ч, а гидры — в течение 3, 4, и 24 ч. После облучения суспензии водорослей в качестве инокулята вносили в колбы с питательной средой и инкубировали в течение 30 сут при 20° и освещенности 3000 лк. Пробы водорослей отбирали каждые 5 сут, микроскопировали и контролировали рост культуры путем подсчета клеток в каме-

ре Горяева. Облученные гидры помещали в чашки Петри с питательной средой. Продолжительность эксперимента составляла 16 сут при комнатной температуре и естественном освещении. Чашки осматривали каждые сутки, наблюдая за онтогенезом и регенерацией гидр.

В качестве источника электромагнитных излучений использовался соленоид с напряженностью поля (H) 1400 А/м, частота переменного низкочастотного электромагнитного поля составляла 50 Гц.

Для изучения изменений структуры клеточных мембран и динамики происходящих в них процессов под влиянием ЭМП использовали метод ЭПР спиновых меток. Спектры ЭПР регистрировали на спектрометре VARIAN E-4. В качестве метки использовали 5-doxyl-stearic acid (C₂₂H₄₂NO₄) (Тихонов, 1998).

Результаты и обсуждение

Влияние ЭМП на динамику роста одноклеточных зеленых водорослей представлено на рис. 1, а, б. У обеих культур после всех временных вариантов облучения в контрольных и опытных образцах лаг-фаза проходила одинаково. Следующие фазы роста культуры заметно менялись после 4 и 6 ч воздействия ЭМП.

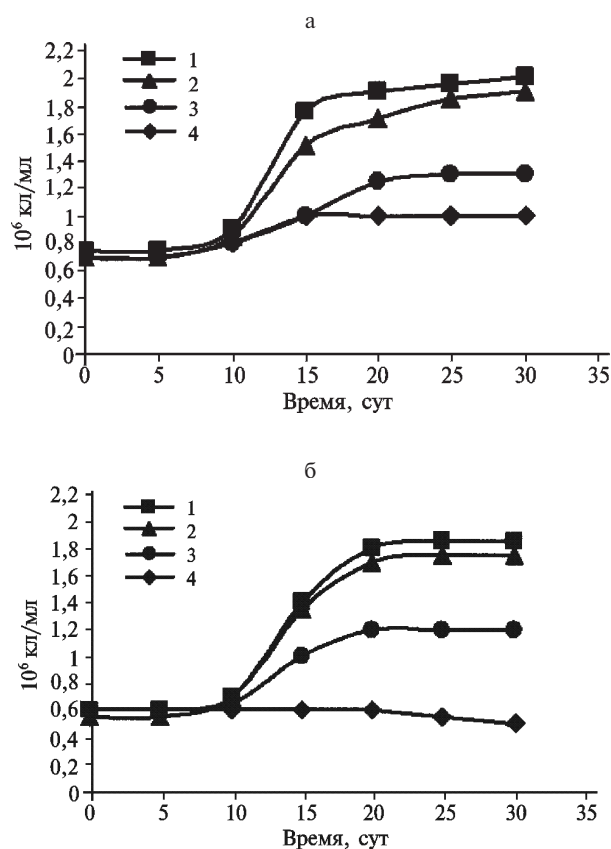


Рис. 1. Рост культуры водорослей после облучения посевного материала:

а — *Dunaliella tertiolecta*; б — *Tetraselmis viridis*.

Обозначения: 1 — контроль, 2 — 3 ч, 3 — 4 ч, 4 — 6 ч

Облучение инокулята водорослей *D. tertiolecta* и *T. viridis* в течение 3 ч не задерживало рост культур, морфология клеток не изменялась.

Облучение в течение 4 ч инокулята значительно снижало численность клеток. К 30-м сут культивирования у *D. tertiolecta* число клеток в контроле составляло $2,0 \cdot 10^6$ кл./мл, в опыте — $1,1 \cdot 10^6$ кл./мл. У *T. viridis* экспоненциальная фаза роста была четко выражена, число клеток в контроле составляло $1,8 \cdot 10^6$ кл./мл, в опыте — $1,2 \cdot 10^6$ кл./мл. Наблюдались единичные клетки, увеличенные в размерах.

Облучение инокулята в течение 6 ч снижало число клеток у *D. tertiolecta* в опыте до $0,9 \cdot 10^6$ кл./мл (в контроле $2,0 \cdot 10^6$ кл./мл). Экспоненциальная фаза роста была слабо выражена. Рост культуры *T. viridis* отсутствовал. Наблюдалось много лизированных клеток, а число увеличенных клеток, утративших первоначальные очертания, возрастало до 15–20%.

Результаты воздействия ЭМП на инокулят одноклеточных зеленых водорослей в процентах к контролю представлены на рис. 2, а, б. Если после 3 ч облучения разница в числе клеток была незначительной, то после 4 ч число клеток резко снижалось, а после 6 ч облучения рост *T. viridis* отсутствовал.

Облучение в течение 3 ч нетравмированных и травмированных гидр на их жизнеспособность и ре-

генерацию не влияло. Облучение в течение 4 ч незначительно стимулировало рост и регенерацию травмированных гидр. Воздействие 24-часового облучения сокращало сроки жизни нетравмированных и травмированных гидр. Эффекта регенерации не наблюдалось.

Исследование клеток водорослей *D. tertiolecta* и *T. viridis* методом ЭПР спиновых меток показало, что в результате воздействия ЭМП происходят изменения в структурах клеточных мембран, причем в большей степени у *T. viridis*, о чем свидетельствует изменение интенсивности сигнала в опытных образцах. Интенсивность сигнала повышалась с ростом числа увеличенных клеток. С помощью метода ЭПР спиновых меток были подтверждены структурные и физиологические различия между облученными и необлученными клетками.

Основным теоретическим обобщением влияния ЭМП на биологические ткани является их воздействие на мишени атомно-молекулярного уровня. Электромагнитные поля низкочастотного диапазона не способны разорвать химические связи молекул, т.е. породить процесс диссоциации. Однако ЭМП могут управлять диссоциацией молекул, если она происходит по каким-либо другим причинам, менять их биохимическую активность и, смещая равновесие, приводить к наблюдаемым биологическим эффектам (Бинги, 2004). Известно, что свойства мембран определяются их молекулярной организацией — высокоупорядоченной структурой, обладающей векторными свойствами. По-видимому, воздействие ЭМП низкой частоты на клеточные мембраны обусловлено трансформацией этой структуры.

Дальнейшие исследования в этом направлении с использованием методологии спектроскопии внутреннего отражения (Королев и др., 2002) должны обеспечивать анализ многокомпонентных гетерогенных систем (какими являются клетки) без их разрушения. Этот метод позволит получить информацию об изменениях химического состава объектов на разном расстоянии от поверхности и степени организации биополимеров во времени и пространстве.

Изучение биологического действия ЭМП промышленной частоты позволит точнее обозначить гигиенические нормы предельно допустимых уровней облучения человека, дать экологическую оценку этому фактору, повысить эффективность использования ЭМИ в различных отраслях промышленности, биотехнологии и медицины. Масштабы и интенсивность электромагнитного загрязнения окружающей среды делает эту проблему важной, а ее решение особенно актуальным.

Авторы выражают благодарность докт. биол. наук Г.Л. Григоряну за участие в обсуждении результатов.

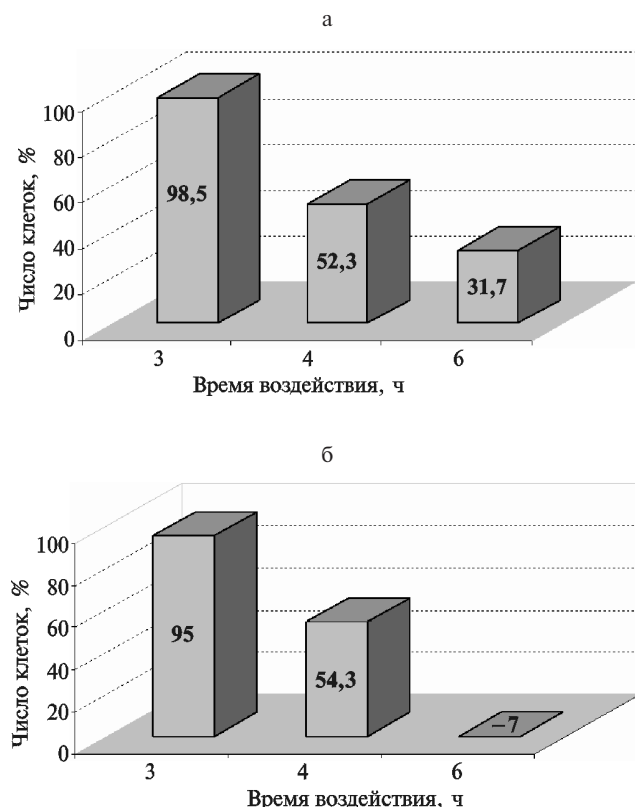


Рис. 2. Зависимость роста культуры от времени воздействия ЭМП (% к контролю):

а — *Dunaliella tertiolecta*; б — *Tetraselmis viridis*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксенов С.И., Булычев А.А., Грунина Т.Ю., Горячев С.Н., Туровецкий В.В. 2004. Эффекты и возможные механизмы воздействия ЭМП сверхнизких частот на семена пшеницы на разных стадиях их набухания и прорастания. Вода и ее роль в регуляции биологических процессов. М.; Ижевск. 212 с.
- Баскурян А.К., Карташев А.Г. 1982. Возрастная резистентность белых мышей к ПемП промышленной частоты // Тез. докл. Всесоюз. симпоз. "Биологическое действие электромагнитных полей". Пушкино. С. 62—63.
- Бинги В.Н. 2002. Нетепловые биологические эффекты электромагнитных полей // Наука и технологии в промышленности. № 3(10)—4(11). 74—77.
- Бинги В.Н. 2004. Физика взаимодействия живых объектов с окружающей средой. М. 69 с.
- Васильева Е.Г., Мельник И.В. 2008. Воздействие ЭМП низкой частоты (5 Гц) на личинки и развитие пресноводных креветок *Neocaridina denticulate* // Тр. IV Междунар. науч. конф. "Электромагнитные излучения в биологии". Калуга. С. 83—87.
- Гаркави Д.Х., Квакина Е.Б., Шихлярова А.И., Тарасьянц Ф.М. 1982. Количественно-качественная закономерность биологического влияния магнитных полей // Тез. докл. Всесоюз. симпоз. "Биологическое действие электромагнитных полей". Пушкино. С. 60—61.
- Григорьев Ю.Г. 2002. Электромагнитные поля и здоровье человека. М. 177 с.
- Дувинг В.Г., Малинина Ю.А., Воеводин В.И. 2000. Моделирование воздействия электромагнитного поля высокочастотных линий электропередач на гидробиологические объекты. // Мат-лы науч.-практ. конф. "Электромагнитная безопасность. Проблемы и пути решения". Саратов. С. 17.
- Кашулин П.А., Калачева Н.В., Костюк В.И. 2005. Влияние промышленных частот на содержание флавоноидов в растениях // Тр. III Междунар. науч. конф. "Электромагнитные излучения в биологии". Калуга. С. 144—148.
- Королев Ю.Н., Малахов Ю.И., Калачев А.Л. 2002. Использование методов спектрометрии МНПВО для анализа биологических объектов // Измерительные технологии. № 8. С. 40—45.
- Леднев В.В., Белова Н.А., Ермаков А.М., Акимов Е.Б., Тоневский А.Г. 2008. Регуляция вариабельности сердечного ритма человека с помощью крайне слабых магнитных полей // Биофизика. 33. Вып. 6. 1129—1137.
- Марсакова Н.В. 1982. Изменение содержания йода в организме крыс в условиях воздействия ПемП // Тез. докл. Всесоюз. симпоз. "Биологическое действие электромагнитных полей". Пушкино. С. 57.
- Портнов Ф.Г. 1985. Биологическое действие электромагнитных полей // Усп. совр. биол. 100. № 3. 433—435.
- Тихонов А.Н. 1998. Спиновые метки // Соросовский образовательный журнал. № 1. 8—15.
- Удинцев Н.А., Иванов В.В. 1982. Перекисное окисление липидов в механизме биологического действия низкочастотного магнитного поля // Тез. докл. Всесоюз. симпоз. "Биологическое действие электромагнитных полей". Пушкино. С. 49.
- Pazur A., Rassadina V., Dandler J., Zoller J. 2006. Growth of etiolated barley plants in weak static and 50 Hz electromagnetic fields tuned to calcium ion cyclotron resonance // J. Biomagnetic Research and Technology. 4: 1.

Поступила в редакцию
10.06.09

INTERACTION OF ALIVE SYSTEM WITH ELECTROMAGNETIC FIELD

R.R. Aslanyan, S.V. Tulskey, A.V. Grigoryan, E.S. Babusenko

The irradiation of the inoculum an electromagnetic field frequency 50 Hz within 3 hours practically did not influence growth of suspension culture of unicellular green algae *Dunaliella tertiolecta* and *Tetraselmis viridis*. The irradiation within 4 hours resulted in reduction of growth more than on 50%. The irradiation within 6 hours growth *Dunaliella tertiolecta* was reduced on 70%, and growth *Tetraselmis viridis* was absent. The irradiation of hydras within 3 hours of appreciable effect had no. The irradiation within 4 hours a little stimulated growth and regeneration of injured hydras. Influence of 24 hour of an irradiation resulted in reduction of terms of life of not injured and injured hydras. Effect of regeneration it was not observed.

Key words: electromagnetic field, inoculum, suspension culture, regeneration of hydras.

Сведения об авторах

Асланян Рубен Рачикович — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры физиологии микроорганизмов биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-25-87; e-mail: gene_b@mail.ru

Тулский Сергей Васильевич — канд. биол. наук, доц. кафедры биофизики физического факультета МГУ. Тел. (495)939-30-07.

Григорян Андрей Викторович — студент 6-го курса физического факультета МГУ. Тел. (495)939-30-07.

Бабусенко Елена Сергеевна — канд. биол. наук, доц. РХТУ им. Д.И. Менделеева, кафедра биотехнологии. Тел. (495)495-23-79; e-mail: babus@mail.ru

МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 579.0:579.872.1:57.013

ВОЛЬТАМПЕРОМЕТРИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
АНТИОКСИДАНТНОЙ АКТИВНОСТИ ЖИДКИХ КУЛЬТУР
ПРОПИОНОВОКИСЛЫХ БАКТЕРИЙЛ.В. Драчёва*, Е.В. Дорожко*, О.А. Аврамчук*, Е.И. Короткова*,
Е.П. Рыжкова, Хао Ли, И.В. Данилова

(кафедра микробиологии; e-mail: epr322@mail.ru)

Прямым высокочувствительным вольтамперометрическим методом установлено, что жидкие культуры штаммов *Propionibacterium freudenreichii* способны проявлять высокий антиоксидантный эффект. Это позволило рассчитать величину кинетического критерия, количественно характеризующего антиоксидантную активность данных культур.

Ключевые слова: вольтамперометрический метод, *Propionibacterium freudenreichii*, жидкие культуры, антиоксидантная активность.

Propionibacterium freudenreichii (*P. freudenreichii*) относится к группе так называемых классических или “молочных” пропионовокислых бактерий (ПКБ). По ряду свойств они близки к лактобациллам и бифидобактериям, для которых ранее было установлено, что они обладают выраженными антиоксидантными свойствами (Драчёва, 2005, 2007; Драчёва и др., 2008). Основным продуктом жизнедеятельности ПКБ является пропионовая кислота. Наряду с ней они активно продуцируют и такие жизненно важные экзометаболиты, как витамины группы В, в том числе В₁₂ и фолиевую кислоту (Hugenholtz et al., 2002), а также свободные нуклеотиды (Иконников и др., 1982). Отличительной особенностью ПКБ является повышенное содержание в их клетках корриноидов, т.е. соединений группы витамина В₁₂ (Рыжкова (Иордан), 2003).

Неоднозначность метаболизма ПКБ, возможность его перестроек впервые была выявлена при изучении влияния молекулярного кислорода на энергетический обмен этих бактерий. Пропионовокислое брожение (с участием витамина В₁₂) является основным энергодающим процессом, однако определенный вклад в его протекание вносят фумаратное (анаэробное) и кислородное дыхание. Молекулярный кислород и витамин В₁₂ служат факторами перестройки энергетического обмена.

