
ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ И ПИЩЕВЫХ ПРОДУКТОВ

С.Н. Маслоброд

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОВЕРХНОСТНЫХ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛОВ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА. IV. ПРИКЛАДНОЕ И НАУЧНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

*Институт генетики АН Молдовы,
ул. Пэдурий, 20, г. Кишинев, MD-2002, Республика Молдова*

1. Электрофизиологическая оценка адаптивного потенциала растений

1.1. Экспресс-оценка ростовой активности, влияние диссимметрии объекта

По нашим [1, 2] и литературным [3] данным, стационарные потенциалы и потенциалы возбуждения растительного объекта несут различную информацию о его состоянии. Активно растущие зоны объекта (растения и животного), как правило, характеризуются более высокими значениями отрицательных стационарных биоэлектрических потенциалов (БЭП) и амплитуд электрической реакции (АЭР) на стресс по сравнению с зонами, где рост закончился или еще не начался [1–4]. В частности, у растущих листьев в их средней части БЭП более положительны, чем в верхней части.

При изучении "электрической карты" листа было обнаружено, что среднеарифметические значения БЭП и АЭР листа соответствуют значениям этих показателей, измеренных в средней части листа [1, 2]. Таким образом, последние интегрально отражают некий "средний потенциал" (СП) листа. В свою очередь, БЭП и АЭР средних листьев целого растения есть мера СП всех листьев растения и всего растения (например, у кукурузы и табака) [1, 2]. Была получена четкая прямая корреляция между положительными значениями БЭП в средних зонах средних листьев растения с а) размерами, длиной или высотой листьев, б) размерами растения, в) продуктивностью растения [1, 2]. Существенно, что обнаруженная корреляция носит общебиологический характер, так как характерна для разных объектов, размеры и продуктивность которых определяются как эндогенными (генетическими), так и экзогенными (модифицирующими) факторами. Это позволило широко использовать данную закономерность при разработке экспресс-методов электрофизиологической оценки ростовой активности и продуктивности растений. Подчеркнем, что наличие в растительном организме точек "среднего потенциала" методически резко упрощает и ускоряет решение важной народнохозяйственной задачи.

Хорошим электрофизиологическим тестом состояния растения оказался и другой параметр – АЭР. Он отражает степень устойчивости растения к стрессу (менее устойчивые формы имеют большую АЭР). Поскольку растущие объекты, как правило, менее устойчивы к стрессу, чем покоящиеся, то у них выше АЭР и ниже положительный БЭП. В этом электрофизиологически проявляется известная полярность соотношения двух сторон адаптивного потенциала растения – его экологической устойчивости и продуктивности [5].

В экспериментах электрофизиологического тестирования средний лист проростков или взрослых растений отчленяли и в средних зонах объекта измеряли потенциалы [1, 2]. При использовании неотчлененных от растения листьев эффект корреляции был менее выражен из-за электромагнитного взаимодействия органов целого растения. Объем репрезентативной выборки составлял

15–30 повторностей. Расшифровка принятых сокращений дана в [6].

1.1.1. Тестирование стимуляционных доз предпосевного γ -облучения семян сельскохозяйственных растений

При анализе стационарных БЭП отчлененных средних листьев проростков и взрослых растений гибридов кукурузы, полученных от предпосевной обработки семян разными дозами [1, 2], была подтверждена прямая корреляция размера объекта (длины и ширины листа) со значениями положительных БЭП, а также совпадение максимальных значений этих параметров со значениями стимуляционных доз γ -облучения семян [5–7,5 Гр], проверенных в производственных условиях по вегетативной и зерновой продуктивности [7]. Аналогичная корреляция получена и для параметра интенсивности свечения Кирлиан (свечения листьев в поле высоковольтного разряда) (рис. 1). Значения БЭП и свечения Кирлиан также коррелируют с содержанием в листьях триптофана (предшественник ауксина). Другой параметр – АЭР на свет связан не со стимуляционными дозами, а с содержанием в листьях хлорофилла, то есть с интенсивностью фотосинтеза листьев (рис. 1). Диссимметрия семян модифицирует эффект (стимуляционные дозы для *l*, *s*, *d*-вариантов – 7,5; 5 и 5 Гр). В таком эксперименте стимуляционные дозы предпосевной γ -обработки семян можно тестировать и на уровне семян – по содержанию в них свободных радикалов (оно выше в стимуляционных вариантах) [2, 7].

