



Биол. журн. Армении, 3 (70), 2018

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ФОСФОЛИПИДОВ ЯДЕРНЫХ СУБФРАКЦИЙ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭМ ВОЛН ММ-ДИАПАЗОНА

Л.А. МИНАСБЕКЯН

Ереванский госуниверситет, кафедра биофизики
minlia@ysu.am

Исследовалось содержание фосфолипидов ядерной мембраны и растворимой ядерной фракции проростков семян пшеницы *Tr.aestivum*. Показано, что в исследованных ядерных субфракциях проростков пшеницы на 3-й день прорастания после однократной обработки семян электромагнитными волнами мм-диапазона различной частоты наблюдалось перераспределение фосфолипидов по содержанию. Обнаружено, что суммарное содержание анионных фосфолипидов в ядерной мембране сокращается под действием мм-волн ЭМИ.

В противоположность ядерной мембране суммарное содержание анионных фосфолипидов в матриксе при обработке мм-волнами повышается, что в свою очередь может вызывать изменение конформации хроматина. В результате формируется разность потенциалов между внешней и внутренней поверхностями ядра за счет разности в содержании анионных фосфолипидов между ядерной мембраной и матриксом, а это в свою очередь приводит к изменению проницаемости мембраны.

Показано, что в ответ на стресс мм-волнами в растениях изменяется содержание фосфолипидов как в ядерной мембране, так и в растворимой ядерной фракции, что может привести к изменениям метаболической активности клетки.

Мм-волны ЭМИ – проростки пшеницы – растворимая ядерная фракция – содержание фосфолипидов – ядерная мембрана

Ուսումնասիրվել է *Tr.aestivum* ցորենի ծիլերի կորիզաթաղանթի և լուծելի կորիզային ֆրակցիայի ֆոսֆոլիպիդների բաղադրությունը: Ցույց է տրված, որ հացահատիկի ծիլերի հետազոտվող միջուկային ենթաֆրակցիաներում 3-րդ օրը՝ էլեկտրամագնիսական մմ-ալիքների տարբեր հաճախականություններով մշակելուց հետո, տեղի է ունենում ֆոսֆոլիպիդների պարունակության վերաբաշխում: Պարզվել է, որ մմ-ալիքների ազդեցության ներքո անիոնային ֆոսֆոլիպիդների գումարային պարունակությունը կորիզաթաղանթում նվազում է:

Ի տարբերություն կորիզաթաղանթի, մմ-ալիքներով մշակման արդյունքում անիոնային ֆոսֆոլիպիդների ընդհանուր պարունակությունը մատրիքսում աճում է, որն իր հերթին կարող է հանգեցնել բրոմատինի կոնֆորմացիայի փոփոխությանը: Արդյունքում, միջուկի արտաքին եւ ներքին մակերեսների միջեւ ձեւավորվում է պոտենցիալի տարբերություն՝ պայմանավորված կորիզաթաղանթի և մատրիքսի միջև անիոնային ֆոսֆոլիպիդների պարունակության տարբերությամբ, ինչը կարող է բերել կորիզաթաղանթի անցունակության փոփոխությանը:

Ցույց է տրվել որ ի պատասխան մմ-ալիքներով սթրեսի ազդեցության բույսերում փոփոխվում է ֆոսֆոլիպիդների պարունակությունը ինչպես կորիզաթաղանթում, այնպես էլ լուծելի կորիզային ֆրակցիայում, ինչը կարող է հանգեցնել նյութափոխանակության գործունեության փոփոխության:

ԵՄՃ մմ-ալիքներ – կորիզաթաղանթ – ֆոսֆոլիպիդներ –լուծելի կորիզային ֆրակցիա – հացահատիկի ծիլեր

The content of the phospholipids of the nuclear membrane and the soluble nuclear fraction of *Tr.aestivum* wheat seedlings has been studied. It is shown that in investigated nuclear subfractions of wheat seedlings on the 3rd day of growth: The redistribution in content of phospholipids was observed after one treatment of seeds with electromagnetic waves of different frequency in mm-diapason. We have found out that the total content of anionic phospholipids in the nuclear membrane decreases under the action of mm-waves.