Естественный высокий уровень корриноидов, на 2–3 порядка превышающий таковой у многих прототрофов, оказался существенным для аэротолерантности *P. freudenreichii* на минимальной среде (Рыжкова, 2003). Корриноиды — сложные биомоле-

кулы с уникальной кобальт-углеродной связью, обратимое расщепление которой определяет их множественные химические и биохимические функции. В защите клеток анаэробных прокариот возможно их участие как древних неспецифических факторов-антиоксидантов для тиоловых соединений. Возможно, это обусловлено особенностью генезиса ПКБ в условиях древней Земли. Вместе с тем ПКБ содержат ферменты, которые участвуют в антиокислительной защите собственных клеток. Среди них — флавиновые оксидазы, супероксиддисмутаза, каталаза, пероксидаза, цитохромы (Краева, Воробьева, 1981). Однако сами эти ферменты могут быть уязвимы при воздействии кислорода (Pritchard et al., 1977; Pritchard, Asmundson, 1980) и нуждаются в защите.

В связи с вышесказанным штаммы *P. freudenreichii* были выбраны нами в качестве объектов исследования. Это имеет и практическую направленность, поскольку ПКБ сейчас рассматривают в качестве пробиотиков и как факторы антимикробной защиты пищевых продуктов. Продуцируя экзометаболиты, такие как пропионовая и уксусная кислоты, диацетил, пропионицины, данные бактерии проявляют антимикробные свойства, подавляя рост бацилл разных видов, а также микроскопических грибов (Lind et al., 2007).

Активные формы кислорода (АФК) в умеренных концентрациях в живом организме выступают в роли медиаторов процессов передачи клеточного сигнала. Но в условиях повышенного содержания они оказывают повреждающее действие в виде избыточной концентрации свободных радикалов, по-

* Томский политехнический университет: 634035, г. Томск, пр-т Ленина, 43.

ражающих биомакромолекулы (белков, ДНК) и клетки организма, в первую очередь разрушая липиды их мембран. В ходе эволюции в организме человека возникла защитная антиоксидантная система, которая базируется на комплексе ферментов: оксидазы, супероксиддисмутазы, каталазы, а также витаминов А, С, Е и некоторых коферментов.

К антиоксидантам относится широкий круг органических соединений, обладающих антирадикальной и антиокислительной способностью. Разнообразие этих соединений обусловлено различиями в механизме их окисления-восстановления. Важно отметить, что для эффективного поддержания оптимальной концентрации АФК в организме человека, особенно при оксидативном стрессе (для защиты его естественной иммунной системы), целесообразно использовать экзогенные антиоксиданты, в том числе и микроорганизмы, обладающие такими свойствами.

Целью настоящей работы явилось исследование антиокислительных (антиоксидантных) свойств жидких культур пропионовокислых бактерий (двух штаммов *Propionibacterium freudenreichii*) при использовании высокочувствительного вольтамперометрического метода.

Материалы и методы

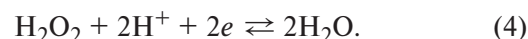
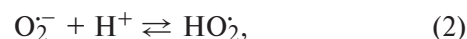
В работе использовали жидкие культуры штаммов *Propionibacterium freudenreichii* RVS-2-ims (I) и *Propionibacterium freudenreichii* RVS-4-irf (II), которые были изолированы из твердых сыров, идентифицированы (фенотипически и филогенетически) и депонированы в ВКПМ под номерами В-9653 and В-9654 соответственно.

Бактерии культивировали на глюкозо-минеральной (минимальной) питательной среде 72 ч при 30° при свободном доступе воздуха и при периодической нейтрализации образуемых кислот. Образцы для анализа были нейтральными (рН 6,8–7,0). Концентрация живых клеток в конце культивирования составляла $(3-4) \times 10^9$ КОЕ/см³. Микроскопию клеток проводили с помощью микроскопа Laboval-4 (фирма "Karl Zeiss Jena", Германия). Выращенные культуры хранили более двух недель при 6°.

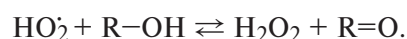
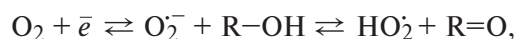
Для изучения антиоксидантной активности ПКБ использовали электрохимический метод катодной вольтамперометрии. Методика эксперимента заключалась в получении вольтамперограмм катодного восстановления кислорода с помощью портативного программируемого анализатора "Антиоксидант" (фирма "Полиант", г. Томск). Электрохимическая ячейка прибора представляла собой стеклянный стаканчик, в который последовательно помещали фоновый электролит и анализируемые образцы биопрепаратов. В качестве фонового электролита был выбран фосфатный буфер (рН 6,86). В электрохими-

ческой ячейке также находился индикаторный ртутно-пленочный электрод, хлорид-серебряный электрод сравнения и хлорид-серебряный вспомогательный электрод. Объемы отбираемых проб составляли 0,1; 0,5 и 1,0 см³. В работе использовали магнитную мешалку.

Антиоксидантную активность образцов определяли, используя метод катодной вольтамперометрии, в частности процесс электровосстановления кислорода, ЭВ О₂ (стадии 1–4). Он обладает рядом преимуществ, но главное — в его основе лежит модельная реакция ЭВ О₂, протекающая на индикаторном электроде по механизму, аналогичному восстановлению кислорода в тканях и клетках организма человека:



В данном способе рассматривается одноэлектронное восстановление кислорода с образованием активных кислородных радикалов: О₂^{·−}, НО₂[·] (стадии 1–3). Предполагается, что антиоксиданты, имеющие восстановительную природу, реагируют с кислородом и его активными радикалами на поверхности индикаторного электрода, что отражается в уменьшении катодного тока ЭВ О₂ на ртутно-пленочном электроде в области потенциалов от 0 до −0,7 В по следующему механизму:

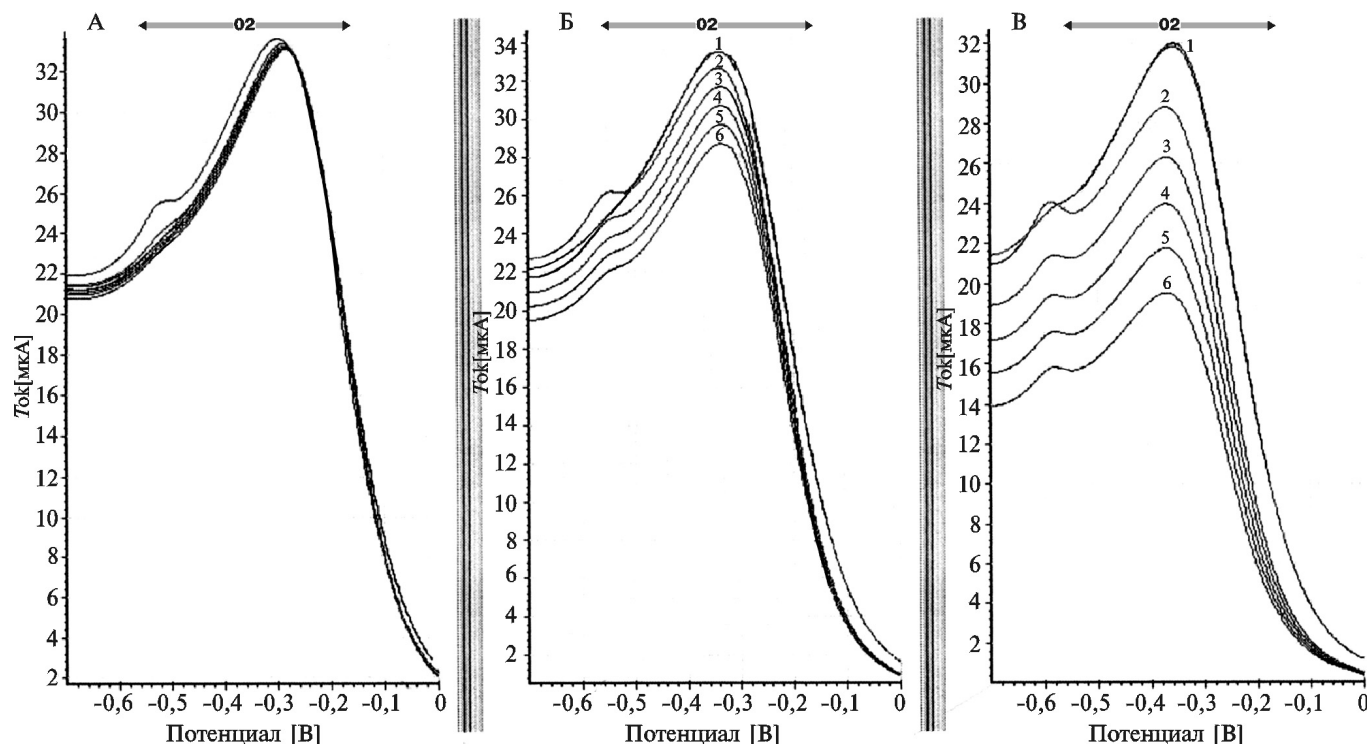


Описанным выше вольтамперометрическим методом исследовали антиоксидантные свойства образцов двух анализируемых культур ПКБ и среды, на которой культивировали бактерии, в качестве контроля.

Результаты и обсуждение

На рисунке представлены вольтамперограммы электровосстановления кислорода в отсутствие и в присутствии образцов культуры *P. freudenreichii* RVS-2-ims при разбавлении 1:100 (рисунок, А), 1:20 (рисунок, Б) и 1:10 (рисунок, В) и различном времени проведения эксперимента (от 4 до 20 мин).

На примере исследованных образцов штамма видно, что они проявляют выраженную антиоксидантную активность, уменьшая величину тока. При этом наиболее значительно эффект проявляется



Вольтамперограммы электровосстановления кислорода в отсутствие (1) и в присутствии (2–6) образца *Propionibacterium freudenreichii* RVS-2-ims при разбавлении 1 : 100 (А), 1 : 20 (Б) и 1 : 10 (В) и при времени опыта $t = 4$ мин (2), $t = 8$ мин (3), $t = 12$ мин (4), $t = 16$ мин (5), $t = 20$ мин (6)

при наименьшем (1 : 10) разбавлении. Таким образом, чем выше концентрация культуры ПКБ в анализируемом образце, тем более высокую антиоксидантную активность проявляет биопрепарат. Также следует отметить, что и питательная среда, хотя и в незначительной степени, но также обладает антиоксидантными свойствами.

В результате проведенных исследований строили зависимость изменения предельного тока электровосстановления кислорода от времени протекания процесса.

На основании полученных данных была рассчитана количественная характеристика антиоксидантной активности ПКБ, в качестве которой использовали кинетический критерий K , мкмоль/дм³ · мин. Он отражает количество прореагировавших с анализируемым образцом кислородных форм во времени, следствием чего является эффективность взаимодействия образца с кислородными радикалами, которая определяется по формуле

$$K = \frac{C_{O_2}}{t} \left(1 - \frac{I_i}{I_0} \right),$$

где C_{O_2} — концентрация кислорода в фоновом растворе, мкмоль/дм³; I_i — текущее значение предельного тока ЭВ O_2 в присутствии анализируемого образца ПКБ, мкА; I_0 — значение предельного тока ЭВ O_2 в отсутствие анализируемого образца ПКБ, мкА; t — время протекания процесса, мин.

Полученные результаты были обработаны статистически следующим образом:

K_{sr} — среднее значение кинетического критерия: $\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^3 X_i}{3}$,

S_i — стандартное отклонение одного определения:

$$S_i = \sqrt{S_i^2} = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{j=1}^n (Y_{ij} - \bar{Y}_i)^2},$$

S_r — относительное стандартное отклонение:

$$S_r = \frac{S}{\bar{X}}.$$

Рассчитанные значения кинетического критерия антиоксидантной активности для исследуемых образцов жидких культур ПКБ приведены в таблице.

Значения кинетического критерия антиоксидантной активности образцов жидких культур ПКБ и питательной среды ($n = 3$, $P = 0,95$)

Наименование образца	Разбавление	K_{sr} , мкмоль/дм ³ · мин	S_r
<i>P. freudenreichii</i> RVS-2-ims:			
Образец Ia	1 : 100	0,41	0,084
	1 : 20	1,62	0,071
	1 : 10	4,12	0,031

Окончание таблицы

Наименование образца	Разбавление	K_{sr} мкмоль/дм ³ · мин	S_r
Образец Iб	1 : 100	0,53	0,047
	1 : 20	1,84	0,038
	1 : 10	1,84	0,014
<i>P. freudenreichii</i> RVS-4-irf.			
Образец Ia	1 : 100	0,51	0,031
	1 : 20	1,53	0,016
	1 : 10	3,68	0,020
Образец Iб	1 : 100	0,41	0,057
	1 : 20	1,56	0,049
	1 : 10	3,82	0,020
Питательная среда	1 : 100	0,12	0,021
	1 : 20	0,24	0,023
	1 : 10	0,38	0,022

Представленные данные свидетельствуют о том, что культуры исследованных штаммов *Propionibacterium freudenreichii* RVS-2-ims (I) и *Propionibacterium freudenreichii* RVS-4-irf (II) обладают выражен-

ными антиоксидантными свойствами. При этом образцы культур штамма I проявляют более высокую антиоксидантную активность в соответствии с величиной кинетического критерия по сравнению с образцами штамма II.

Заключение

Полученные результаты позволяют заключить, что исследованные штаммы пропионовокислых бактерий вида *P. freudenreichii* обладают существенными антиоксидантными свойствами, т.е. могут служить в качестве эффективно действующих биоантиоксидантов. Это имеет научное и практическое значение, так как расширяет возможности использования ПКБ, например, для обогащения биологически активными веществами пищевых продуктов, в частности при создании физиологически функциональных продуктов питания.

В настоящее время European Food Safety Authority (EFSA) включил *Propionibacterium freudenreichii* в список безопасных пищевых микроорганизмов, т.е. присвоил данной бактерии статус Qualified Presumption of Safety (QPS). Рассматривается возможность включения классических ПКБ в список GRAS (USA).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Драчева Л.В. 2005. Антиоксидантные свойства пробиотических биопрепаратов // Сб. мат-лов III съезда Общества биотехнологов России. Москва, 25–27 октября 2005 г. М. С. 41.

Драчева Л.В. 2007. Антиоксидантная активность пробиотических биоантиоксидантов // Клиническое питание. № 1–2. 39.

Драчева Л.В., Короткова Е.И., Дорожко Е.В. 2008. Применение вольтаметрического метода при изучении биоантиоксидантов // Пищ. промышленность. № 4. 28–29.

Иконников Н.П., Иордан Е.П., Воробьева Л.И. 1982. Выделение нуклеотидов и их производных иммобилизованными клетками *Propionibacterium shermanii* // Прикл. биохим. и микробиол. 8. № 1. 34–40.

Краева Н.И., Воробьева Л.И. 1981. Супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидаза пропионово-кислых бактерий // Микробиология. 50. № 5. 813–817.

Рыжкова (Иордан) Е.П. 2003. Множественные функции корриноидов в биологии прокарриотических организмов // Прикл. биохим. и микробиол. 39. № 2. 133–159.

Hugenholtz J., Hunik J., Santos H., Smid E. 2002. Nutraceutical production by propionibacteria // Le Lait (Dairy Science & Technol). 82. N 1. 103–112.

Lind H., Sjögren J., Gohil S., Kenne L., Schnürer J., Broberg A. 2007. Antifungal compounds from cultures of dairy propionibacteria type strains // FEMS Microbiol. Lett. 271. N 2. 310–315.

Pritchard G.G., Asmundson R.V. 1980. Aerobic electron transport in *Propionibacterium shermanii* effects of cyanide // Adv. Microbiol. 126. 167–173.

Pritchard G.G., Wimpenny J.W.T., Morris H.A., Levis M.W.A., Hughes D.E. 1977. Effects of oxygen on *Propionibacterium shermanii* grown in continuous culture // J. Gen. Microbiol. 102. N 1. 223–233.