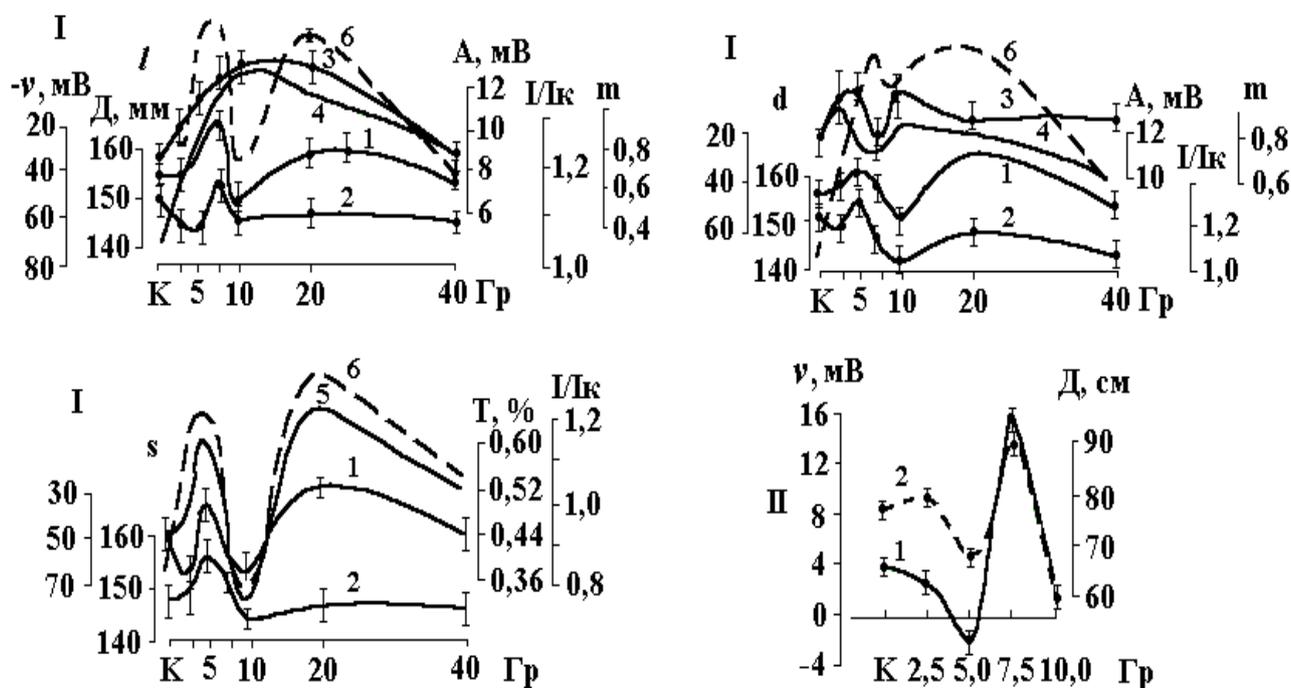


Рис. 1. Изменение электрофизиологических, морфологических и биохимических параметров средних листьев растений кукурузы под влиянием предпосевного γ -облучения диссимметричных семян.

I – 15-дневные проростки (гибрид К167М): *l*, *s*, *d* – соответственно левые, симметричные и правые семена. 1 – стационарный потенциал (V , мВ); 2 – длина (D , мм); 3 – амплитуда электрической реакции на свет (A , мВ); 4 – содержание общего хлорофилла (m , мг/г сыр.в.); 5 – содержание триптофана (%); 6 – интенсивность свечения Кирлиан (I/I_k , отн.ед.). *II* – растения в фазе молочно-восковой спелости (гибрид Югославский): 1 – стационарный потенциал (V , мВ); 2 – длина (D , см).