In contradiction to the nuclear membrane, the summarized content of anionic phospholipids in the matrix under the treatment of mm-waves is increased, which, in its turn, can cause a change in the conformation of chromatin as a result, the difference of the potentials between the outer and inner surfaces of the nucleus is formed due to difference in the content of anionic phospholipids between the nuclear membrane and the matrix, and this leads to the change in the permeability of the nuclear envelope.

Thus, it has been shown that in the response to the stress of mm-waves in plants changes the content of phospholipids both in the nuclear membrane and in the soluble nuclear fraction, which can lead to the changes in the metabolic activity of the cell.

Mm-waves EMI – nuclear envelope – phospholipids – soluble nuclear fraction – wheat seedlings

Транспорт макромолекул между цитоплазмой и ядром осуществляется посредством комплексов ядерных пор (КЯП) и опосредуется большим семейством растворимых транспортных факторов [23]. Фосфолипиды, составляющие основу окружения КЯП, могут играть важную роль в формировании полярности и поверхностного заряда ядерной мембраны. Основные белковые компоненты ядерного матрикса – гистоновые и негистоновые белки, также связаны с молекулами фосфолипидов, участвующих в структурных перестройках ДНК и нуклеопротеиновых комплексов [22]. Клеточные ответы на биотический и абиотический стресс выражается в изменении экспрессии некоторых генов, в результате чего может произойти денатурация белков [21] и изменение ФЛ содержания [4, 13,14]. Некоторыми исследователями предполагается, что первоосновой кодовой иерархии биологических систем передачи резонансных воздействий мм-волн являются мембранные инфраструктуры: цитоскелета, цитомембраны и ядра клетки, а ДНК, рибосомы и коллаген представлены как информационные биополимеры, между которыми в эпигенетическом режиме происходит обмен информацией [18].

В последние годы из-за широкого внедрения в сферу деятельности человека бытовых приборов, медицинских диагностических и физиотерапевтических устройств, а также новых типов коммуникаций (сотовая связь, Wi-Fi) и их передающих устройств проблема электромагнитной безопасности становится чрезвычайно актуальной. Предполагается, что многие структурные изменения, возникшие вследствие такого стрессового воздействия, в основном носят эпигенетический характер [26, 29]. Под действием мм-волн почти в два раза ускоряется поступление кислорода в водный раствор за счет конвективного переноса и образования перекиси в наноконцентрациях, что может объяснить изменение транспортных свойств мембраны [9]. Рецепция мм-волн разными видами тканей связана со свободнорадикальными реакциями типа перекисного окисления липидов [30], что способствует качественным изменениям в ФЛ составе мембран [20]. Такие изменения могут повлечь за собой серьезные перестройки, поскольку метаболизм ФЛ вовлечен в регуляцию ядерных процессов, начиная от транскрипции и пре-м-РНК сплайсинга до роста, пролиферации и регуляции клеточного цикла [22, 27]. Известно, что ФК может быть важным регулятором в активности Rho-связанного малого G-белка (ROP)2 в генерации активных форм кислорода и в процессе смерти клеток листьев растений под влиянием различных стрессов [19]. Предполагается, что мм-волны

ЭМИ в водной среде вызывают образование активных форм кислорода в клетках растений. Они в свою очередь приводят к пролонгированному действию на содержание фосфолипидов в ядерных субфракциях проростков семян пшеницы, перекисному окислению ФЛ, к изменению полярности и заряженности мембраны, что в результате приводит к изменению проницаемости самой ядерной мембраны.

Целью данной работы было выявить изменения в содержании фосфолипидов ядерной мембраны и растворимой ядерной фракции под воздействием электромагнитных волн мм-диапазона при прорастании семян пшеницы, что позволит объяснить механизм взаимодействия ЭМИ с живым организмом на клеточном уровне.