Поступила в редакцию
31.03.09

ANTIOXIDANT ACTIVITY OF PROPIONIC ACID BACTERIA (IN LIQUID CULTURES) INVESTIGATED WITH VOLT-AMPEROMETRY

L.V. Dracheva, E.V. Dorozhko, O.A. Avramchuk, E.I. Korotkova,
E.P. Ryzhkova, H. Lee, I.V. Danilova

We have demonstrated for the first time that liquid cultures of *Propionibacterium freudenreichii* possessed significant antioxidant activity. High sensitive volt-ampere-metric approach was applied. Kinetic criterion of the activity has been calculated based on experimental data.

Key words: *volt-amperometric method, Propionibacterium freudenreichii, liquid cultures, anti-oxidant activity.*

Сведения об авторах:

Драчёва Лидия Васильевна — канд. хим. наук, науч. консультант кафедры электрохимических методов анализа. Тел. (3822)563-832; e-mail: npp-poliant@yandex.ru

Дорожко Елена Владимировна — аспирант кафедры электрохимических методов анализа. Тел. (3822)563-832; e-mail: npp-poliant@yandex.ru

Аврамчук Олеся Александровна — канд. хим. наук, ст. науч. сотр. кафедры электрохимических методов анализа. Тел. (3822)563-832; e-mail: npp-poliant@yandex.ru

Короткова Елена Ивановна — канд. хим. наук, доц. кафедры электрохимических методов анализа. Тел. (3822)563-832; e-mail: npp-poliant@yandex.ru

Рыжкова Евгения Петровна — докт. биол. наук, доцент по званию, ст. науч. сотр. кафедры микробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-45-45; e-mail: epr322@mail.ru

Хао Ли — аспирант кафедры микробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-30-60; e-mail: lihaohao1980@mail.ru

Данилова Ирина Валентиновна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры микробиологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-45-45; e-mail: danlip@mail.ru

ЭМБРИОЛОГИЯ

УДК 597-146.512:597.442

АСИНХРОННОСТЬ В РАЗВИТИИ ООЦИТОВ У СТЕРЛЯДИ В ИНДУСТРИАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

О.П. Мелехова, Е.А. Чертихина*

(кафедра эмбриологии; e-mail: muffs2003@mtu-net.ru)

В естественных условиях в процессе гаметогенеза асинхронность в развитии ооцитов в яичниках рыб наблюдается на ранних стадиях зрелости гонад и чаще всего у видов с порционным икрометанием.

При исследовании гаметогенеза у стерляди в условиях тепловодного хозяйства (Конаковский завод товарного осетроводства) отмечено относительно равномерное развитие половых клеток; асинхронность встречается у отдельных особей, а также у рыб, выращиваемых в условиях установки замкнутого водоснабжения (УЗВ) при постоянно повышенной температуре воды.

Ключевые слова: гаметогенез, асинхронность, стерлядь, тепловодное хозяйство, УЗВ (установка замкнутого водоснабжения).

В природных условиях асинхронность в развитии ооцитов у рыб встречается нередко, особенно у видов с порционным икрометанием (Кошелев, 1984). У стерляди *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758), как и у других костных рыб, разные исследователи (Ольшванг, 1935; Молчанова, 1941; Шилов, 1964) отмечают на ранних (I и II) стадиях гаметогенеза одновременное присутствие в яичниках половых клеток различных стадий зрелости. В более зрелых гонадах (III, IV стадии) асинхронность уменьшается, так как отстающие клетки подвергаются атрезии (Ольшванг, 1935).

В процессе изучения гаметогенеза стерляди в искусственных условиях тепловодного промышленного хозяйства КЗТО (Конаковский завод товарного осетроводства) при Конаковской ГРЭС в течение 10 лет, проводимых лабораторией осетроводства и акклиматизации ВНИИПРХ, мы отметили, что при благоприятном температурном режиме и кормлении темп гаметогенеза ускоряется. На ранних стадиях оогенеза асинхронность обычно выражается в разных размерах клеток одной стадии, что выявляется гистологическим методом.

Температурный режим воды в бассейнах Конаковского завода характеризуется зимними и летними перепадами (рис. 1), что способствует синхронному созреванию производителей. Ежегодный половой цикл практически у всех самок маточного стада (не первый раз участвующих в нересте) завершается синхронно. Уже в сентябре ооциты в яич-

никах достигают IV стадии зрелости (Чертихина и др., 2004).

В июле 2007 г. мы проанализировали 10 трехлетних особей волжской стерляди уже 4-го поколения domestikации, 50% которых оказались самками. У 4 самок была отмечена II жировая стадия (рис. 2), а у одной — большинство половых клеток (оогонии и ооциты первого порядка) находились на первой стадии зрелости и лишь единичные клетки являлись ооцитами протоплазматического роста II стадии зрелости (рис. 3). Это свидетельствует о задержке развития гамет. Более крупные ооциты в дальнейшем будут подвержены атрезии, и созревание гонады в целом произойдет позже, чем у одновозрастных особей. Задержка гаметогенеза в данном случае связана с индивидуальной особенностью организма, и, очевидно, эта самка могла быть отнесена к группе поздносозревающих рыб. Морфологически она не отличалась от других особей (табл. 1, самка № 6).

При выращивании рыб в промышленных условиях при стабильной повышенной температуре воды (например, в установках замкнутого типа водоснабжения — УЗВ) для окончательного созревания необходима зимняя пауза. Без зимовки отмечается неравномерное развитие ооцитов (Чмырь, 2002).

Так, при исследовании гаметогенеза обского осетра в УЗВ ВНИИПРХ в возрасте четырех лет (табл. 2) на фоне ускорения темпа созревания всех

* Дмитровский филиал Астраханского государственного технического университета, 141821, пос. Рыбное Дмитровского района Московской обл.

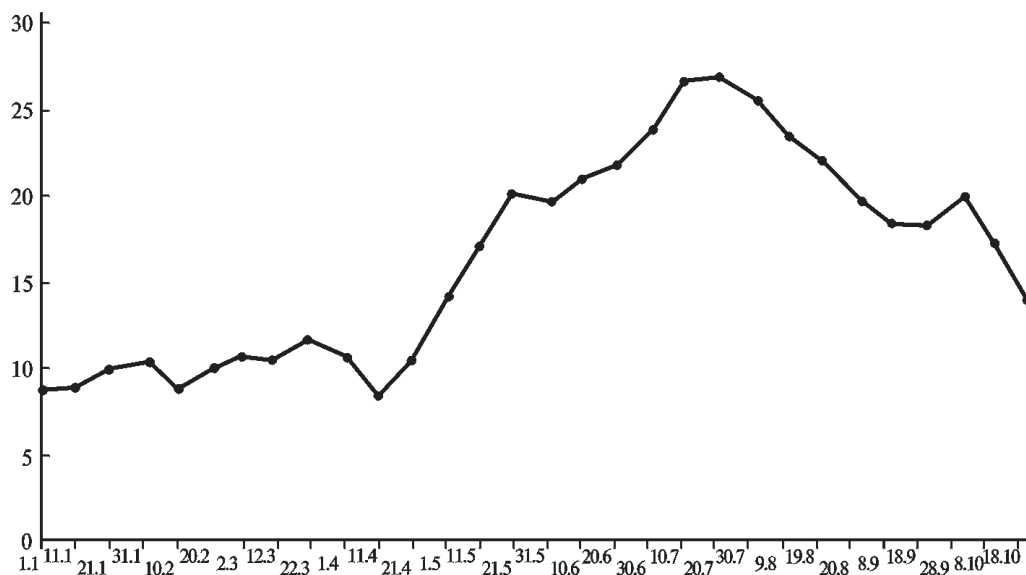


Рис. 1. Температурный режим воды, поступающей в бассейны КЗТО

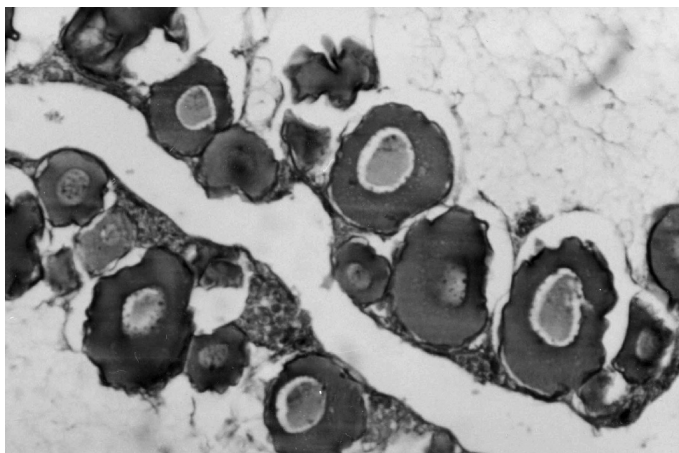


Рис. 2. Яичник стерляди на II жировой стадии зрелости в трехлетнем возрасте. Ув. 56×. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну. Фотографии выполнены при помощи фотокамеры "Olympus"

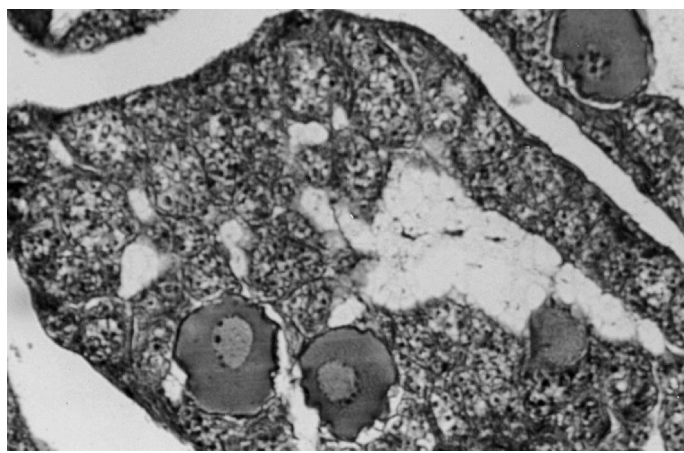


Рис. 3. Яичник стерляди в трехлетнем возрасте на I стадии зрелости с единичными ооцитами протоплазматического роста. Ув. 56×. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну

Т а б л и ц а 1

Биологическая характеристика волжской стерляди в трехлетнем возрасте в КЗТО

№	Масса, г	Длина тела, мм	Масса гонад, г	Коэффициент зрелости	Пол гистологически	Стадия зрелости гонад/размер ооцитов на срезе средний (мин.—макс.), мкм
1	379,0	43,2	5,2	1,37	самец	II стадия зрелости
2	455,4	46,0	6,1	1,34	самка	II стадия/128 (43—225)
3	601,2	49,5	7,2	1,20	самец	II стадия зрелости
4	676,1	52,0	10,0	1,50	самка	II стадия/137 (70—314)
5	355,2	43,5	2,4	0,68	самец	II стадия зрелости
6	356,9	42,0	3,3	0,92	самка	I стадия зрелости/14 мкм, единичные — II стадия зрелости/164 (45—228)
7	410,7	45,0	3,6	0,88	самка	II стадия/95 (43—171)
8	307,4	42,8	2,3	0,76	самец	II стадия зрелости
9	170,0	35,5	0,3	0,18	самец	II стадия зрелости
10	206,0	39,0	1,6	0,80	самка	II стадия/112 (86—170)
среднее	391,8	43,9		0,96		

Т а б л и ц а 2

**Характеристика развития гонад у самок обского осетра
в 4-летнем возрасте из УЗВ ВНИИПРХ**

№	Масса рыбы, г	Масса гонад, г	Коэффициент зрелости, %	Состояние гонад, стадия зрелости
1	7700	142,5	1,9	Начало III стадии зрелости, в гонадах идет процесс вителлогенеза, вакуолизации цитоплазмы. Размер ооцитов — от 350 до 500 мкм
2	10 400	220,9	2,1	III стадия зрелости, начало трофического роста ооцитов, размер которых составляет от 300 до 500 мкм
3	12 400	373,2	3,0	Начало III стадии зрелости, размер ооцитов до 500 мкм, единичные икринки в центре гонады — на IV стадии — окрашены меланином, величиной 1,6 мм

рыб отмечена одна самка (№ 3, более крупная) с яичниками на начальной III стадии и отдельными икринками на IV стадии зрелости, значительно отличающимися размерами (Чертыхина и др., 2007).

У рыб с единовременным типом нереста, к которым относятся осетровые, более ранние единичные зрелые ооциты впоследствии подвергаются резорбции, а плодовитость рыб обеспечивают те ооциты, которые созревают синхронно.

Таким образом, при исследовании гаметогенеза стерляди в условиях КЗТО асинхронность в развитии ооцитов наблюдалась в единичных случаях, развитие гонад у большинства самок этого вида уже на II стадии проходит синхронно, что связано с сезонным изменением температурного режима воды, близкого к естественному источнику.

Особенности созревания генетически заложены у каждого вида рыб, но в измененных условиях на процесс гаметогенеза значительное влияние оказывают факторы внешней среды. Поэтому при оптимизации условий созревания необходимо приближать искусственные условия к природным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кошелев Б.В. 1984. Экология размножения рыб. М. С. 87.

Молчанова И.Н. 1941. Гистологическое строение икры стерляди на различных стадиях половой зрелости // Докл. АН СССР. **32**. 162—164.

Ольшванг Н.А. 1935. Изменения гонад стерляди *Acipenser ruthenus* в связи с созреванием половых продуктов // Изв. Пермского биол. науч.-исслед. ин-та. **10**. 363—384.

Чертыхина Е.А., Козовкова Н.А., Мельченков Е.А. 2004. Резорбция зрелых ооцитов у производителей стерляди (*Acipenser ruthenus*) в промышленных условиях // Мат-лы III Междунар. науч.-практ. конф. "Аквакультура осетровых рыб: достижения и перспективы развития". Астрахань 22—25 марта 2004 г. Астрахань. С. 214—216.

Чертыхина Е.А., Мельченков Е.А., Нефедов С.А. 2007. Гаметогенез обского осетра в условиях промышленного бассейнового хозяйства // Мат-лы Междунар. симпоз. "Тепловодная аквакультура и биологическая продуктивность водоемов аридного климата". Астрахань, 16—18 апреля 2007 г. Астрахань. С. 340—342.

Чмырь Ю.Н. 2002. Биологические основы формирования маточного стада стерляди в бассейне реки Кубань: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар.

Шилов В.И. 1964. Созревание и повторность нереста стерляди Волгоградского водохранилища // Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). **56**. 79—104.

Поступила в редакцию
19.02.09

ASYNCHRONOUS OOCYTES DEVELOPMENT IN STERLET UNDER INDUSTRIAL CONDITIONS

O.P. Melekhova, E.A. Chertikhina

Under natural conditions during gametogenesis, the asynchronous oocytes development in fish ovaries is being observed at the early stages of gonads' maturation and most often in fish species with a portion spawning.

An the investigation of gametogenesis in sterlet under conditions of a warm-water fishfarm (Konakovo plant of commercial sturgeon farming), it has been that sex cells revealed developed

relatively evenly; the asynchronous development was noted in some specimens and in fish reared under recirc conditions at permanent increased water temperatures.

Key words: *gametogenesis, asynchronous, sterlet, warm-water fishfarm, RAS (recirc aquaculture systems).*

Сведения об авторах

Мелехова Ольга Петровна — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры эмбриологии биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-39-15; e-mail: muffs2003@mtu-net.ru

Чертихина Елена Анатольевна — ст. преподаватель, зав. лабораторией ихтиологии и ихтиопатологии ДФ ФГОУ ВПО «АГТУ». Тел. (495)994-57-12; e-mail: kafvba@mail.ru

МИКОЛОГИЯ И АЛЬГОЛОГИЯ

УДК 582.28: 581.14: 546.23

**ОБРАЗОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНОГО СЕЛЕНА ПРИ РАСПАДЕ
МОЛЕКУЛЫ СЕЛЕНОРГАНИЧЕСКОГО ПРЕПАРАТА ДАФС-25
ПОД ВЛИЯНИЕМ РАСТУЩЕГО МИЦЕЛИЯ ГРИБОВ****П.А. Полубояринов*, В.А. Вихрева*, П.П. Лещенко*, А.В. Ариповский**, А.Н. Лихачев***(кафедра микологии и альгологии; e-mail: pashal@sura.ru)*

Проведенные исследования показали, что при инкубации культур грибов на питательной среде с внесенными в нее разными концентрациями селенорганического препарата ДАФС-25 происходит процесс распада молекулы препарата с выделением элементарного селена на мицелии грибов, а в питательной среде накапливается ацетофенон. In vitro подобная реакция с выделением элементарного селена и ацетофенона проходит между диацетофенонилселенидом и глутатионом, цистеином в щелочной среде.