1.1.2. Тестирование стимуляционных доз предпосевного лазерного облучения семян сельскохозяйственных растений

У проростков и взрослых растений кукурузы, полученных из обработанных лазерным излучением семян ($\lambda = 633,8$ нм, $W = 0,01$ мВт/см²), также обнаружена прямая корреляция стационарных положительных БЭП отчлененных средних листьев со стимуляционными вариантами (5–7 мин), оцениваемыми по длине листьев и по данным полевых испытаний [2] (рис. 2), причем различия высокосущественны только на БЭП. Так, значение отрицательных БЭП листьев проростков гибрида

кукурузы К167М по вариантам облучения симметричных семян, в мин – 0, 3, 7, 15, 30, 60 распределены следующим образом, в мВ – 57 ± 3 , 37 ± 4 , 25 ± 3 , 47 ± 2 , 40 ± 3 , 32 ± 4 . Качественная модификация эффекта по экспозициям воздействия фактором на диссимметричные семена не обнаружена (рис. 2). Вместе с тем наблюдаются количественные различия по БЭП между *l*, *s*, *d* вариантами (рис. 2).

Выявлен механизм действия низкоинтенсивных излучений гелий-неонового лазера ($\lambda = 633,8$ нм) на семена кукурузы – через активацию фитохромной системы объекта [2, 9].

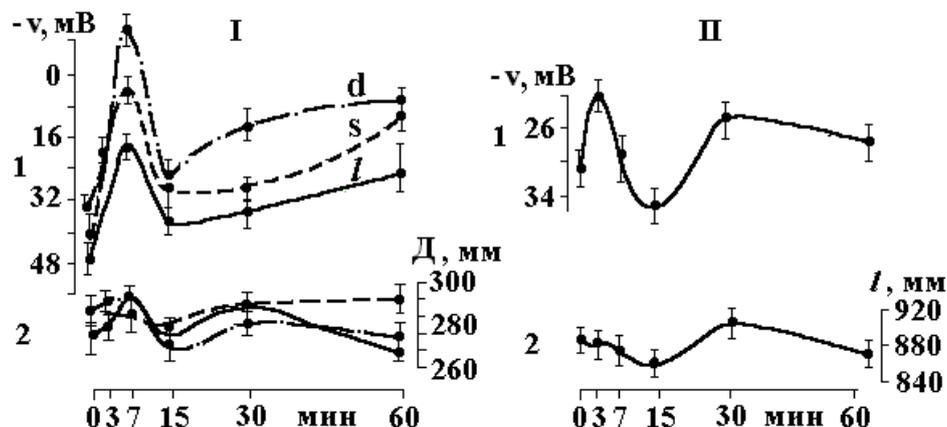


Рис. 2. Изменение электрофизиологических и морфологических параметров средних листьев кукурузы (гибрид К167М) под влиянием предпосевного лазерного облучения ($\lambda = 633,8$ нм; $W = 0,01$ мВт/см²) диссимметричных семян.

l, *s*, *d* – соответственно левые, симметричные и правые семена. I – 15-дневные проростки. II – растения в фазе молочно-восковой спелости. 1 – стационарный потенциал (*V*, мВ); 2 – длина (*D*, мм).