Материал и методика. *Растительный материал.* Семена гексаплоидной пшеницы: *Triticum aestivum* L. сорта Наири-68 замачивали на ночь в термостатируемом шкафу при 26⁰С, затем высевали на лотки и проращивали в термостатируемом шкафу при температуре 26⁰С в течение 72 ч. Для получения опытных вариантов проростков замоченные на сутки семена облучали нетепловыми низкоинтенсивными ЭМИ мм-диапазона определенных частот в течение 20 мин во всех вариантах. Источником облучения служил высокочастотный генератор сигналов ЭМИ Г4-141 в диапазоне 45 ГГц – 53 ГГц. Облучение проводили в течение 20 мин мощностью излучения 0.64 мВ/см².

Получение ядерных фракций. Ядра из тканей 3-суточных этиолированных проростков пшеницы получали по модифицированному нами методу Блобела и Потера [7]. Осажденные ядра повторно отмывали и получали фракцию очищенных интактных ядер, после чего их ресуспендировали в 10 %-ной сахарозе и инкубировали в ДН-азе и РН-азе для разделения ядерных мембран и растворимой ядерной фракции [4]. Супернатант использовали как растворимую ядерную фракцию, а осажденные ядерные мембраны отмывали 2-3-кратным ресуспендированием в растворе 0.25 М сахарозы в ТКМ буфере и последующим центрифугированием в течение 15 мин при 27000 g в центрифуге ЦВР-1 ("МРТУ"-42, СССР).

Экстракция фосфолипидов и их количественное определение. Фосфолипиды из растворимой ядерной фракции и ядерной мембраны экстрагировали смесью хлороформ : метанол (2:1), как описано в работе [4]. Затем проводили 2- часовую минерализацию отдельных фосфолипидных фракций в присутствии смеси концентрированных кислот HClO₄ и HNO₃ в соотношении 1:2.5 при 180⁰С. После минерализации количество отдельных фосфолипидных фракций определяли по содержанию неорганического фосфора согласно методу Ames [5].

В таблицах представлены средние арифметические величины из 4 независимых экспериментов и их стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение. За последние десятилетия исследованиями показана решающая роль фосфолипидов в регуляции множества процессов в течение роста и развития растений, в трансдукции гормональных сигналов и в формировании клеточного ответа на внешние стимулы [8, 19, 22, 27]. Множеством исследований показано, что поддержание определенного для данного растения содержания молекул фосфолипидов играет важную роль в различных аспектах развития и роста растений [25, 28]. Изменения в содержании ФЛ ядерных субфракций нами были получены как при прорастании, так и под воздействием экзогенной гиббереллиновой кислоты [4, 13, 14]. Данные этих исследований выявили, что при прорастании на 3-и и 4-е сут наблюдается увеличение суммарного содержания анионных фосфолипидов (ФК, ФИ и ФС) ядерной мембраны и соответственно возрастание разности потенциалов между внешним и внутренним слоями ядерной мембраны, что согласуется с предложенной нами моделью механизма проницаемости ядерной мембраны сквозь комплексы ядерных пор [15].

Результаты экспериментов, представленные в табл. 1, показывают, что суммарное содержание фосфолипидов в ядерной мембране проростков уменьшается

примерно на 33 % после 20 мин облучения мм-волнами частотой 50 ГГц по отношению к 3-суточным контрольным проросткам. Данные также свидетельствуют, что обработка мм-волнами частотой 50 ГГц приводит к понижению количественного содержания всех фосфолипидов ядерной мембраны. Однако доли ФХ и ФС в составе ядерной мембраны повысились на 5 % и 2 % соответственно. В то же время наблюдалось уменьшение доли ФИ и ФК приблизительно на 3 %, а содержание ФЭ остается неизменным.

Обработка замоченных семян мм-волнами частотой 50.3 ГГц в течение 20 мин приводила к повышению суммарного содержания ФЛ на 10,5 %. Содержание ФЛ ядерной мембраны после облучения мм-волнами 50.3 ГГц приводит к повышению содержания ФХ и ФЭ, а содержание анионных фосфолипидов уменьшается (табл.1). Надо отметить что доли таких ФЛ, как ФХ и ФЭ в составе ядерной мембраны увеличиваются на 7 % и 2 % соответственно. Доля остальных фосфолипидов ядерной мембраны после такой обработки уменьшается на 2-3%.