Ключевые слова: *грибы, селен, глутатион, цистеин, ацетофенон.*

Селен относится к группе химических элементов, содержание которого в природных экосистемах крайне неравномерно. Биогеохимическая трансформация различных соединений селена в разных экосистемах конкретных регионов очень сложна и зависит от многих факторов: типа почв, температуры, pH, солености воды, содержания кислорода и т.д. (Ермаков, 1978; Сучков, 1981; Конова, 1993). Усвоение и аккумуляция соединений селена прокариотическими и эукариотическими организмами во многом определяется как биологическими особенностями самих видов из разных таксономических групп, так и его формами и их концентрацией в окружающей среде (Решетникова, 1997; Минюк, Дробецкая, 2000; Блинохватов, 2001; Вихрева и др., 2001; Зайцев и др., 2002; Shrift, 1961; Ulrich, Shrift, 1968; Price, Harrison, 1988; Calomme et al., 1995).

Являясь жизненно необходимым минорным микроэлементом для большинства организмов, обеспечивающим функциональное состояние клеток и метаболические процессы, а также обладающим антиоксидантным и иммуномодулирующим действием, селен определяет и распространенность гипозелемного состояния людей в разных странах, в том числе и некоторых регионах России (Кудрин, 1975). В последнем случае возникает необходимость профилактического обеспечения населения витаминно-минеральным комплексом эссенциальных микроэлементов, включая и селен, используя в рационе питания лечебно-профилактические продукты и биологически активные добавки.

Поступая в организмы, в том числе позвоночных, с пищей, усвояемость и трансформация орга-

нического и неорганического селена значительно различается (Levander, 1986). Относительно высокие его концентрации обладают токсическим действием на растительные и животные организмы, которое усиливается в водной среде в связи с растворимостью низкомолекулярных неорганических соединений селена и их проницаемостью через оболочки клеток. В водной среде в трансформации селена играет большую роль фитопланктон, после отмирания которого образуются “красные” осадки, содержащие органические соединения, минерализуемые в дальнейшем микроорганизмами до элементарного селена (Boisson, Romeo, 1996; Zhang, Moore, 1997).

Сведения о накоплении и трансформации селена грибами носят фрагментарный характер. Имеются данные, что аккумуляция селена в плодовых телах макромицетов во много раз превышает его содержание в сосудистых растениях, а также в почве (Watkinson, 1966). Однако функции селена и пути его трансформации исследованы только у отдельных представителей из царства грибов. Так, например, трансформация оксианиона селенита видами *Penicillium* в жидкой среде происходит с выделением летучих компонентов Se, сходных с диметилселенитами, на всех стадиях их развития. Восстановление селенита до аморфного элементарного Se наблюдается только в фазе подавления роста. При этом восстановление и аккумуляция Se коррелирует с накоплением биомассы (Brady et al., 1996).

Экспериментальные работы, проведенные на грибах, показали, что разные соединения селена и их концентрации избирательно влияют на развитие и

* Пензенская государственная сельскохозяйственная академия. 440014, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30.

** Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии. 142292, г. Оболensk Московской обл.

скорость роста, продуцирование биологически активных веществ, ингибируя или стимулируя течение этих процессов (Денисова, 1999; Ильин, 2001). Вероятно, сходство функций клеточных мембран на всех уровнях организации организмов и универсальность антиоксидантной защиты клеток, в которой важную роль играет селеносодержащий фермент глутатионпероксидаза, определяют степень влияния селенатов на метаболизм организмов (Price, Harrison, 1988). Органические формы селена менее токсичны по сравнению с неорганическими его солями, что снижает опасность передозировки при использовании биологически активных добавок (БАД), полученных биотехнологическим путем (Федеральный реестр..., 2001).

Способность к аккумулярованию селена сосудистыми растениями, водорослями, грибами заслуживает особого внимания в связи с возможностью разработки биотехнологий получения добавок и покрытия его дефицита в рационе людей за счет использования БАД как вспомогательного средства при лечении ряда заболеваний (Мазо и др., 2003). Использование методов биотехнологии в грибоводстве, вероятно, может являться перспективным источником получения новых пищевых добавок, содержащих органические формы селена в мицелии или плодовых телах культивируемых видов базидиальных грибов (Денисова, 1999).

В большинстве экспериментов используют неорганические соединения — селениты и селенаты. Однако в литературе отсутствуют данные о действии селенорганических соединений, в состав которых входят неорганические и органические компоненты, как в препарате ДАФС-25. В связи с этим целью работы являлось исследование трансформации этого препарата мицелием грибов.

Материалы и методы

Для выявления влияния разных концентраций препарата ДАФС-25 от 10^{-2} до 10^{-4} г/л на развитие грибов в качестве тест-объектов были использованы представители из разных таксономических групп: *Pleurotus ostreatus*, *Aspergillus niger*, *Chaetomium globosum*, *Trichoderma viride*. Культуры *Pleurotus ostreatus* выращивали на пшеничном агаре, микромицеты — на среде Чапека.

Опыты по установлению возможного распада молекулы селенорганического препарата ДАФС-25 на органическую и неорганическую части, а также по образованию элементарного селена под воздействием растущего мицелия, проводили с культурой *Aspergillus niger*. Препарат ДАФС-25 не растворим в воде, но хорошо растворяется в органических растворителях, жирах. ДАФС-25 растворяли в этаноле и добавляли в питательную среду при культивировании грибов.

Для подтверждения факта выделения элементарного селена под влиянием грибов проводили: 1) визуальную оценку появления розово-красного оттенка среды или окраски мицелия, 2) наличие специфической реакции на селен по Файглю и Весту (Назаренко, Ермаков, 1971). Эта реакция основана на каталитическом действии селена по восстановлению метиленового голубого сульфидом щелочных металлов до бесцветного лейко соединения. Адсорбированный на мицелиальной пленке селен растворяли путем однократной обработки раствором сульфида натрия. Затем к объему экстракта и “холостому” опыту (не содержащему экстракт) добавляли раствор метиленового голубого.

Смыв элементарного селена с поверхности мицелия проводили с использованием н-гексана, а также смеси изопропилового спирта с хлороформом (соотношение 1:2). Полученный экстракт упаривали до полного удаления растворителей, обрабатывали оставшуюся часть сульфидом натрия и определяли наличие селена специфической реакцией с метиленовым голубым.

Для определения продуктов распада молекулы ДАФС-25 культуральную жидкость, на которой рос *A. niger*, двукратно экстрагировали н-гексаном, а затем экстракт исследовали методом газожидкостной хроматографии с режимом программирования температуры.

Результаты и их обсуждение

Изучение влияния препарата ДАФС-25 на рост чистых культур представителей из различных таксономических групп грибов позволило установить связь между скоростью роста мицелия колоний культур и их отзывчивостью на разные концентрации препарата. Как видно из данных табл. 1 и 2, ингибирующее действие препарата на все взятые культуры грибов происходит при повышении концентрации до 10^{-3} (г/л).

Таблица 1

Диаметр колоний *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm.
на пшеничном агаре с добавлением
разных концентраций препарата ДАФС-25

Штамм	Контроль	Концентрация препарата ДАФС-25 (г/л)		
		10^{-2}	10^{-3}	10^{-4}
В-1	12,7 ± 0,66	6,0 ± 0,43	12,8 ± 0,33	14,7 ± 0,56
В-2	12,2 ± 0,21	6,1 ± 0,12	12,5 ± 0,34	13,9 ± 0,51
В3	10,3 ± 0,13	5,5 ± 0,33	10,6 ± 0,1	11,8 ± 0,17

Селенорганический препарат меняет ростовые характеристики мицелия вешенки устричной: при высокой концентрации (10^{-2} г/л) ингибирует скорость роста мицелия на 33—50%, при 10^{-4} г/л стимулирует его, превышая контроль на 13—16%.

Таблица 2

Влияние концентраций препарата ДАФС-25
на рост колоний микромицетов (среда Чапека, +25°)

Вид гриба	Концентрация препарата				
	Контроль		ДАФС-25 (г/л)		
			10 ⁻²	10 ⁻³	10 ⁻⁴
<i>Trichoderma viride</i>	d	35,3 ± 0,05	0,0	12,0 ± 0,02	14,5 ± 0,22
	R	0,0	100	66,0	58,9
<i>Chaetomium globosum</i>	d	38,0 ± 0,15	0,0	0,0	8,0 ± 0,12
	R	0,0	100	100	78,9
<i>Aspergillus niger</i>	d	22,3 ± 0,15	0,0	0,0	11,5 ± 0,12
	R	0,0	100	100	48,4

Примечание. R — подавление роста грибов (%); d — диаметр колонии гриба (мм).

При концентрации препарата 10⁻⁴ г/л проявляется избирательный эффект стимулирующего действия на рост колоний исследуемых видов микромицетов и пигментацию. В варианте с *Chaetomium globosum* введение в среду Чапека препарата ДАФС-25 вызывает интенсивное образование зеленовато-коричневого пигмента, диффундирующего в среду. Интенсивное образование пигмента у *Chaetomium globosum*, вероятно, является ответной реакцией гриба, сравнимой с воздействием ряда других факторов, таких как ультрафиолетовое облучение, ионы тяжелых металлов, некоторые фунгициды.

Инкубация культур на питательной среде с внесенными в нее разными концентрациями ДАФС-25 показали, что процесс выделения элементарного селена на мицелии при визуальной оценке его окраски происходил как при высоких концентрациях препарата 10⁻¹–10⁻² г/л, так и 10⁻³–10⁻⁴ г/л, где выделение селена при таком анализе практически незаметно. Особенно четко изменение окраски мицелия происходит у *Pleurotus ostreatus*, принимающего красный оттенок. Вероятно, что аккумуляция и повышение концентрации селена в мицелии, так же как и у спиролины, приводит к восстановлению селенитов до элементарного селена, сопровождающегося появлением данной окраски (Пронина и др., 2002).

Исследование химической активности селена с помощью аналитических реакций как у препарата аморфного селена, так и с активностью селена, выделившегося на мицелии, совпадают: оба с трудом и только при нагревании растворяются в растворе щелочи (NaOH). Намного легче селен, выделившийся на поверхности мицелия: как и препарат аморфного селена, он растворяется в избытке сульфида натрия (Na₂S) с образованием, по всей видимости, сульфид-селенидов: $\text{Se} + \text{Na-S-Na} \rightarrow \text{Na-S-Se-Na}$.

Специфическая реакция на селен по Файглею и Весту также показала наличие элементарного селена: в опытном растворе, содержащем селен, окраска метиленового голубого исчезла практически сразу, а в “холостом” растворе через 20 с.

Результаты опытов дают основание полагать, что селенорганическое соединение ДАФС-25 распадается с выделением элементарного селена на мицелиальных структурах грибов. Для того чтобы определить, как прочно связан выделившийся селен с гифами грибов, нами был проведен опыт по смыыву селена вместе с липидами клеточной стенки гриба *A. niger* с использованием органических растворителей. Опыт показал, что селен отсутствует во всех вариантах, т.е. не экстрагируется ни гексаном, ни смесью изопропилового спирта с хлороформом. Далее мицелиальную пленку обработали сульфидом натрия и также провели специфическую реакцию на наличие селена. В этом случае реакция на селен была положительная.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что селен прочно связан с гифами гриба *A. niger* и не смывается органическими растворителями, которые легко смывают липидную фракцию клеточных стенок грибов, но селен легко смывается сульфидом натрия и затем может быть легко обнаружен специфической реакцией.

Как показывают эксперименты, проведенные на водорослях, хроматографический анализ селеносодержащих липидов, выделенных из них и культивируемых в присутствии высоких концентраций Se (IV), селен присутствует во всех липидных фракциях за исключением насыщенных углеводов. Максимальное содержание отмечено во фракции каротиноидных пигментов. Вероятно, он не связан с липидами ковалентно, а селеносодержащие липиды метаболически неактивны. При этом отмечено, что значительная часть селена сосредоточена в глутатионпероксидазе (Price, Harrison, 1988). Однако скорость поглощения органической и неорганической форм селенитов из среды является разной (Sandholm et al., 1973). На это указывают и наши данные, показывающие двойной эффект поведения ДАФС-25, вызванного распадом препарата на органическую и неорганическую составляющие и разную их аккумуляцию в структуре мицелия. О распаде молекулы ДАФС-25 свидетельствует появление в культуральной жидкости опытных вариантов отчетливого “ароматического” запаха, в то время как в контроле он отсутствует.

Весьма важно было выявить, на какие производные, кроме элементарного селена, распадается молекула диацетофенонилселенида. Для этого экстракт культуральной жидкости исследовали методом газожидкостной хроматографии. Исследование показало наличие ацетофенона в культуральной жидкости, других компонентов распада молекулы ДАФС-25 идентифицировано не было.

Назаренко И.И., Ермаков А.Н. 1971. Аналитическая химия селена и теллура. М. 248 с.

Пронина Н.А., Ковшова Ю.И., Попова В.В. и др. 2002. Влияние селенит-ионов на рост и накопление селена у *Spirulina platensis* // Физиол. раст. **49**. № 2. 264–271.

Решетникова И.А. 1997. Накопление селена и фракционирование его изотопов микроорганизмами. Деструкция лигнина ксилотрофными макромицетами. М. 197 с.

Сучков Б.П. 1981. Содержание подвижных форм селена и фтора в почвах Черновицкой области и некоторых минеральных удобрениях // Мат-лы науч. конф. “Селен в биологии”. Баку. С. 13–14.

Федеральный реестр биологически активных добавок к пище. 2001 / Ред. Т.Е. Пилат. М.

Boisson F., Romeo M. 1996. Selenium in plankton from the northwestern Mediterranean Sea // Water Res. **3**. N 11. 2593–2600.

Brady J.M., Tobin J.M., Gadd G.M. 1996. Volatilization of selenite in aqueous medium by a *Penicillium* species // Mycol. Res. **100**. N 8. 955–961.

Calomme M., Hu J., Van den Branden K., Van den Bergne D.A. 1995. Seleno-Lactobacillus an Organic Selenium Source // Biol. Trace Element Res. **47**. N 5. 379–383.

Engman L., Andersson C., Cotreace I.A., Anderson C.-M., Hallberg A. 1994. Evidence for

Common Selenolate Intermediate in the Glutathione Peroxidase-like Catalysis of γ -(Phenylselenenyl) Ketones and Diphenyl Diselenide // Tetrahedron. **50**. N 9. 2929–2938.

Levander O.A. 1986. Selenium. Trace elements in human and animal nutrition // Ed. W. Mertz. Orlando; San Diego; N.Y.; Austin; Montreal; Sydney; Tokyo; Toronto. Vol. 2. P. 209–266.

Price N.M., Harrison P.J. 1988. Specific selenium-containing macromolecules in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* // Plant Physiol. **86**. N 1. 192–199.

Sanders R.W., Gilmour C.C. 1994. Accumulation of selenium in a model freshwater microbial food web // Appl. Environ. Microbiol. **60**. N 8. 2677–2683.

Sandholm M., Oksanen H.E., Pesonen L. 1973. Uptake of selenium by aquatic organisms // Limnol. Oceanogr. **18**. 496–499.

Shrift A. 1961. Metabolism of selenium by plant and microorganisms // Selenium compounds in nature and medicine. N.Y. 816 p.

Ulrich J.M., Shrift A. 1968. Selenium Absorption by excised *Astragalus* roots // Plant Physiol. **43**. 14–20.

Watkinson J.H. 1966. Analytical Chemistry. N.Y. 192 p.

Zhang Y., Moore J.N. 1997. Reduction potential of selenate in wetland sediment // J. Environ. Qual. **26**. N 3. 910–916.

Поступила в редакцию
19.02.09

FORMATION OF ELEMENTARY SELENIUM DECAY OF MOLECULES OF SELENIUM-ORGANIC PREPARATION DAFS-25 UNDER INFLUENCE OF GROWING MICELLA OF MUSHROOMS

P.A. Poluboyarinov, V.A. Vikhreva, P.P. Leshchenko, A.V. Aripovsky, A.N. Likhachev

The investigation showed that the molecules of the preparation break down with the secretion of elementary selenium on the mycelium of mushrooms in incubation of mushrooms on the nutritious medium when selenium-organic preparation DAFS-25 is introduced in different concentrations. And acetophenon is accumulated in the nutritious medium. In vitro the same reaction takes place between DAFS-25 and glutathione, cysteine in alkaline conditions with the secretion of elementary selenium and acetophenon.