1.2. Экспресс-оценка устойчивости генотипов растений к абиотическим и биотическим факторам среды

1.2.1. Оценка жаростойкости линий кукурузы

Оценка проводилась по значениям АЭР неотчлененных 15-дневных листьев [9]. Вначале изучались проростки линий кукурузы с генотипически обусловленным признаком жаростойкости. На включение и выключение света на фоне $+40$ °С, а также на перепад температур $20-40$ °С на свету и в темноте амплитуда электрической реакции была ниже у жаростойкой линии. Такой же результат получен и на проростках томатов. В следующем опыте у нежаростойкой линии повышали жаростойкость путем предпосевной температурной закалки семян по Генкелю [10]. И в этом случае жаростойкая линия имела меньшую АЭР на свет на фоне $+40$ °С по сравнению с нежаростойкой линией (контролем), значения АЭР соответственно, в мВ – $3,85 \pm 0,49$ и $6,71 \pm 0,84$ [10]. Жаростойкость линии также оценивали в пределах одного генотипа, но закалке подвергали проростки (по схеме [10]). АЭР на свет на фоне $+40$ °С и в этом случае была ниже по сравнению с незакаленными проростками [10]. В завершающей серии опытов закалке вновь подвергали проростки, но по более сложной схеме ступенчатого закаливания [11], когда у объекта происходили более глубокие структурные и функциональные сдвиги. Как и ожидалось, вновь существенно откликнулась на закалку только неустойчивая форма (линия F7), резко снизившая АЭР на свет на фоне $+40$ °С и на перепад $20-40$ °С на свету и в темноте (перепад $20-40$ °С – $3,34 \pm 0,97$ мВ, контроль – $12,88 \pm 0,14$ мВ; перепад $40-20$ °С – $15,46 \pm 1,80$ мВ, контроль – $35,80 \pm 1,80$ мВ) [9]. Однозначное электрофизиологическое поведение объекта, которое характеризуется генотипическим или модифицированным внешней средой признаком жаростойкости, наталкивает на мысль, что при всем многообразии генетической и структурной "оснасти" этого признака экологической устойчивости организма, энергетическая сущность признака единообразна и выражается через строго определенный характер изменения электрических свойств объекта, то есть через биоэлектрическое поле или электрофизиологическую стереополярность.

При оценке жаростойкости линий с помощью датчиков разности температур лист-воздух (РТ) более высокую АЭР на включение и выключение света на фоне $+20$ °С и 40 °С имели жаростойкие формы [9]. Дополнительно с помощью датчиков РТ удалось четко дифференцировать эти линии в

условиях периодической подачи света на фоне $+46^{\circ}\text{C}$ по скорости выхода кривой отклика листьев на нулевой уровень (она выше у нежаростойких форм) и по изменению формы этой кривой (у нежаростойких форм плавная кривая переходит в ступенчатую [10]).

1.2.2. Оценка холодостойкости линий кукурузы

По данным литературы, холодостойкие формы растений отличаются от нехолодостойких более низкой АЭР на холодовой стресс [12] и лучшей способностью удерживать уровень стационарных БЭП при медленном нарастании фактора [13]. Нами на отчлененных листьях проростков было дополнительно показано, что холодостойкие формы (линии кукурузы) лучше удерживают АЭР по сравнению с неустойчивыми при циклической подаче фактора [14]. Так, у холодостойкой линии F7 значения отрицательных АЭР на периодическое резкое снижение температуры от $+20^{\circ}\text{C}$ до 0°C составило ряд, в мВ - $25,0\pm 4,1$; $23,4\pm 3,8$; $16,5\pm 4,2$; $4,7\pm 5,0$; $8,3\pm 4,1$; $8,4\pm 1,7$; $8,6\pm 1,8$; $8,4\pm 2,5$; соответственно у нехолодостойкой линии ВИР44 - $36,7\pm 4,1$; $34,1\pm 4,6$; $20,8\pm 4,8$; $20,7\pm 4,5$; $20,6\pm 5,1$; $20,8\pm 6,6$; $20,7\pm 7,5$; $15,0\pm 5,8$. Гибриды лучше удерживают амплитуду, чем линии, что согласуется с высокой гомеостатичностью гибридов [14]. С возрастом проростков закономерность сохраняется [13]. Малоинформативным оказался параметр снижения АЭР на повторяющиеся световые воздействия на фоне $+20^{\circ}\text{C}$ и 0°C . Холодовая закалка существенно уменьшает АЭР на свет у нехолодостойкой линии, но не сказывается на холодостойкой [14]. Минимальный температурный перепад (со скоростью $1^{\circ}/\text{мин}$), при котором различия между контрастными по холодостойкости формами существенны, -5°C [14]. Оптимальным возрастом объекта в таких опытах являются 15-дневные проростки [13]. У линий кукурузы эффект лучше выражен у отчлененных листьев [14]. Прием постепенного повышения температуры воздуха оказался неэффективным [14]. В специальных опытах было показано, что холодостойкие формы по сравнению с нехолодостойкими имеют меньшие амплитуды отклика проростков, регистрируемые с помощью датчиков водного потока (ВП) стебля, разности температур (РТ) лист-воздух и температуры листа (ТЛ) на периодические световые и температурные воздействия [13].