Таблица 1. Состав фосфолипидов ядерной мембраны контрольных и обработанных мм-волнами ЭМИ проростков на 3-и сутки после одноразовой обработки в течение 20 мин

ФЛ	Контрольный вариант		Обработанные мм-волнами ЭМИ частотой:					
	мкг/мг (чегосырой массы)	% от суммы	50ГГц		50.3 ГГц		53ГГц	
			мкг/мг сырой массы	% от суммы	мкг/мг сырой массы	% от суммы	мкг/мг сырой массы	% от суммы
ФХ	0.22±0.03	16.54	0.19±0.03	21.11	0.33±0.02*	23.57	0.70±0.03*	24.14
ФЭ	0.25±0.01	18.80	0.17±0.02*	18.89	0.28±0.01	20.00	0.80±0.03*	27.59
ФИ	0.37±0.05	27.82	0.22±0.02*	24.44	0.34±0.02	24.29	0.75±0.02*	25.86
ФС	0.29±0.06	21.80	0.21±0.01	23.33	0.27±0.02	19.28	0.48±0.02*	16.55
ФК	0.20±0.03	15.04	0.11±0.01*	12.23	0.18±0.01	12.86	0.17±0.01	5.86
Σ	1.33	100%	0.90	100%	1.4	100%	2.9	100%

* Изменения достоверны при $p < 0,05$ для данного фосфолипида.

В последнее время особая роль в функционировании ядра отводится фосфатидилинозитолу (ФИ) и ФИ-модифицирующим ферментам, а также ФК и липид фосфатазам, которые осуществляют ключевую роль в клеточном цикле, апоптозе, ремоделировании хроматина, транскрипционной регуляции, мРНК процессинге. Вдобавок, липиды и их регуляторы необходимы для поддержания сферической формы ядра [20, 22]. Полученное нами уменьшение содержания суммарного содержания анионных ФЛ в ядерной мембране приводит к изменению проницаемости мембраны, поскольку в норме, как было показано нами ранее, наблюдалось возрастание суммарного содержания анионных фосфолипидов ядерной мембраны относительно сухих эмбрионов семян [13, 14]. Уменьшение же относительной доли ФИ в растворимой ядерной фракции под действием мм-волн частотой 50,3 ГГц может привести к падению транскрипционной активности клетки по предполагаемым некоторыми авторами механизму [20, 22].

Более высокие частоты ЭМИ – 53 ГГц при той же длительности обработки приводят к увеличению суммарного содержания ФЛ ядерной мембраны более чем в два раза. Как свидетельствует полученные нами данные, содержание нейтральных

ФЛ возрастает. Так, увеличиваются доли ФХ и ФЭ на 8% и 9%, соответственно. Доля ФИ в препаратах ядерной мембраны – в основном характерного для содержимого матрикса ядра, уменьшается на 2%, а ФС – на 5%. Значительно уменьшается (почти в 3 раза) доля ФК: с 15.03% до 5.86% в ядерной мембране. Такое резкое изменение может привести к значительным изменениям свойств ядерной мембраны: уменьшению ее проницаемости, сглаживанию поверхности и падению общего поверхностного заряда [19].

При более высоких частотах ЭМИ КВЧ– при 53ГГц в ядерной мембране значительно уменьшается содержание ФК, которая имеет очень важное значение в структуре и проницаемости ядерной мембраны [19, 25]. За последние несколько лет была продемонстрирована связь между стрессовыми и фосфолипидными сигналами, включая и такие стрессы как осмотический, температурный и воздействие различных патогенов. Выявлена особая роль фосфолипазы Д, инозитол полифосфат фосфатазы, ФК и других членов фосфолипидного пути в ответ на абиотический стресс [6,12,24]. Повышение суммарного содержания ФЛ и одновременное резкое уменьшение доли ФК в ядерной мембране (табл.2) свидетельствует в пользу того, что происходит сглаживание поверхности и падение общего поверхностного заряда. Согласно предложенной нами модели о механизме проницаемости ядерной мембраны [15], уменьшение поверхностного заряда ядерной мембраны, вследствие понижения содержания анионных фосфолипидов, приводит к сокращению разности потенциалов $\Delta\phi$ между поверхностью ядра и его внутренними слоями, что может привести к уменьшению транспортной активности мембраны. При обработке мм-волнами при частотах в 50ГГц и 50.3 ГГц также наблюдается уменьшение содержания анионных ФЛ ядерной мембраны. Возможно, что именно уменьшение содержания анионных ФЛ в ядерной мембране является защитной реакцией клетки в ответ на действие стрессирующих факторов.