Key words: *fungi, selenium, glutathione, cysteine, acetophenon.*

Сведения об авторах

Полубояринов Павел Аркадьевич — канд. с.-х. наук, ст. преподаватель кафедры химии ПГСХА (Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования — Пензенская государственная сельскохозяйственная академия. Тел. (8412) 62-83-54; e-mail: pashal@sura.ru

Вихрева Валерия Александровна — канд. биол. наук, доцент кафедры химии ПГСХА. Тел. 8-927-362-42-03.

Лещенко Петр Петрович — канд. хим. наук, доц. кафедры химии ПГСХА. Тел. 57-56-15; e-mail: pleshch@sura.ru

Ариповский Александр Викторович — канд. хим. наук, зав. сектором Государственного научного центра прикладной микробиологии и биотехнологии (г. Оболенск Московской обл.). Тел. 8-4967-73-61-34; e-mail: aripovsky@rambler.ru

Лихачев Александр Николаевич — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-50-57.

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 581.45

**ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА *LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L.
IV. ПОТЕНЦИАЛ ПЛОДООБРАЗОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ
ЕГО РЕАЛИЗАЦИИ У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ****З.П. Воронова, В.В. Мурашёв**

(лаборатория биологии развития растений; e-mail: vvmur@hotmail.ru)

Проведенные исследования показали, что наибольшим потенциалом плодообразования обладает сорт Немчиновский 846, у сорта Ладный он в 2 раза меньше, у сорта Дикаф 14 — на 1/4. Его формированию способствует у стандартного сорта Немчиновский 846 — повышенный температурный режим, а у сорта с ограниченным ветвлением — избыточное количество осадков. Реальное плодообразование определяется за счет главного побега и, в зависимости от погодных условий, в среднем у сорта Немчиновский 846 составило 19% от потенциальной продуктивности, у сорта Ладный 10% в верхушечной кисти и 53% в пазухах листьев, у сорта Дикаф 14 соответственно 15 и 48%.

Ключевые слова: *Lupinus angustifolius*, морфогенез, ветвление, побеговые системы, внутривидовая изменчивость.

Как у главных, так и боковых побегов изучаемых сортов терминальные меристемы обычно дифференцируются в верхушечное соцветие — кисть. Главная ось соцветия может достигать 2/3 от длины побега. Часть междоузлий генеративной сферы удлинена (в базальной части), а часть укорочена (в терминальной части). Длина боковых осей (цветоножек) различна, варьируя от хорошо развитых в нижней части до укороченных в верхней. Терминальный цветок отсутствует. Цветки в соцветии распускаются акропетально.

Не все заложившиеся генеративные органы *L. angustifolius* имеют завершённый цикл развития. Часть из них отмирает на различных этапах органогенеза. Величина редукции зависит от элемента продуктивности, видовой и сортовой специфики растений, агрометеорологических условий.

Согласно гипотезе A. Pigeaire (Pigeaire et al., 1985), созревание бобов на боковом побеге у люпина происходит только при достаточном накоплении сухого вещества междоузлием побега предыдущего порядка, из пазухи листа которого развивается этот побег.

Процесс опадания репродуктивных органов у боковых в значительной мере зависит от отсутствия или наличия достаточного количества фотоассимилятов и элементов минерального питания в критические фазы развития растений, а также от распределения источников ассимилятов относительно их потребителей на растении. Предполагается, что образование избыточного количества репродуктив-

ных органов и их последующее опадание являются приспособительной стратегией, обеспечивающей максимальное завязывание плодов на случай потери их в результате неблагоприятных погодных условий, болезней и уничтожения вредителями (Bauhis, Clifford, 1991).

Структура соцветия *L. angustifolius* с акропетальным развитием обуславливает то, что формирование бобов из верхушечных цветков может быть ограничено слабым поступлением питательных веществ из расположенных ниже листьев. К тому же начало цветения на главном побеге обычно совпадает с активным ростом боковых побегов. Как показали исследования австралийских ученых P. Farrington и J.S. Pate (1981), при существующей конкуренции за питательные вещества, увеличивающиеся вместе с объемом ветвей — основных потребителей ассимилятов, на долю соцветия во время цветения остается очень небольшая часть (менее 3%) в приросте сухого материала. Исследования с использованием C^{14} дали ряд дополнительных сведений (Pate, Farrington, 1981). Сами цветки наиболее активно потребляют ассимиляты в стадии почки и в меньшей степени после открытия. По данным S.J. Herbert (1979), развитие верхушечных цветков происходит быстрее, они имеют меньшую массу и обычно опадают на ранних стадиях развития.

Наблюдаемая асинхронность формирования цветков в пределах соцветия приводит к отставанию их развития и редукции (пятое правило органогенеза — см: Куперман и др., 1982). Органы, отстающие бо-

лее чем на 2—3 этапа от онтогенетически более продвинутых, приостанавливаются в развитии, а затем отмирают или переходят в состояние покоя. В результате разрыв между потенциальной продуктивностью сорта и реальными показателями может достигать значительных размеров.

Методика наблюдений, проводившихся нами, подробно изложена в статье З.П. Вороновой “Особенности морфогенеза некоторых форм *Lupinus angustifolius* L. I. Зависимость темпов органогенеза от агрометеорологических факторов” (Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 2007. № 3. С. 39—47).

Задачей настоящей работы было изучение морфофизиологических особенностей некоторых форм люпина узколистного с целью определения потенциала плодообразования и его реализации на разных этапах органогенеза, что является актуальной задачей не только в частной генетике и селекции, но и в плане получения данных о границах внутривидовой изменчивости растений.

Результаты и обсуждение

Ось соцветий всех порядков ветвления *L. angustifolius* L. начинает формироваться на III этапе органогенеза с удлинения конуса нарастания.

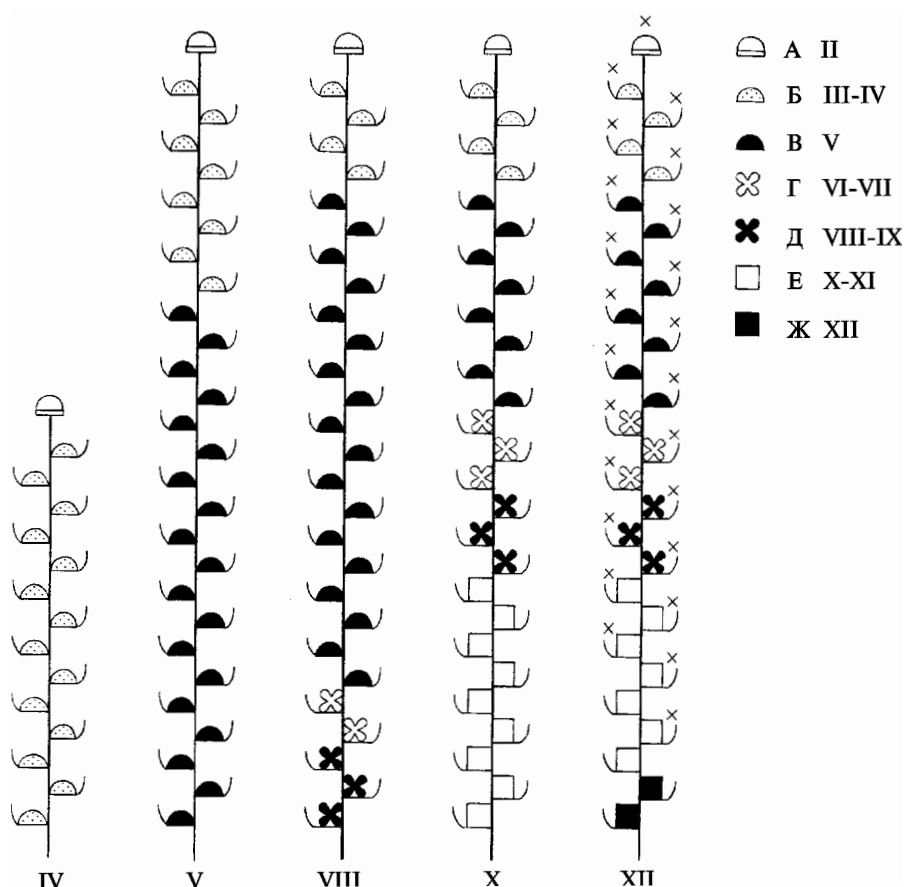


Рис. 1. Схема развития и редукции на IV, V, VIII, X, XII (А–Ж) этапах органогенеза главного соцветия *L. angustifolius*: А — вегетативная апикальная меристема (II этап органогенеза, × — знак отмирания (редукции) меристемы

Через 1—2 дня на ней образуются отдельные метамеры, включающие в себя брактей, в пазухах которых расположены префлоральные меристемы в виде отдельных бугорков (IV этап органогенеза). Каждый последующий метамер закладывается непосредственно в субапикальной части побега. Ранее заложившиеся метамеры постепенно переходят во флоральное состояние (V этап органогенеза), так как их заложение и развитие идет акропетально, наиболее развитыми в формирующемся соцветии оказываются базальные цветки.

В период оплодотворения и формирования первых бобов на соцветии представлен обширный спектр органогенеза — от еще недифференцированных флоральных зачатков (IV этап) в его терминальной части до вполне сформированных с завершенным гаметогенезом цветков (VIII этап) и завязавшихся бобов (IX этап) в базальной его части. С переходом растения к XI этапу органогенеза меристема апекса паренхиматизируется и постепенно отмирает. Созревает обычно лишь несколько бобов, сформировавшихся из цветков, заложившихся на соцветии в первую очередь в пазухах брактей (рис. 1). У стандартного сорта Немчиновский 846 формировалось в зависимости от погодных условий от 153 (1994 г.) до 180 (1993 г.) зачатков цветков (в среднем — 162) (табл. 1). У сортов с ограниченным ветвлением потенциал апикальных меристем был ниже, чем у стандарта. Так, у сорта Ладный закладывается 80 цветковых бугорков — в 2 раза меньше, чем у сорта Дикаф 14 (124 зачаточных цветка), т.е. меньше примерно на 1/4.

Рассмотрим особенности формирования цветков по побеговой системе растения. На главном соцветии (верхушечной брактеозной кисти) у сорта Немчиновский 846 закладывалось от 24 (1993 г.) до 32 (1996 г.) цветковых бугорков, а коэффициент вариации составил C_v — 11%. Успешному формированию генеративной сферы способствовал благоприятный (повышенный) температурный режим 1991 и 1996 гг. У форм с ограниченным ветвлением амплитуда колебания потенциала была также достаточно велика, особенно у сорта Ладный, C_v — 16%. Так, в засушливом 1992 г. у него на главном соцветии закладывалось 17 цветков, а в 1991 и 1994 гг. — 32. Для сорта Дикаф 14 наиболее благоприятные ус-

Потенциал плодообразования (число цветков на V—IX этапах)

Сорт	Год	На брактеозной кисти главного побега						В пазухах листьев главного побега					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
Немчиновский 846	1991	26,0	33,7	20,2	14,0	6,2	5,2	—	—	—	—	—	—
	1992	21,0	27,6	17,3	5,5	4,7	4,0	—	—	—	—	—	—
	1993	20,0	24,1	23,0	14,0	5,4	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1994	24,1	26,0	21,2	10,7	7,5	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1996	21,6	31,1	29,0	17,0	8,8	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ладный	1991	26,2	32,0	23,1	20,0	8,4	2,0	—	—	—	—	—	—
	1992	18,5	17,0	9,5	3,7	2,8	1,3	—	—	—	—	—	—
	1993	25,3	29,1	23,0	17,4	11,6	3,5	8,5	7,5	7,5	4,8	4,8	4,7
	1994	29,2	32,0	27,5	26,3	6,7	3,2	7,6	7,5	7,4	—	6,8	5,6
	1996	26,2	29,2	27,2	11,9	5,9	3,8	8,2	7,7	6,5	5,6	3,7	3,5
Дикаф 14	1991	24,0	32,7	30,1	28,0	7,6	5,1	—	—	—	—	—	—
	1992	21,0	26,0	16,0	10,0	4,0	2,5	—	—	—	—	—	—
	1993	27,0	33,0	28,7	26,8	14,4	6,6	6,3	6,1	6,0	4,8	3,9	3,1
	1994	25,8	28,0	23,5	22,3	5,4	3,7	7,3	7,1	7,1	7,0	4,7	4,0
	1996	22,0	24,0	23,2	10,1	4,8	3,8	8,0	7,0	6,2	6,0	3,6	3,2

Статистика формирования потенциальной про-

Сорт	Статистический показатель	На брактеозной кисти главного побега						В пазухах листьев главного побега					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
Немчиновский 846	$M \pm \mu$	22,5 ± 1,0	28,5 ± 1,7	22,1 ± 1,9	12,2 ± 2,0	6,5 ± 0,7	5,4 ± 0,7	—	—	—	—	—	—
	σ	2,4	3,8	4,1	4,4	1,6	1,6	—	—	—	—	—	—
	Cv (%)	10,7	16,7	14,2	36,1	29,6	28,5	—	—	—	—	—	—
Ладный	$M \pm \mu$	25,1 ± 0,4	27,9 ± 2,8	22,1 ± 3,2	15,9 ± 3,5	7,1 ± 1,4	2,8 ± 0,4	8,1 ± 0,3	7,6 ± 0,1	7,1 ± 2,6	5,9 ± 0,7	5,1 ± 0,9	4,6 ± 0,6
	σ	4,0	6,2	7,3	7,9	3,2	0,9	0,5	0,2	4,6	1,3	1,6	1,1
	Cv (%)	15,8	22,1	33,3	49,8	45,7	33,9	6,2	2,9	64,7	22,7	30,7	23,3
Дикаф 14	$M \pm \mu$	24,0 ± 1,6	28,7 ± 1,6	24,3 ± 2,5	19,4 ± 3,9	7,2 ± 1,9	3,5 ± 0,5	7,2 ± 0,6	6,7 ± 0,2	6,4 ± 0,2	5,9 ± 0,6	4,1 ± 0,3	3,4 ± 0,2
	σ	3,5	3,6	5,6	8,8	4,2	1,1	0,6	0,4	0,4	1,1	0,6	0,4
	Cv (%)	14,6	12,5	22,9	45,5	58,6	31,4	8,5	5,8	6,0	18,6	14,4	13,1

Т а б л и ц а 1

и его реализация (число бобов на X—XII этапах) у *L. angustifolius*

На боковых побегах						В целом на растении					
						Этапы органогенеза					
V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
158,7	46,6	31,5	23,8	15,7	0,0	178,7	70,7	54,5	37,8	21,1	4,0
128,5	68,3	42,1	25,2	18,1	4,3	152,6	94,9	63,3	35,9	25,6	9,9
133,0	81,2	56,1	42,2	21,8	2,3	154,6	112,3	85,1	59,2	30,6	10,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
70,0	17,0	15,0	13,0	3,7	0,0	103,8	53,6	45,5	35,2	20,1	8,2
33,0	25,3	12,0	7,2	2,0	0,0	69,8	64,8	46,9	40,9	15,5	8,8
78,0	75,3	38,1	17,7	1,1	0,0	112,4	112,2	71,7	35,2	10,7	7,3
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
159,8	88,2	49,8	37,9	19,4	9,7	159,8	88,2	49,8	37,9	19,4	9,7
96,2	75,4	45,1	35,6	11,9	7,7	96,2	75,4	45,1	35,6	11,9	7,7
115,0	111,0	70,9	40,3	11,4	7,0	115,0	111,0	70,9	40,3	11,4	7,0