1.2.3. Оценка конкурентоспособности линий и гибридов кукурузы

Нами был предложен ряд экспресс-методов оценки данного признака на основе концепции агрофитоценоза как ансамбля осцилляторов-растений, в котором конкурентоспособность (устойчивость к загущению в посевах) компонентов-растений зависит от степени жесткости связи между ними [15, 16]. Как отмечалось ранее [17, 18] параметрами оценки структурной и функциональной целостности фитоценоза являются: электрическое сопротивление (R) корневых контактов растений ценоза, коэффициент вариации (КВ) определенного параметра и его абсолютная величина (Н). У контрастных по конкурентоспособности линий и гибридов кукурузы R и КВ (по АЭР и морфобиологическим признакам – высоты и сырой массы проростков и растений, количеству их листьев, ширине листьев и др. [15]) ниже, а Н АЭР выше у конкурентоспособных форм (данные подтверждены полевыми опытами, проведенными в Молдавском Институте кукурузы и сорго). В частности R у линий РО92, МК169А и МК369А составили, в мОм – 567 ± 44 ; 776 ± 246 и 1093 ± 175 ; КВ по АЭР гибридов М450, П3978, М291, М215, М377, М411 и М330 составили, в % – $1,2\pm 0,2$; $1,3\pm 0,2$; $1,4\pm 0,2$; $2,1\pm 0,2$; $2,7\pm 0,3$; $3,3\pm 0,3$; и $3,3\pm 0,3$ (формы расположены в порядке убывания их конкурентоспособности).

1.3. Электрофизиологическая оценка генотипов

1.3.1. Электрофизиологическая оценка эволюционноразличающихся форм кукурузы и томатов

Дикорастущие виды и разновидности растений обладают более высокой общей и специфической экологической устойчивостью по сравнению с культурными формами. Они являются основным источником повышения адаптивного потенциала при селекции [5]. Природа признаков устойчивости полигенна, что существенно затрудняет их идентификацию с помощью традиционных селекционно-генетических методов. По значениям АЭР отчлененных листьев 30-дневных проростков культурных форм кукурузы (линии F7 и ВИР44) и предковых форм (теосинте и коикс) получены существенные различия [19, 20]. Культурные формы отличаются более высокими АЭР на ступенчатое снижение и повышение температуры на 5°C . Так, у F7, ВИР44, теосинте, коикс при перепаде $20^{\circ}-15^{\circ}\text{C}$ АЭР соответственно равны, в мВ – $12\pm 0,7$; $18\pm 1,1$; $6\pm 0,3$; $6\pm 0,1$ (рис. 3, А).