Таблица 2. Состав фосфолипидов растворимой ядерной фракции контрольных и обработанных мм-волнами ЭМИ проростков на 3-и сут после однократной обработки в течение 20 мин

ФЛ	Контроль		Обработанные мм-волнами ЭМИ частотой					
			50 ГГц		50.3 ГГц		53 ГГц	
	мкг/мг сырой массы	% от суммы	мкг/мг сырой массы	% от суммы	мкг/мг сырой массы	% от суммы	мкг/мг сырой массы	% от суммы
ФХ	0.14 ±0.02	15.22	0.05 ±0.02*	18.52	0.05 ±0.02*	11.11	0.42 ±0.02*	17.95
ФЭ	0.21 ±0.03	22.83	0.06±0.03*	22.23	0.09 ±0.01	20.0	0.48 ±0.01*	20.51
ФИ	0.19 ±0.01	20.65	0.06 ±0.01*	22.22	0.10 ±0.02	22.22	0.67 ±0.02*	28.63
ФС	0.17 ±0.02	18.48	0.05 ±0.01*	18.52	0.11 ±0.03	24.44	0.46 ±0.01*	19.66
ФК	0.21 ±0.02	22.82	0.05 ±0.01*	18.51	0.10 ±0.02*	22.22	0.31±0.01*	13.25
Σ	0.92	100%	0.27	100%	0.45	100%	2.34	100%

* Достоверно при $p < 0,05$.

В содержании ФЛ растворимой ядерной фракции: на 3 сут происходит изменение проростков при обработке их в течение 20 мин волнами частотой 50 ГГц. Как следует из данных, представленных в табл. 2, содержание всех фосфолипидов уменьшается, а суммарное содержание фосфолипидов растворимой ядерной фракции после обработки мм-волнами сокращается в 3 раза. Обработка КВЧ ЭМИ приводит к перераспределению доли каждого из ФЛ: незначительному увеличению доли ФХ, ФИ и ФС приблизительно на 1-2 %, доля же ФК уменьшается на 6 % .

Из литературных источников известно, что излучение КВЧ может вызвать ускорение роста и увеличение биомассы у фотосинтезирующих растений, интенсификацию процессов фотосинтеза и т.д. [9, 30]. Нами получены аналогичные физиологические изменения под действием КВЧ-излучения, однако на этиолированных проростках семян пшеницы, где влияние мм-волн на фотосинтетический аппарат и на фотосинтезирующие пигменты сведен до минимума. На уровне целого организма нами получено положительное влияние КВЧ (возможно, временное) на физиологические процессы организма [3], однако на клеточном уровне в ответ на стресс организма, как свидетельствуют данные этой работы, происходят структурные перестройки в ядерной мембране и содержимом ядра, которые впоследствии могут оказать отрицательное воздействие.

Обработка мм-волнами с частотой 50.3 ГГц также оказывает воздействие на изменение содержания ФЛ в растворимой ядерной фракции. Как процентная доля всех фосфолипидов растворимой фракции ядра, так и суммарное содержание ФЛ уменьшилось на 51%. Как свидетельствуют данные экспериментов, мм-волны с частотой 50.3 ГГц оказывают подавляющее действие как на рост проростков [3], так и на суммарное содержание ФЛ в растворимой ядерной фракции.