Т а б л и ц а 2

дуктивности и плодообразования у *L. angustifolius*

На боковых побегах						На растении в целом					
						Этапы органогенеза					
V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
140,0 ± 45,0	65,3	42,3 ± 5,1	30,4 ± 6,1	18,5 ± 1,8	2,2 ± 0,9	162,0 ± 4,1	92,6 ± 12,1	67,6 ± 9,1	41,3 ± 7,4	25,8 ± 2,7	8,1 ± 2,0
77,0	12,4	8,7	10,2	3,1	2,1	7,0	20,9	15,7	12,9	4,7	3,5
55,4	19,5	20,6	33,5	16,8	98,0	4,3	22,6	23,2	29,2	18,4	43,6
60,3 ± 13,8	39,2 ± 18,2	21,7 ± 24,4	12,6 ± 6,1	2,3 ± 0,7	—	25,3 ± 13,0	79,9 ± 18,2	54,7 ± 8,5	37,1 ± 1,8	15,4 ± 2,7	8,2 ± 0,4
24,0	31,5	42,3	10,6	1,3	—	22,5	31,5	14,7	3,2	4,7	0,7
39,8	80,4	65,8	84,0	57,5	—	23,6	39,4	26,9	8,7	30,4	8,2
91,6 ± 18,6	56,5 ± 12,0	23,3 ± 8,9	12,3 ± 5,9	2,0 ± 0,5	—	123,7 ± 18,9	91,5 ± 10,4	55,3 ± 7,9	37,9 ± 1,3	14,2 ± 2,6	8,1 ± 1,0
32,3	20,8	15,5	10,3	0,9	—	32,7	18,0	13,7	2,3	4,5	1,7
35,3	36,8	66,0	84,0	47,4	—	28,4	19,7	24,8	6,2	31,6	21,0

Т а б л и ц а 3

**Доля участия боковых побегов, пазушных цветков и главного соцветия
в формировании продуктивности растений *L. angustifolius* (в %)**

Сорт	Год	Боковые побеги						Пазушные цветки						Главное соцветие					
		Этапы органогенеза						Этапы органогенеза						Этапы органогенеза					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII	V	VI—VIII	IX	X	XI	XII
Немчинов-ский 846	1993	88,8	65,9	57,8	63,0	74,6	0,0	—	—	—	—	—	—	11,2	34,1	42,2	37,0	25,6	100,0
	1994	83,2	73,9	66,5	70,2	70,7	43,4	—	—	—	—	—	—	16,8	26,1	33,5	29,8	29,3	56,6
	1996	86,0	72,3	65,9	71,3	28,8	22,3	—	—	—	—	—	—	14,0	27,7	34,1	28,7	71,2	77,7
Сред. за 3 года		86,0	70,7	63,4	68,2	58,0	21,9							14,0	29,3	36,6	31,8	42,0	78,1
Ладный	1993	67,4	31,7	33,0	37,0	18,4	0,0	8,2	14,0	16,5	13,6	23,9	57,3	24,4	54,3	50,5	49,4	57,7	42,7
	1994	47,3	39,0	25,6	17,6	12,9	0,0	10,9	11,6	15,8	18,1	43,9	63,6	41,8	49,4	58,6	64,3	43,2	36,4
	1996	69,4	67,1	53,1	50,3	10,3	0,0	7,3	6,9	9,0	15,9	34,5	48,0	23,3	26,0	37,9	33,8	55,2	52,0
Сред. за 3 года		61,4	45,9	37,2	35,0	13,9	0,0	8,8	10,8	13,8	15,9	34,1	56,3	29,8	43,2	49,0	49,2	52,0	43,7
Дикаф 14	1993	79,2	55,7	30,2	16,6	5,7	0,0	3,9	6,9	12,1	12,7	20,1	32,0	16,9	37,4	57,7	70,7	74,2	68,0
	1994	65,6	53,4	31,3	17,7	15,1	0,0	7,6	9,4	15,7	19,7	39,5	41,2	26,8	37,2	53,0	62,6	45,4	58,8
	1996	73,9	72,0	58,6	60,0	26,3	0,0	7,0	6,4	8,7	14,9	31,6	45,7	19,1	26,6	32,7	25,1	42,1	54,3
Сред. за 3 года		72,9	60,4	40,0	31,4	15,7	0,0	6,2	7,6	12,2	15,8	30,4	39,6	62,8	33,7	47,8	52,8	53,9	60,4

Примечание. За 100% принимали общее число цветков или бобов на растении на соответствующем этапе органогенеза.

Динамика редукции цветков и бобов

Сорт	Год	На боковых побегах						В пазухах листьев					
		V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. ре-дукция	V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. ре-дукция
Немчинов-ский 846	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	70,6	32,4	24,4	34,0	100,0	100,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1994	46,8	38,4	40,1	28,2	76,2	96,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	1996	38,9	30,9	24,8	48,3	89,4	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Сред. по сорту		52,1	33,9	29,8	36,8	88,5	98,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Ладный	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	75,7	11,7	13,3	71,5	100,0	100,0	11,8	0,0	36,0	0,0	2,1	44,7
	1994	23,3	52,6	40,0	72,2	100,0	100,0	1,3	1,3	0,0	8,1	17,6	26,3
	1996	3,5	49,4	53,5	93,8	100,0	100,0	6,1	15,6	13,8	33,9	5,4	57,3
Сред. по сорту		34,2	37,9	35,6	79,2	100,0	100,0	6,4	5,6	16,6	14,0	8,4	42,8
Дикаф 14	1991	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1992	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	1993	61,2	69,5	58,0	82,5	100,0	100,0	3,2	1,6	20,0	18,8	20,5	50,8
	1994	36,1	65,0	55,3	71,3	100,0	100,0	2,7	0,0	1,4	32,8	14,9	45,2
	1996	6,3	48,1	48,3	88,0	100,0	100,0	12,5	11,4	3,2	40,0	11,1	60,0
Сред. по сорту		34,5	60,9	53,9	80,6	100,0	100,0	6,1	4,3	8,2	30,5	15,5	52,0

Примечание. За 100% принимали их число на предыдущем этапе органогенеза.

ловия были в 1991 и 1993 гг., когда наблюдали формирование 33 цветков, а наиболее низкий потенциал (24 цветка) у этого сорта был отмечен в 1996 г., а также в 1992 г. (26 цветков). Таким образом, высокий потенциал плодообразования на верхушечной кисти у сорта Немчиновский 846 формировался при повышенном температурном режиме 1991 и 1996 гг., а у сортов с ограниченным ветвлением еще и в годы с избыточным количеством осадков — 1993 г. (сорт Дикаф 14) и 1994 г. (сорт Ладный).

Наименьший потенциал наблюдался у сорта Немчиновский 846 при избыточном количестве осадков в 1993 г. — 24 цветка, а у сортов с ограниченным ветвлением — при недоборе осадков в 1992 г.: у сорта Ладный — 17 цветков, а у сорта Дикаф 14 — 26 цветков.

Потенциал плодообразования в пазухах листьев на главном побеге (число цветков на V этапе органогенеза) мало изменяется по годам, в среднем он на 11% был выше у сорта Ладный по сравнению с сортом Дикаф 14 (табл. 2). Это можно объяснить генотипическими особенностями, в частности большим числом генеративных узлов на главном побеге.

Наиболее развиты и обычно проходят полный цикл развития боковые побеги у сорта Немчиновский 846. Они расположены непосредственно под соцветием и их число обычно равно четырем, практически не меняясь с годами. Подавляющее большинство расположенных ниже побегов второго, а также последующих порядков, приостанавливало свое развитие, достигая лишь IV—V этапов органогенеза, и их зачаточные соцветия оставались нереализованными (табл. 3). Эти побеги составляют основной объем ветвей. У сортов с ограниченным ветвлением боковые побеги с полным (завершенным) циклом развития обычно отсутствуют. У сорта Дикаф 14 в отдельные годы (оптимальный 1991 г.) отмечали на побегах 2-го порядка 1—2 боба, достигших XII этапа органогенеза.

Максимальное число цветков (14—18), заложившихся в верхушечной кисти боковых побегов, было отмечено у сорта Немчиновский 846 на VI—VIII этапах органогенеза. У сортов с ограниченным ветвлением на четырех нижних побегах число цветков в соцветии достигало 12, а на вышерасположенных узлах главного побега постепенно уменьшалось до 2—4. Изучаемые культивары резко различались по числу заложившихся на бо-

Таблица 4

люпина узколистного (в %)

На главном соцветии						В целом на растении					
V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция	V	VI—VIII	IX	X	XI	общ. редукция
0,0	40,1	30,7	55,7	16,1	84,6	—	—	—	—	—	—
0,0	37,3	37,7	68,2	14,9	85,5	—	—	—	—	—	—
0,0	4,5	39,1	61,4	25,9	83,4	60,4	22,9	30,6	44,2	81,0	97,8
0,0	18,8	49,5	29,9	25,3	78,5	38,2	32,9	43,3	28,7	61,3	93,5
0,0	6,8	41,4	48,2	9,1	74,3	27,4	24,2	24,2	48,3	66,3	94,4
0,0	21,5	39,7	52,7	18,3	81,3	42,0	26,7	32,7	40,4	69,5	95,2
0,0	27,8	12,1	58,6	76,2	93,7	—	—	—	—	—	—
8,2	44,1	61,1	56,8	53,6	93,0	—	—	—	—	—	—
0,0	21,0	24,3	33,3	69,8	88,0	47,8	46,9	22,6	42,9	59,2	92,1
0,0	14,1	4,4	74,5	52,2	90,0	7,2	27,6	12,8	62,1	43,2	87,4
0,0	6,9	56,3	50,4	35,6	87,0	0,0	36,1	36,1	69,6	31,8	93,5
1,6	22,8	31,6	54,7	57,5	90,3	39,9	38,9	23,8	58,2	44,7	91,0
0,0	8,0	7,0	72,2	32,9	84,4	—	—	—	—	—	—
0,0	38,5	37,5	60,0	37,5	90,4	—	—	—	—	—	—
0,0	13,0	6,6	46,3	54,2	80,0	44,8	43,5	23,9	48,8	81,0	97,8
0,0	14,6	6,7	75,8	31,5	86,8	21,6	35,4	26,9	66,6	43,2	87,4
0,0	3,3	56,5	52,5	20,8	84,2	3,5	36,1	36,1	71,7	35,3	92,0
0,0	15,5	22,9	61,4	35,4	85,2	23,3	38,3	29,0	62,4	53,2	92,4

Таблица 5

Реальное плодообразование на растении
(в % от заложившихся на V этапе
органогенеза цветков)
у *L. angustifolius*

Сорт	Год	Верхушечная кисть главного побега	В пазухах листьев главного побега	На боковых побегах	На растении в целом
Немчинов- ский 846	1991	15,4	—	—	—
	1992	14,5	—	—	—
	1993	16,6	0,0	0,0	2,2
	1994	21,5	0,0	3,3	6,5
	1996	25,7	0,0	1,7	6,7
Сред. по сорту		18,7	0,0	1,7	5,1
Ладный	1991	6,3	—	—	—
	1992	7,0	—	—	—
	1993	12,0	55,3	0,0	7,9
	1994	10,0	73,7	0,0	12,6
	1996	13,0	42,7	0,0	6,5
Сред. по сорту		9,7	57,2	0,0	9,0
Дикаф 14	1991	15,6	—	—	—
	1992	9,6	—	—	—
	1993	20,0	49,2	0,0	6,1
	1994	13,2	54,8	0,0	8,0
	1996	15,8	40,0	0,0	6,1
Сред. по сорту		14,8	48,0	0,0	6,7

ковых побегах цветков (табл. 1 и 2). У сорта Немчиновский 846 (в среднем 140) за три года наблюдений наибольшее число цветков (159) заложилось в 1993 г., а наименьшее (129) — в 1994 г. У сортов с ограниченным ветвлением этот показатель намного меньше. Так, у сорта Ладный (в среднем 60) максимального значения (70) он достигал в 1993 г., а минимального (33) в 1994 г. У сорта Дикаф 14 (в среднем 92) соответственно 128 и 63. Таким образом, наиболее полно потенциальные возможности плодообразования на боковых побегах у изучаемых сортов проявились в дождливом 1993 г., а в наименьшей степени — в 1994 г. с недобором осадков и пониженным фоном температур в III декаде мая при заложении метамеров вегетативной сферы.

Как показали результаты нашего исследования (табл. 3), доля участия боковых побегов в формировании потенциала плодообразования у растений сорта Немчиновский 846 в среднем составляет 86%, варьируя в относительно небольших пределах: от 83 (1994 г.) до 89% (1993 г.). У сортов с ограниченным ветвлением этот показатель меньше, чем у стандарта. Так у сорта Ладный он в среднем равен 61%, изменяясь по годам от 47

до 69%, а у сорта Дикаф 14 в среднем — 73% (пределы колебания от 66 до 79%).

Доля участия верхушечной брактеозной кисти главного побега в формировании потенциала продуктивности (VIII этап органогенеза) у сорта Немчиновский 846 составляла в среднем 29% (варьируя от 28 в 1996 г. до 34% в 1993 г.). У форм с ограниченным ветвлением этот показатель был больше, чем у стандарта: у сорта Ладный в среднем — 43%, а у сорта Дикаф 14 — 34%. Этот показатель варьировал у сорта Ладный от 26 (1996 г.) до 54% (1993 г.), у сорта Дикаф 14 — от 26 (1996 г.) до 37% (1993, 1994 гг.).

Лишь незначительная часть заложившихся цветков *Lupinus angustifolius* оказалась способна завязывать бобы (табл. 1, рис. 1). Элиминация зачатков происходила на различных этапах органогенеза (табл. 4) и реальное плодообразование растения (табл. 5) варьировало: у сорта Немчиновский 846 (в среднем 5%) от 2 (1993 г.) до 7% (1996 г.) от заложившихся цветков, у сорта Ладный (в среднем 9%) от 6 (1996 г.) до 12% (1994 г.), у сорта

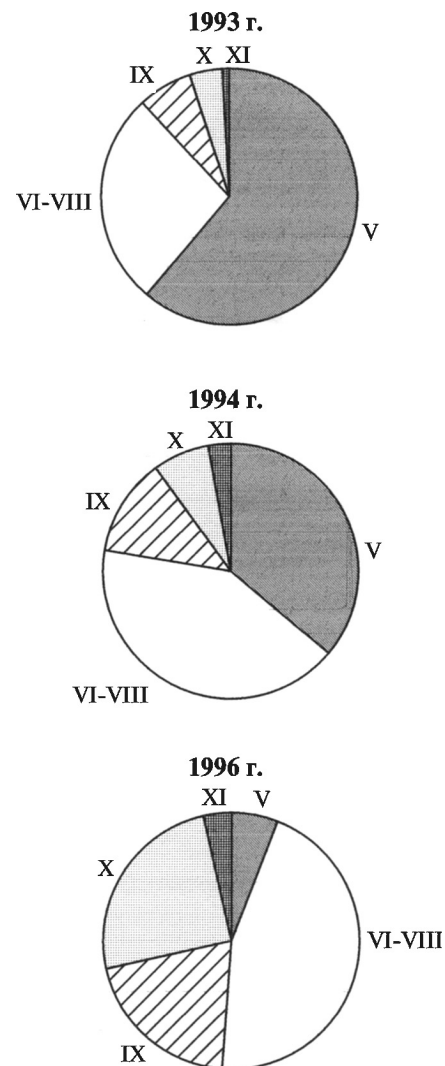


Рис. 2. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на растении у сорта Немчиновский 846

Дикаф 14 (в среднем 7%) от 6 (1993, 1996 гг.) до 8% (1994 г.). Наиболее высокий процент реализации заложившихся зачатков цветков в бобы был на верхушечной кисти главного побега, изменяясь у сорта Немчиновский 846 от 15 в 1992 г. до 26% в 1996 г., у сорта Дикаф 14 — от 10 в 1992 г. до 20% в 1993 г., а у сорта Ладный пределы колебания от 7 в 1992 г. до 13 в 1996 г., 12% в 1993 г. Самый высокий процент реализации в пазухах листьев главного побега у форм с ограниченным ветвлением. В среднем за три года наблюдений у сорта Ладный больше половины (57%) заложившихся цветков реализовалось в бобы. Наименее эффективно плодобразование проходило при повышенном температурном режиме в 1996 г. (42%), а наилучшим образом — в 1994 г. (74%). У сорта Дикаф 14 погодные условия 1996 г. также оказались не лучшими для плодобразования (40%) по сравнению с 50 в 1993 г. и 55% в 1994 г. На боковых побегах созревание бобов наблюдали только у сорта Немчиновский 846, в среднем у приблизительно 2% от числа зачаточных цветков. Таким образом, нормальной завязываемости и вызреванию плодов у сорта Немчиновский 846 способствовал повышенный температурный режим, а для сортов с ограниченным ветвлением — наиболее оптимальными оказались годы с избыточным количеством осадков. Наиболее высокая реализация потенциала плодобразования наблюдалась у верхушечной брактеозной кисти сорта Дикаф 14 (в среднем 15%) по сравнению с сортом Ладный (в среднем 10%). В пазухах листьев, наоборот, больше плодов завязывалось у сорта Ладный (57%) по сравнению с сортом Дикаф 14 (48%).