Аналогичные закономерности обнаружены у эволюционно различающихся форм томатов: дикая форма также имеет меньшую АЭР по сравнению с культурной формой на перепад в 5 °С. Гибрид между этими формами занимает промежуточное положение [19] (рис. 3, Б). Более четкие результаты получены в варианте снижения температуры. Следовательно, эти формы более контрастны по холодостойкости. При перепаде на 20 °С закономерности подтверждаются. По АЭР на световое воздействие на фоне разных температур у предковых форм АЭР также более низкая и такой же характер электрофизиологического соотношения между объектами опыта. Так, у F7, ВИР44, теосинте и коикс АЭР на включение света на фоне 0 °С соответственно равны, в мВ – 10,5±1,1; 9,1±0,6; 6,2±0,2; 6,1±0,1; а на фоне +30 °С – 26,7±2,4; 21,2±1,9; 11,4±0,5; 10,4±1,1 (рис. 3, В). Холодовая обработка (закалка) привела к резкому снижению АЭР только у культурных форм, что логично (рис. 3, Г).

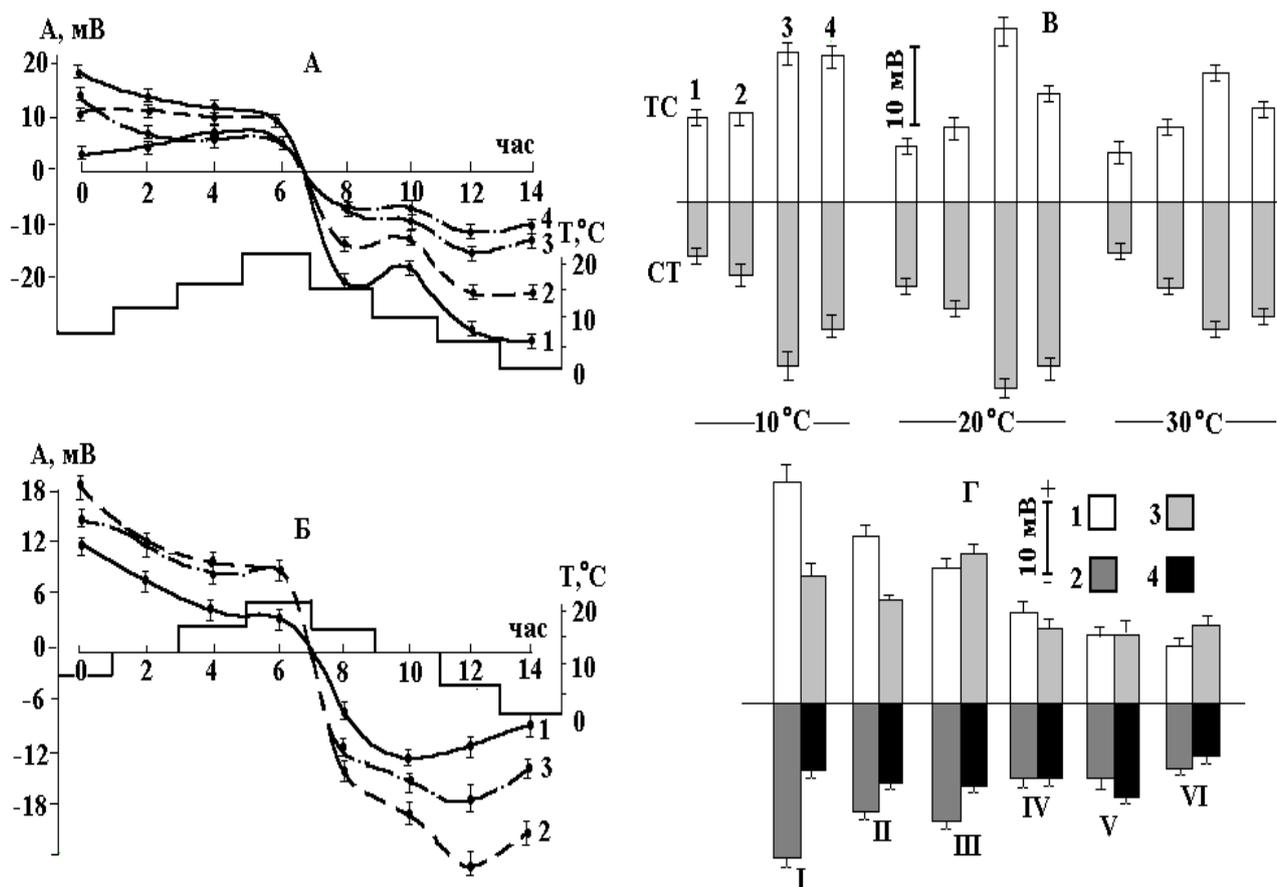


Рис. 3. Амплитуды электрической реакции средних листьев эволюционноразличающихся форм растений.