Воздействие мм-волн частотой 53 ГГц приводит к возрастанию суммарного количества ФЛ растворимой фракции ядер проростков в 2,5 раза. Такое резкое повышение содержания ФЛ может вызвать “разжижение” содержимого ядра, что, в свою очередь, может привести к конформационным перестройкам в активных и неактивных компартментах хроматина [11, 16, 21]. Результаты показывают, что при 20 мин обработке ЭМИ КВЧ частотой 53 ГГц изменения происходят также в соотношении отдельных ФЛ содержимого матрикса. Доли ФЭ и ФК в содержании ядерного матрикса уменьшаются на 2-9 %, а доли ФХ, ФИ и ФС повышаются на 2-8 % (табл. 2).

Под воздействием ЭМИ наблюдалось возрастание содержания анионных фосфолипидов в ядерном матриксе относительно контрольного варианта, что может привести к деконденсации хроматина, поскольку согласно данным [10] добавление отрицательно заряженных липидов *in vitro* приводят к деконденсации хроматина. Полученные нами данные (табл. 2) также подтверждают эти данные, поскольку обработка семян мм-волнами частотой 53 ГГц вызывает возрастание содержания ФЛ в растворимой ядерной фракции на 228% относительно контроля, что влечет за собой декомпактизацию хроматина и возрастание его транскрипционной активности, как было получено нами ранее [16].

Нами ранее было показано, что именно ФК приносит наиболее весомый вклад в образование поверхностного заряда ядерной мембраны при прорастании семян пшеницы [19]. Поэтому правомерно было предположить, что уменьшение содержания ФК приведет к изменению значения поверхностного заряда ядра. Обобщая полученные результаты, можно отметить закономерность: в ядерной мембране наблюдается четкое увеличение содержания ФХ и ФЭ. В противоположность этому, зарегистрировано уменьшение содержания ФИ и ФК в ядерной мембране для трех исследуемых частот мм-волн. Поскольку ФК вовлечена в регуляцию таких важных биологических процессов, как фосфорилирование белков, активация окислительных процессов и модуляция мембранного транспорта, а также способствует искривлениям мембраны, образованию выпуклостей и увеличению проницаемости мембраны, то, естественно, следует вывод, что эти изменения могут оказать влияние на нормальное функционирование ядерной мембраны. В растворимой ядерной фракции прослеживается закономерное понижение содержания ФЭ и ФК. Если просуммируем все нейтральные фосфолипиды и отдельно анионные фосфолипиды ядерной мембраны, то получим определенную закономерность:

возрастание количества нейтральных и понижение анионных ФЛ в ядерной мембране. Напротив, в содержании растворимой фракции наблюдается понижение нейтральных и возрастание анионных фосфолипидов. Такое перераспределение в содержании субфракций под действием КВЧ ЭМВ может повлечь за собой формирование разности потенциалов между внутренней и внешней поверхностями ядерной мембраны и привести к конформационным изменениям в матриксе и в проницаемости ядерной мембраны.

Некоторые авторы отмечали резкое активирование свободнорадикальных реакций в клетке в начальный период стресса [9,17], а уменьшение анионных ФЛ в составе ядерной мембраны компенсирует транспортную активность, играя таким образом роль буфера.

По-видимому, первичное действие КВЧ излучения состоит в образовании нанокolicеств активных форм кислорода (АФК), что сказывается на изменении проницаемости мембраны, и как предполагается нами, связано со свободнорадикальными процессами перекисного окисления липидов, в том числе и фосфолипидов ядерной мембраны.

Возрастание содержания АФК в клетке может привести к окислительному стрессу и повреждению клеточного содержимого, что часто происходит в неблагоприятных условиях, при действии на организм стрессов разной природы [8, 9,17]. Стресс сопровождается не только чрезмерной генерацией АФК, но и изменением активности ферментов–антиоксидантов, что было получено нами ранее на примере проростков семян пшеницы и на культуре дереворазрушающих грибов [1, 2].

Как известно, перекисное окисление липидов, в том числе ненасыщенных жирных кислот, входящих в состав молекул фосфолипидов клеток, играет важную роль при радиационных повреждениях, при интоксикациях и других патологических состояниях организма. В результате окисления фосфолипидов увеличивается проницаемость нативных мембран для ионов и других молекул. По-видимому, полученные нами данные о понижении анионных ФЛ в составе ядерных мембран на 3-й день после воздействия стрессового фактора и является защитной реакцией клетки, приводящей к компенсаторному снижению такого “внепрограммного” увеличения проницаемости мембранных структур клетки, что происходит под воздействием КВЧ ЭМИ на клетки.