Рассмотрим особенности редукционного процесса на различных частях растения у изучаемых сортов (табл. 4). У сорта Немчиновский 846 на главном соцветии наибольшей величины он достигает на X этапе органогенеза (по данным за 5 лет), опало больше половины (53%) от завязавшихся на IX этапе бобов. Эти потери в засушливом 1992 г. достигли 68%, а в 1994 г. оказались в 2 раза меньше — 30%. Повышение температуры и прекращение осадков в конце I — начале II декады июня 1994 г. наилучшим образом способствовали успешному формированию плодов. Кроме 1992 г. опадение 61% бобов на X этапе наблюдали в другом экстремальном году с обильным выпадением осадков — 1993. При прохождении X этапа в I, II декадах июля наблюдалось понижение температуры на 1,5—1,9° ниже среднемноголетней. Высокий процент опадения завязавшихся плодов, по сравнению со средними данными, отмечали также при переувлажнении почвы и понижении температуры воздуха (на 2,0—2,6° от нормы) на IX этапе органогенеза в 1994 г. и при жаркой погоде, выше нормы на 3,5° с обильным выпадением осадков во II декаде июня 1991 г. в период прохождения люпином VI—VIII этапов органогенеза.

Таким образом, у сорта Немчиновский 846 наибольшая потеря бобов на главном соцветии отмечена на X этапе органогенеза. Усилению процесса опадения как на этом, так и на других этапах способствовали как засуха, так и переувлажнение с понижением температуры.

В зависимости от погодных условий от 39 (1996 г.) до 78% (1993 г.) боковых побегов сорта Немчиновский 846 оказывалось с незавершенным циклом развития и отмирало уже к концу V этапа органогенеза.

У сорта Дикаф 14 редукция цветков на VI—VIII этапах на верхушечной брактеозной кисти главного побега и в среднем за пять лет составила 16%. В засушливом 1992 г. опало более 1/3 заложившихся цветков, а в 1996 г. она была равна 3%. Наибольшая редукция элементов продуктивности *Lupinus angustifolius* во все годы (1991, 1992, 1994, 1996) исследований на X этапе органогенеза наблюдалась в 1993 г. (46%) и в 1991 г. (72%). У сорта Ладный, в отличие от сортов Немчиновский 846 и Дикаф 14, элиминация зачаточных цветков может начинаться уже к концу V этапа органогенеза, как, например, при засухе в 1992 г. По данным за пять лет, наибольшее (58%) количество цветков отмирает на XI этапе органогенеза, а максимального значения этот показатель достиг в 1991 г. — 76%. У сортов Дикаф 14 и Ладный отмечена значительная редукция плодов на X и XI этапах органогенеза, что, возможно, обусловлено жаркой погодой. Температура воздуха в этот год была выше средней многолетней в последней декаде июня на 3,5°, а в I декаде июля на 2,7°.

На боковых побегах у сортов с ограниченным ветвлением элиминация, так же как у сорта Немчиновский 846, начиналась с V этапа органогенеза. В дождливом 1993 г. она была особенно велика: 76% у сорта Ладный и 61% у сорта Дикаф 14, в то время как в благоприятном 1996 г. — 4 и 6% соответственно. На последующих этапах процесс усиливался и мог достигать все 100% уже на XI этапе.

Редукция в пазухах листьев главного побега менее интенсивна и в среднем на 9% меньше у сорта Ладный, чем у сорта Дикаф 14 (52%). Начиналась она также с V этапа органогенеза (в среднем 6% у обоих сортов), достигая максимума на X этапе у сорта Дикаф 14 (30%) и на IX у сорта Ладный (17%). Наиболее благоприятным был 1994 г., когда редукция на IX—X этапах не превышала 26% у сорта Ладный и 45% у сорта Дикаф 14, а самым неблагоприятным был 1996 г., когда отмирало соответственно 57 и 60% элементов продуктивности.

Наилучшим образом эти процессы отражены на схемах динамики редукции на V—XII этапах органогенеза (рис. 2—4). На этих диаграммах число заложившихся цветков (полный круг) принимается за 100%. Сектор каждого этапа органогенеза соответствует доле (%) цветков и бобов, редуцированных

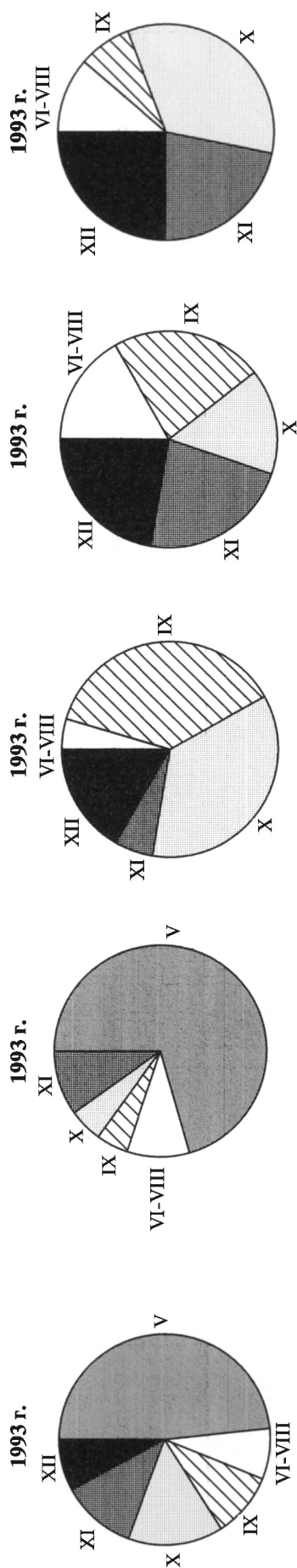


Рис. 3. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бобов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на растении у сорта Ладный

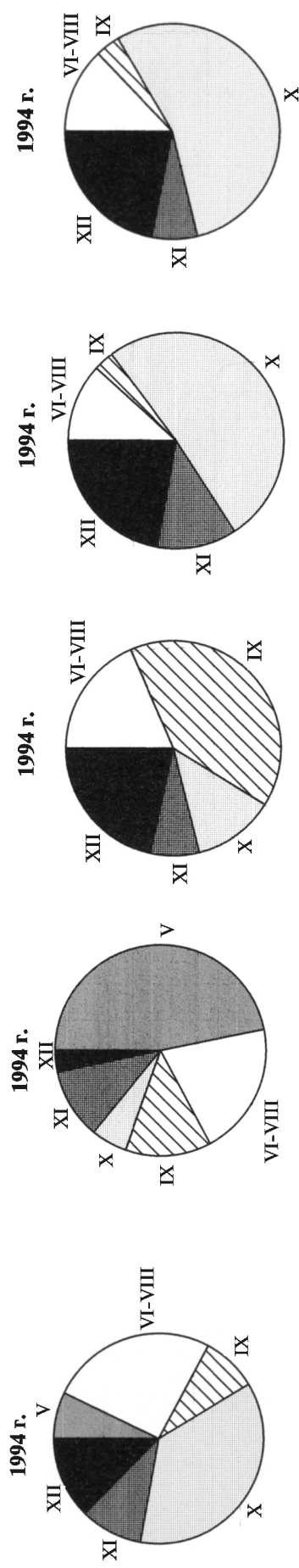


Рис. 4. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бобов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на растении у сорта Дикаф 14

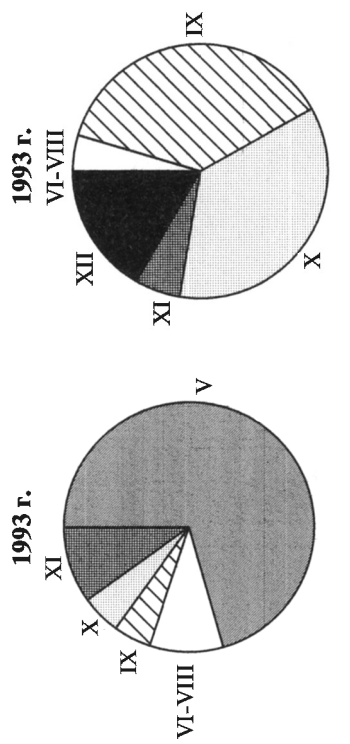


Рис. 5. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бобов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на главном побеге у сорта Немчиновский 846

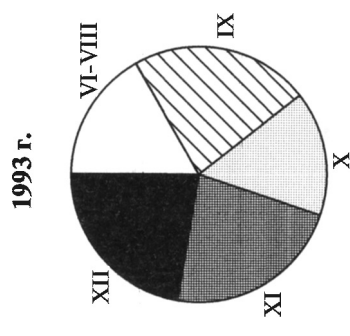


Рис. 6. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бобов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на главном побеге у сорта Ладный

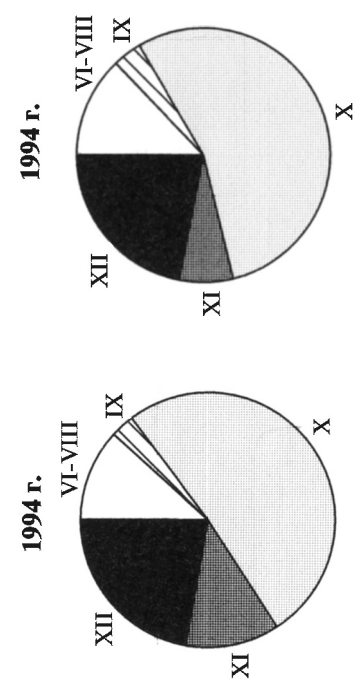


Рис. 7. Соотношение (%) редуцированных цветков (V–VIII), бобов (IX–XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на главном побеге у сорта Дикаф 14

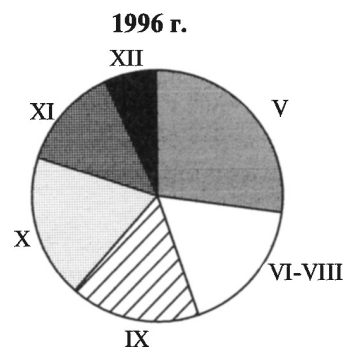
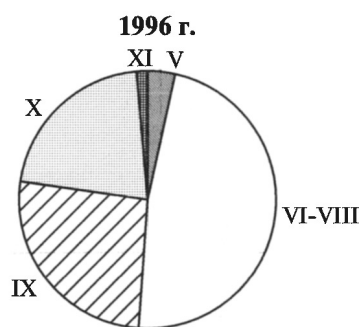
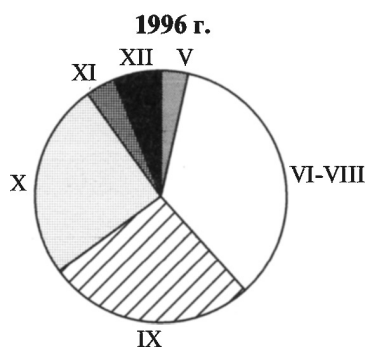
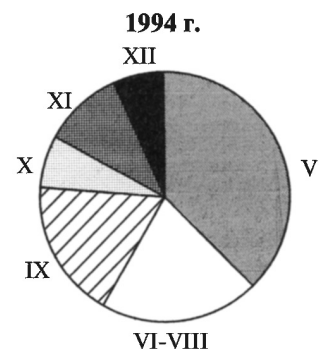
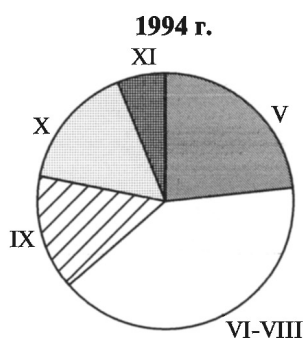
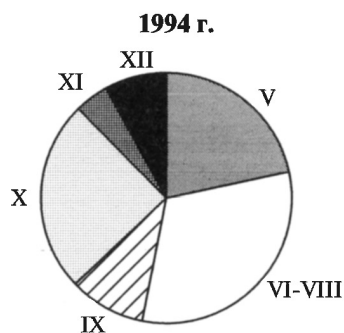
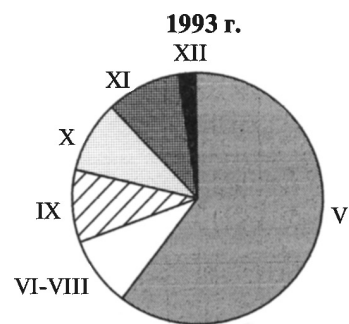
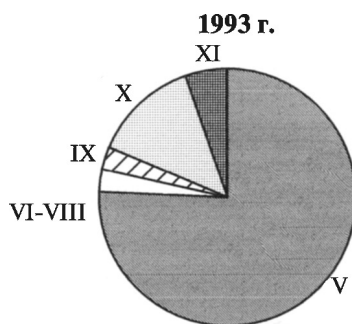
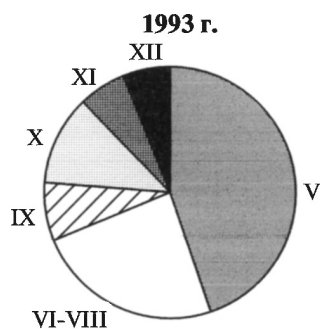


Рис. 8. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Немчиновский 846

Рис. 9. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Ладный

Рис. 10. Соотношение (%) редуцированных цветков (V—VIII), бобов (IX—XI) и созревших бобов (XII этап органогенеза) на боковых побегах у сорта Дикаф 14

в этот период времени. Сектор, соответствующий XI этапу, показывает процентную долю бобов, достигших зрелости, от числа заложившихся на V этапе органогенеза, т.е. реальную продуктивность.

Анализ общей редукции элементов продуктивности растения (рис. 2) показал, что в 1993 г. наибольший ее процент был у всех трех сортов на V этапе органогенеза. В 1994 и 1996 гг. больше проявилась сортоспецифичность. Так, у сорта Немчиновский 846 сохранялась высокая элиминация на V этапе, в то время как у сортов Ладный и Дикаф 14 редукция в этот период резко снижалась, но зато возрастала на более поздних, IX—X этапах. В 1994 г. наблюдалось массовое опадение бобов на X этапе, а в 1996 г. этому предшествовала еще и высокая редукция в период цветения (IX этап) в силу неблагоприятных условий во время опыления и оплодотворения. Редукция на V—VIII этапах силь-

но варьировала у всех сортов по годам, что, по-видимому, можно объяснить изменением числа боковых побегов (табл. 4). Таким образом, эти данные не выявляют каких-либо общих закономерностей в процессе редукции элементов продуктивности ни по сортам, ни по годам исследования, ни по этапам органогенеза. Поэтому было решено рассмотреть процесс редукции не в своей совокупности на растении, а по отдельным его слагаемым.

В результате обнаружилось, что на главном побеге основная масса цветков у сорта Немчиновский 846 опадает сразу после оплодотворения на IX этапе органогенеза, а в необычайно дождливом 1993 г. почти столько же и на X этапе (рис. 5). У сорта Ладный в 1993 г. элиминация происходит постепенно. В 1994 г. выделяется X этап, на котором опадает примерно половина развивающихся бобов от числа заложившихся цветков (рис. 6).

Таким образом, если на главном соцветии у сорта Немчиновский 846 самая большая доля формирующихся бобов от числа заложившихся цветков редуцируется после оплодотворения (IX этап органогенеза), то у сортов с ограниченным ветвлением обычно на X этапе и только при недостаточном количестве осадков и пониженной температуре воздуха, как в 1996 г., — на IX этапе (рис. 5—7).