А, В – 15-дневные проростки кукурузы; Б, Г – 30-дневные проростки томатов; А, Б – температурные перепады на 5 °С; В, Г – световые воздействия (ТС и СТ – включение и выключение света 5 Клк), А: 1 – культурная форма (линия ВИР44 засухоустойчивая, нехолодостойкая); 2 – культурная форма (линия F7 незасухоустойчивая, холодостойкая); 3 – предковая форма (теосинте); 4 – предковая форма (коикс), Б: 1 – дикая форма *L. hirsutum*; 2 – культурная форма (сорт Нистру), 3 – гибрид F1 (*L. hirsutum* × Нистру). В: на фоне 10 °С, 20 °С, 30 °С. 1 – коикс; 2 – теосинте; 3 – ВИР44; 4 – F7. Г: при температурной закалке проростков (+8 °С в течение 6 часов), 1, 2 – ТС и СТ до закалки, 3, 4 – ТС и СТ после закалки, I – культурная форма (сорт Факел); II – культурная форма (сорт Нистру), III-IV – дикие формы, соответственно *Lycopersicon esc. var. racemige*, *L. minutum* 3339, *L. hirsutum* var *glabratum*, *L. peruvianum*, *L. esc. var. pimpinellif*.

1.3.2. Электрофизиологическая оценка линий кукурузы с различной комбинаторной способностью

При скрещивании самоопыленных линий кукурузы наблюдается гетерозис – увеличение жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими

формами (линиями). Общая комбинационная способность (ОКС) линий определялась по величине гетерозиса во всех исследованных гибридных комбинациях с участием этих форм. Получена положительная корреляция между степенью ОКС линий кукурузы и положительными значениями БЭП колеоптилей и отчлененных листьев проростков этих линий (коэффициент корреляции $r = 0,51$). Еще выше связь ОКС с размерами (длиной) объекта ($r = 0,72$) [21].

1.3.3. Электрофизиологическая оценка маркерных форм томатов в расщепляющейся популяции

В этом опыте предпринята попытка электрофизиологической оценки эффектов экспрессии генов на организменном уровне. На 30-дневных проростках томатов с четко маркированными морфофизиологическими и биохимическими признаками, обусловленными работой конкретных генов [21], получена прямая корреляция положительных стационарных БЭП неотчлененных листьев с размерами проростков для всех объектов. Подтвержден вывод о единообразии проявления энергетического состояния объекта, задаваемого разными генетическими факторами и внешней средой. С другим параметром экспрессии генов – пигментацией листьев – получена, как и ожидалось, корреляция со значениями АЭР на свет (рис. 4).

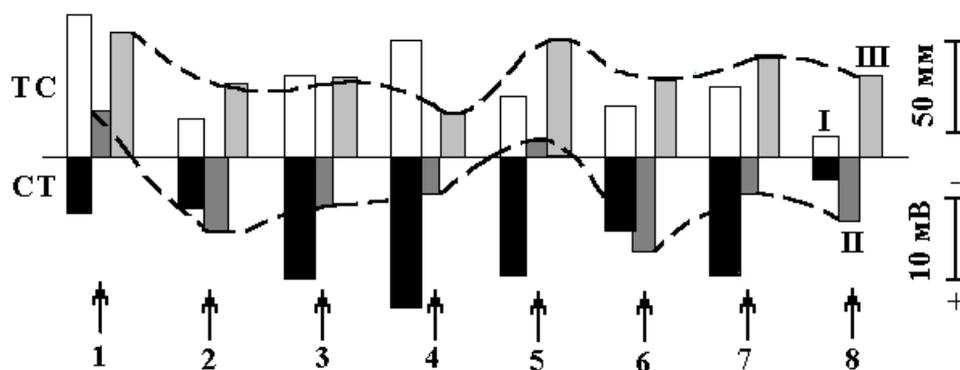


Рис. 4. Электрофизиологические и морфологические параметры 30-дневных сеянцев одно- и много-маркерных мутантных форм томатов.