Таким образом, как свидетельствуют полученные нами данные, под действием КВЧ ЭМИ происходят пролонгированные метаболические изменения в клетке на уровне фосфолипидного состава ядерной растворимой фракции и мембраны. Это может являться следствием свободнорадикального окисления липидов и соответственно взаимопревращений фосфолипидов, что приводит к изменениям ФЛ состава и кривизны ядерной мембраны, приводящей в результате к модуляции транспортной активности мембраны. Полученные нами данные об изменениях содержания фосфолипидов в разной степени подтверждают предположение о том, что под действием мм-волн ЭМИ происходит изменение содержания ФЛ ядерной мембраны, вследствие чего изменяется кривизна и транспортная активность ядерной мембраны, состав содержимого ядра, что в свою очередь приводит к изменению компактизации содержимого ядра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авагян И.А., Неркарарян А.В., Минасбекян Л.А., Нанагюлян С.Г. Изменение метаболической активности культуры *Pleurotuso streatus* под воздействием электромагнитных излучений. Микология и фитопатология, 45, 541-547, 2011.

2. Вардеванян П.О., Неркарарян А.В., Минасбекян Л.А., Дарбинян М.Р., Карпетян А.А., Сулханян М.Р. Воздействие низкоинтенсивных ЭМИ мм-диапазона на активность пероксидазы проростков пшеницы. VII Международный симпозиум “Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования”. М., Пушкино, 2, 63-66, 2007.
3. Вардеванян П.О., Неркарарян А.В., Минасбекян Л.А., Калтахчян Ц.К. Сравнительный анализ чувствительности амаранта и пшеницы к воздействию ЭМИ мм-диапазона. Материалы международной конференции “Интродукция нетрадиционных и редких растений” Мичуринск, 2, 107-110, 2008.
4. Минасбекян Л. А., Явроян Ж. В., Дарбинян М. Р., Вардеванян П.О. Изменения в составе фосфолипидов ядерных субфракций проростков пшеницы под действием гиббереллина. Физиология растений, 55, 3, 412-418, 2008.
5. Ames B.N. Assay Of Inorganic Phosphate, Total Phospholipid And Phosphatases. Meth. Enzymol., 8, 115-118, 1966.
6. Bargmann B.O., Munnik T. The role of phospholipase D in plant stress responses. Curr. Opin. Plant Biol., 9, 512-522, 2006.
7. Blobel G., Potter V.R. Nuclei From Rat Liver: Isolation Method That Combines Purity With High Yield. Science, 154, 1662-1665, 1966.
8. Dieck C.B., Boss W.F., Perera I.Y. A role for phosphoinositides in regulating plant nuclear functions. Frontier in Plant Science, 3, article 50, 1-12, 2012. www.frontiersin.org
9. Kreslavski V.D., Los D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.I. Signaling Role of Reactive Oxygen Species in Plants under Stress. Rus.J. of Plant Physiol., 59(2), 141-154, 2012.
10. Kuvichkin V.V. DNA-lipid interactions in vitro and in vivo. Bioelectrochemistry, 58, 3-12, 2002.
11. Kwon So Hee, Workman J.L. The Changing Faces Of HP1: From Heterochromatin Formation And Gene Silencing To Euchromatic Gene Expression. BioEssays, 33(4), 280–289, 2011.
12. Li G., Xue H.W. Arabidopsis PLD ζ 2 regulates vesicles trafficking and is required for auxin response. Plant Cell, 19, 281-295, 2007.
13. Minasbekyan L.A., Teixeira da Silva J.A. Chapter “Physiological, biochemical and genetic aspects of GA influence on seed growth and development» in the book «Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: Advances and Topical Issues”, 1-st Edition, Jaime A. Teixeira da Silva (Ed.), Global Science Book Edition. 2006.
14. Minasbekyan L.A., Yavroyan Zh.V., Darbinyan M.R., Vardevanyan P.O. Changes in phospholipid content of nuclear subfractions during germination of wheat seedlings under influence of Gibberellic acid. Acta Hort., ISHS, 725, 143-149, 2006.
15. Minasbekyan L.A., Badalyan H., Vardevanyan P.H. Correlation between aqueous pore permeability and surface charge of wheat seedlings nuclei. In: “Brilliant Light in Life and material Sciences”/ ED. Tsakanov V.& Wiedemann H. Dordrecht: Springer, 205-211. 2007.
16. Minasbekyan L.A., Kalantaryan V.P., Vardevanyan P.O. Influence of low-intensively electromagnetic irradiation on the wheat seedlings chromatin fractions. In: “Brilliant Light in Life and material Sciences”/ ED. Tsakanov V.& Wiedemann H. Dordrecht: Springer, 199-203. 2007.
17. Nazari M., Amiri M., Mehraban F.H., Khaneghah H.Z. Change in Antioxidant Responses Against Oxidative Damage in Black Chickpea Following Cold Acclimation. Rus. J. of Plant Physiology, 59(2), 183-189, 2012.
18. Nicolaz C. N., Zhadobov M., Desmots F., Ansart A. et al. Study Of Narrow Band Millimeter-Wave Potential Interactions With Endoplasmic Reticulum Stress Sensor Genes. Bioelectromagnetics, 30, 365-373, 2009.
19. Park Y., Gu Y., Yang Zh., Lee Y. Phosphatidic acid induces leaf cell death in Arabidopsis by activating the Rho-related Small G protein GTPase-mediated pathway of reactive oxygen species generation. Plant Physiology, 134, 129-136, 2004.
20. Siniouoglou S. Lipins, Lipids And Nuclear Envelope Structure. Traffic, 10, 1181-1187, 2009.
21. Van de Vosse D.W., Wan Y., Wozniak R., Aitchinson J.D. Role of Nuclear Envelope in Genome Organization and Gene Expression. Willey Interdisciplinary Reviews: Systems Biology and Medicine, 3(2), 147-166, 2011.