На боковых побегах у сорта Немчиновский 846 основная редукция элементов продуктивности приходилась на V этап органогенеза и резко различалась по годам (рис. 8). Так, в 1993 г. (температура несколько ниже, а количество осадков в 3 раза выше нормы) в это время отмирало 2/3 цветковых зачатков, в 1994 г. (температура ниже, а количество осадков в 1,5 раза выше нормы) около половины, а в 1996 г. (жаркая погода, осадков меньше нормы) — 2/5. У сортов Ладный и Дикаф 14 в 1993 г. элиминация на V этапе органогенеза достигала почти 3/4 от числа заложившихся зачаточных цветков. В последующие годы ее максимум приходился на VI—VIII этапы. Так, в 1996 г. (температура воздуха ниже, а осадки в пределах нормы) почти половина, а в 1994 г. (пониженный температурный режим, переувлажнение, осадков в 1,5 раза выше нормы) — меньше, около 3/8 (рис. 9, 10).

Сопоставляя рис. 3 и 4 становится очевидным, что реальная продуктивность определяется у *Lupinus angustifolius* за счет главного побега, а максимальной активности редукционный процесс на боковых побегах достигает в более ранние сроки, чем на главном. Процесс реализации потенциала продуктивности зависит от генотипических особенностей сорта, внешних факторов и положения цветков в побеговой системе. Максимум редукции чис-

ла цветков наблюдался у сорта Немчиновский 846 на V этапе органогенеза, а у сортов Ладный и Дикаф 14 на IX—X этапах.

Таким образом, проведенные исследования показали, что наибольшая потенциальная продуктивность свойственна сорту Немчиновский 846 (160), в 2 раза она меньше у сорта Ладный (80) и на 1/4 — у сорта Дикаф 14 (124). Оптимальными условиями для ее формирования у сорта Немчиновский 846 был повышенный температурный режим, а для сортов с ограниченным ветвлением — избыточное количество осадков в период прохождения V этапа органогенеза. И наоборот, неблагоприятными погодными условиями можно считать для сорта Немчиновский 846 избыточное количество осадков, а для сортов с ограниченным ветвлением — их недостаток. Изучаемые сорта *Lupinus angustifolius* резко различались по числу боковых побегов и соответственно заложившихся на них цветков. В среднем у сорта Немчиновский 846 — 140, у сорта Ладный — 60, а у сорта Дикаф 14—92.

Большая часть заложившихся цветковых бугорков элиминируется на различных этапах органогенеза, и реальное плодообразование на растении составляет в среднем у сорта Немчиновский 846 5%, у сорта Ладный — 9%, у сорта Дикаф 14 — 7%. Реальная продуктивность определяется в основном за счет главного побега. Максимальный уровень редукционного процесса наблюдается на боковых побегах и в более ранние сроки, чем на главном. В пределах главного побега реальное плодообразование у сорта Немчиновский 846 составляет 19%, у сорта Ладный — около 10% на верхушечной кисти и 53% в пазухах листьев, а у сорта Дикаф 14 соответственно 15 и 48%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронова З.П., Дебелый Г.А., Дербенский В.И. 1995. Особенности формирования вегетативной и генеративной сфер у различных форм кормового узколистного люпина (*Lupinus angustifolius* L.) в связи с селекцией на скороспелость и повышенную семенную продуктивность // С.-х. биология. № 6. 112—118.

Куперман Ф.М., Ржанова Е.И., Мурашёв В.В. и др. 1982. Биология развития культурных растений. М.

Образцов А.С. 1981. Биологические основы селекции растений. М.

Baylis D., Clifford E. 1991. Control of reproductive abscission in grain legumes // Ann. Bull. Brit. Soc. Plant Growth Regul. 1—2.

Farrington P., Pate J.S. 1981. Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. I. Phenology and growth during flowering and early fruiting // Aust. J. Plant Physiol. 8. N 3. 293—305.

Herbert S.J. 1979. Density studies on lupins. 1. Flower development // Ann. Bot. 43. N 1. 55—63.

Pate J.S., Farrington P. 1981. Fruit set in *Lupinus angustifolius* cv. Unicrop. II. Assimilate flow during flowering and early fruiting // Aust. J. Plant Physiol. 8. N 3. 307—318.

Pigeaire A., Reponty H., Duthion C. 1985. Construction de la plante de lupin blanc: relation entre la quantite de matiere seche formee et son mode de repartition // Agronomie. N 5. 939—947.

Voronova Z., Debely G., Derbensky V. 1999. Seed productivity and peculiarities of organogenesis of different forms of blue lupine (*Lupinus angustifolius* L.) // Proc. Eight Intern. Lupine Conf., 11—16 May 1996. California (USA). P. 459—463.

Voronova Z., Murashov V., Kramina T. 1999. Impact of the environment on the development dynamics of productivity components in narrow-leaved lupine (*Lupinus angustifolius* L.) // Lupine in Polish and European Agriculture. Przysiek. P. 132—135.

**THE PECULIARITIES OF THE MORPHOGENESIS
OF SOME FORMS *LUPINUS ANGUSTIFOLIUS* L. IV. THE POTENTIAL
OF FRUIT FORMING AND THE PECULIARITIES OF ITS REALIZATION**

Z.P. Voronova, V.V. Murashov

The investigation conducted showed, that the sort Nemchinovsky 846 has the sort Ladny has a twice lower potential, and the potential of the sort Dikaf 14 is 1/4 times lower. What promotes its forming is increased temperature regime for the standard sort Nemchinovsky 846 and an abundant amount of precipitation for the sort with reduced by the main shoot and depending on weather conditions it amounted on the average 19% of potential productivity for the sort Nemchinovsky 846, 10% in the terminal cluster and 53% in leave axiles for the sort Ladny, 15% and 48% respectively for the sort Dikaf 14.

Key words: *Lupinus angustifolius*, *morphogenesis*, *branching*, *shoot system*, *intraspecific variability*.

Сведения об авторах

Воронова Зинаида Павловна — мл. науч. сотр. лаборатории биологии развития растений биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-40-83; e-mail: vvmur@hotmail.ru

Мурашёв Владимир Владимирович — канд. биол. наук, заведующий лабораторией биологии развития растений, вед. науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел. (495)939-40-83; e-mail: vvmur@hotmail.ru

**Указатель статей, опубликованных
в журнале “Вестник Московского университета.”
Серия 16. “Биология” в 2009 году**

№ Стр.

Биофизика

- Максимов Г.В., Наговицын А.В. Роль низкомолекулярных белков в реализации действия лазерного излучения и переменного магнитного поля на кровь 3 8

Генетика

- Ким А.И. Мобильный элемент *gypsy* (МДГ4) — эндопаразит *Drosophila melanogaster*: регуляция транспозиции и инфекционных свойств 2 26

Микология и альгология

- Полубояринов П.А., Вихрева В.А., Лещенко П.П., Ариповский А.В., Лихачев А.Н. Образование элементарного селена при распаде молекулы селенорганического препарата ДАФС-25 под влиянием растущего мицелия грибов 4 33

Микробиология

- Драчева Л.В., Дорожко Е.В., Аврамчук О.А., Короткова Е.И., Рыжкова Е.П., Хао Ли, Данилова И.В. Вольтамперометрическое исследование антиоксидантной активности жидких культур пропионовокислых бактерий 4 24
- Куприянов А.А., Семенов А.М., Ван Бругген А.Х., Нетрусов А.И., Семенова Е.В. Динамика выживания энтеропатогенных и сапротрофных бактерий при прохождении через пищеварительный тракт птиц, в их экскрементах и в воде 3 13
- Семенова Е.В., Шлыкова Д.С., Семенов А.М., Иванов М.Н., Шеляков О.В., Нетрусов А.И. Бактерии-эпифиты бурых водорослей в утилизации нефти в экосистемах северных морей 3 18

Фауна, флора

- Бенедиктов А.А. Вибрационная коммуникация прямокрылых насекомых (Orthoptera) подотряда Caelifera 3 40
- Воронова З.П., Мурашёв В.В. Особенности морфогенеза некоторых форм *Lupinus angustifolius* L. III. Ветвление и побегообразование 3 44
- Воронова З.П., Мурашёв В.В. Особенности морфогенеза *Lupinus angustifolius* L. IV. Потенциал плодообразования и особенности его реализации у некоторых сортов 4 38
- Кармазина Е.В., Абрамова Л.И. Эпифитные мохообразные национального парка Русский Север (Вологодская область) 1 55
- Лыков Е.Л., Авилова К.В., Бёме И.Р. Некоторые сравнительные аспекты синантропизации птиц сем. дроздовых (Turdidae) в г. Калининград 2 33
- Урюпова Е.Ф., Шадрин Н.В. Ракообразные зоны заплеска и верхней сублиторали Опускского заповедника (Крым, Черное море) 1 48
- Шестаков Л.С. Вибрационные сигналы двух видов полужесткокрылых сем. Coreidae (Heteroptera) 1 53

Физиология

- Багликова К.Е., Труфанова А.В., Бакаева З.В., Самонина Г.Е., Андреева Л.А., Климова П.А., Васьковский Б.В. Влияние гидроксипролин- и пролинсодержащих глипролинов на этаноловое язвообразование у крыс. 1 9
- Бакаева З.В., Багликова К.Е., Климова П.А., Андреева Л.А., Самонина Г.Е. Сопоставление гастропротекторных свойств семакса и его метаболитов 4 3

Беляева Ю.А., Дубынин В.А., Стоволосов И.С., Добрякова Ю.В., Беспалова Ж.Д., Каменский А.А. Влияние однократного и хронического введения экзорфина С на поведение и обучение детенышей белых крыс	2	13
Воронков Г.С. Инверсия сетчатки и перекресты зрительных волокон как нейроанатомические механизмы зеркальных преобразований	4	8
Иноземцев А.Н. Биологические предпосылки защитных механизмов при срывах высшей нервной деятельности.	2	3
Крушинский А.Л., Кузенков В.С., Реутов В.П., Кошелев В.Б., Сорокина Е.Г. Нитрат натрия снижает развитие стрессорных повреждений у крыс линии Крушинского—Молодкиной	1	14
Лютлова Л.В., Ершов А.А., Панченко В.М., Зимовченко Т.С., Исаев В.А. Коррекция нарушения функции некоторых систем организма при метаболическом синдроме	3	3
Негашева М.А. Системный анализ общей конституции человека	1	3
Шубина Т.А., Ульянов А.М. Особенности морфофункционального состояния эндокринной части поджелудочной железы при развитии экспериментального диабета на фоне регуляторных пептидов	2	9

Физиология микроорганизмов

Асланян Р.Р., Лебедева А.Ф., Бабусенко Е.С., Королева С.Ю., Королев Ю.Н. Культуры микроорганизмов как пример информационного взаимодействия.	2	19
Асланян Р.Р., Тульский С.В., Григорян А.В., Бабусенко Е.С. Взаимодействие живой системы с электромагнитным полем	4	20
Барский Е.Л., Саванина Я.В., Шандиева И.О., Лебедева А.Ф., Фаттахов С.Г., Лобакова Е.С. Действие мелафена на рост и физиологические параметры фототрофных и гетеротрофных микроорганизмов	4	14
Горелова О.А., Косевич И.А., Баулина О.И., Федоренко Т.А., Торшхоева А.З., Лобакова Е.С. Ассоциации беспозвоночных животных Белого моря и окислительных фототрофных микроорганизмов.	1	18
Кольчугина И.Б., Маркарова Е.Н. Фотогетеротрофная каллусная культура <i>Ficus elastica</i> . Формирование способности синтеза полиизопрена	1	31
Феоктистов А.С., Киташов А.В., Лобакова Е.С. Характеристика лектинов трехкомпонентного лишайника <i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	1	26

Экология

Корсак М.Н., Мошаров С.А., Скоробогатов А.М., Шиловцева О.А., Белов А.Ю., Даллакян Г.А. Влияние суммарной солнечной радиации на весеннее “цветение” фитопланктона в Учинском водохранилище	1	41
Маторин Д.Н., Братковская Л.Б., Яковлева О.В., Венедиктов П.С. Биотестирование токсичности вод по скорости поглощения дафниями микроводорослей, регистрируемых с помощью флуоресценции хлорофилла	3	28
Мошаров С.А., Корсак М.Н., Серова Е.М., Даллакян Г.А. Особенности токсического влияния меди на различные фитопланктонные сообщества Балтийского моря	3	34
Седякин В.П., Безносков В.Н. Многолетние тенденции изменения экологического состояния Ангарского бассейна	1	36

Эмбриология

Погорелова М.А., Голиченко В.А., Яшин В.А., Погорелов А.Г. Трехмерная реконструкция двухклеточного эмбриона мыши посредством лазерной сканирующей микроскопии	3	23
Мелехова О.П., Чертихина Е.А. Асинхронность в развитии ооцитов у стерляди в индустриальных условиях	4	29

Требования для предоставляемых статей

Статьи, направляемые в журнал “Вестник Московского университета. Серия 16. Биология”, должны удовлетворять следующим требованиям.

1. Структура статьи должна включать краткое введение с ясным изложением состояния проблемы, описание объектов и методов, изложение и обсуждение результатов, выводы. Главное требование к описанию основной части публикуемого исследования — возможность воспроизведения полученных результатов другими специалистами. Следует избегать повторов. В частности, не допускается включение между введением и основным текстом перечисления полученных результатов, которые будут приведены ниже. Выводы должны быть действительно выводами, а не текстуальным перечислением по пунктам уже описанных результатов.

2. Статьи представляются в электронной форме в формате MS WORD, а также распечатанные через **два интервала** на листах формата A4 (верхнее и левое поля не менее 3 см). Объем статьи не должен превышать 10 страниц текста с размером шрифта Times New Roman 12 кегль. В левом верхнем углу первой страницы рукописи следует написать рубрику, ниже — индекс УДК, соответствующий содержанию статьи. В следующих строках приводятся: название работы, авторы с инициалами перед фамилиями, наименование подразделения биологического факультета (кафедра, лаборатория), e-mail первого автора, русское резюме с ключевыми словами (3—5). Все страницы рукописи с вложенными таблицами должны быть пронумерованы. После списка литературы прилагается резюме статьи на английском языке (не более 8 строк каждое) с указанием названия статьи и фамилий авторов (инициалы перед фамилией), а также ключевых слов (3—5). Текст резюме должен содержать основные результаты без декларативных утверждений и упоминания значимости проблемы.

3. После текста английского резюме обязательно указываются сведения об авторах: фамилия, имя и отчество (полностью), научная степень, должность, место работы, телефон (с кодом), e-mail.

4. Число таблиц не должно превышать 3—4, рисунков 3—4. Не допускается представление одних и тех же материалов в табличной и графической формах.

5. Графические иллюстрации и фотографии представляются в электронном виде на **отдельном диске в формате tiff** соответственно на электронном носителе формата CD (пиксельное разрешение фотографий должно обеспечивать ясность всех деталей). Рисунки (каждый) и подписи к рисункам и фотографиям представляются на отдельных листах в 2 экз.

6. В тексте ссылка на список литературы оформляется **в квадратных скобках (в порядке перечисления в тексте)** с указанием номера источника. Если осуществляется ссылка на несколько источников, то они перечисляются в порядке возрастания номеров через запятую, *например*: [3, 5, 8].

7. Цитируемая литература приводится в пронумерованном (не по алфавиту, а в порядке перечисления в тексте) списке в конце статьи.

Источники в списке литературы оформляются следующим образом:

Книга: Автор (инициалы после фамилии). Название. Город: Издательство, год. Общее количество страниц (336 с.).

Статья в сборнике: Автор. Название статьи // Название сборника / Под ред. А.Б. Иванова. Город: Издательство, год. С. 5—7.

Статья в журнале: Автор. Название статьи // Журнал (возможно принятое сокращенное название). Год. Том. Номер (выпуск). С. 15—20.

Автореферат (канд., докт): Автор. Название: (двоеточие) Автореф. дис. ... канд. (докт.) биол. наук. М. (город). 54 с.

Электронный ресурс: *например:* Официальный сайт ЮНЕСКО (URL:<http://www.unesco.org> 27.10.2009) (дата последнего посещения)

Ссылки на неопубликованные или находящиеся в печати работы не допускаются.

8. После списка литературы авторы делают подпись “Поступила в редакцию...” с указанием даты сдачи рукописи в редколлегию.

9. Все размерности физических величин должны даваться в соответствии с Международной системой единиц (СИ).

10. При наличии в тексте русских названий представителей различных царств живых организмов в скобках обязательно должны быть указаны соответствующие латинские названия (род, вид).

11. Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается.

12. Подробнее с оформлением текста статей и списка литературы можно ознакомиться на веб-сайте: <http://git.bio.msu.ru/vestnik.html>