22. *Vossen J. H., Abd-El-Halim A. et al.* Identification of Tomato Phosphatidylinositol-Specific Phospholipase-C (PI-PLC) Family Members and the Role of PLC4 and PLC6 in HR and Disease Resistance. *The Plant J.*, 62(2), 224–239, 2010.
23. *Wälde S., Thakar K., Hutten S., Spillner Ch., Nath A., Rothbauer U., Wiemann S., Kehlenbach R.H.* The Nucleoporin Nup358/RanBP2 Promotes Nuclear Import in a Cargo- and Transport Receptor-Specific Manner. *Traffic*, 13(2), 218–233, 2012.
24. *Wang X.* Regulatory functions of phospholipase D and phosphatidic acid in plant growth, development, and stress response. *Plant Physiol.*, 139, 566–573, 2005.
25. *Wang Zh., Xu Ch., Benning Ch.* TGD4 Involved In Endoplasmic Reticulum-to-Chloroplast Lipid Trafficking is a Phosphatidic Acid Binding Protein. *The Plant Journal*, 70(4), 614–623, 2012.
26. *Xhemalce B., Dawson M. A. and Bannister A. J.* Histone Modifications. 2011. *Encyclopedia of Molecular Cell Biology and Molecular Medicine*.
27. *Xue H., Chen .X, Li G.* Involvement of phospholipids signaling in plant growth and hormone effects. *Curr. Opinion in Plant Biology*, 10 (5), 483–489, 2007.
28. *Yamaoka Y., Yu Y., Mizoi J. et al.* Phosphatidylserine synthase1 is required for microspore development in *arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 67 (4), 648–661, 2011.
29. *Yuan G.-Ch.* Linking genome to epigenome. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Systems Biology and Medicine*, 4(3), 297–309, 2012.
30. *Zhadobov M., Augustine R. et al.* Complex permittivity of representative biological solutions in the 2–67 GHz range. *Bioelectromagnetics*, 33(4), 346–355, 2012.

Поступила 15.01.2018