I – амплитуда электрической реакции листьев на включение (ТС) и выключение (СТ) света (2 Клк), мВ; *II* – стационарные потенциалы листьев, мВ; *III* – высота сеянца, мм (с маркерными признаками генов: 1 – "a"; 2 – "a+ful"; 3 – "ful"; 4 – "e"; 5 – "a+e"; 6 – "e+hl"; 7 – "hl"; 8 – "e+ful"); a – отсутствие антоциана во всех вегетативных частях растения; ful – ярко-желтые листья, позднее становятся зелеными; e – средняя жилка листа деформирована, сегменты листа уменьшены; hl – отсутствие опушения, стебли хрупкие (по [22]).

2. Электрофизиологическая регуляция роста и развития растений

2.1. Электрофизиологическая регуляция через механизм электрофизиологической полярности

Прием основан на пропускании через растения слабого постоянного электрического тока, соизмеримого с их собственными токами и совпадающего по направлению с их осевой электрической полярностью. При этом наблюдается существенная стимуляция роста и развития растений, а также их устойчивости к экологическим стрессам [23, 24]. Функция внешнего тока заключается в поддержании исходной осевой электрической полярности растения, которая снижается под влиянием неблагоприятных факторов, и восстановлению этой полярности до уровня нормального или оптимизированного состояния. Поскольку параметры экологической факторов даже не в экстремальной обстановке не являются оптимальными (из-за чего генотип не полностью реализует свою потенциальную продуктивность), мы изучали действие тока на растения как в стрессовых, так и в обычных условиях среды [25].

В предварительных экспериментах была получена четкая импульсная реакция растения на подачу и выключение слабого постоянного тока ("минус" – на верхушке растения, "плюс" – у основания) с использованием датчиков различных физиологических процессов [25]. Для тестирования оптимальных величин подаваемого на растения тока наиболее подходящими оказались датчики БЭП и роста, с помощью которых был выбран в качестве оптимальной величины ток 1 мкА.

Первая серия опытов – электростимуляция устойчивости растений кукурузы к засолению NaCl и повышенной температуре (+45 °C). В контроле (без тока) в растения в избытке поступали ионы натрия и хлора, угнетающе действующие на рост растений, и хуже поступали микроэлементы, повышающие устойчивость растений к неблагоприятным факторам [26]. Ток ("минус" – на верхушке, "плюс" – у основания растения в течение 7 дней) ускорял поступление в растения калия, кальция и микроэлементов в 1,4 раза, одновременно резко снижая поступление стронция и натрия. Рост растений при этом ускорялся в 1,7 раза. Аналогичные результаты получены на проростках в нормальных условиях.

В последующем ток подавали на растения кукурузы (гибрид ПЗ978) в фазе цветения в течение 30 дней сразу после опыления ("минус" – на початке, "плюс" – в почве и обратный вариант). Получена существенная стимуляция роста и развития растений (увеличение вегетативной и зерновой продуктивности на 17% в "минус" – варианте) и снижение продуктивности (в "плюс" – варианте по сравнению с контролем). Шунтирование (закорачивание) электрического осевого градиента показало промежуточный результат (рис. 5, В). Стимуляционный вариант отличался резким усилением поступления в растения (например, в листья и зерно) элементов минерального питания (кроме натрия и стронция). Превышение над контролем – в несколько раз [25] (рис. 5, А,Б).

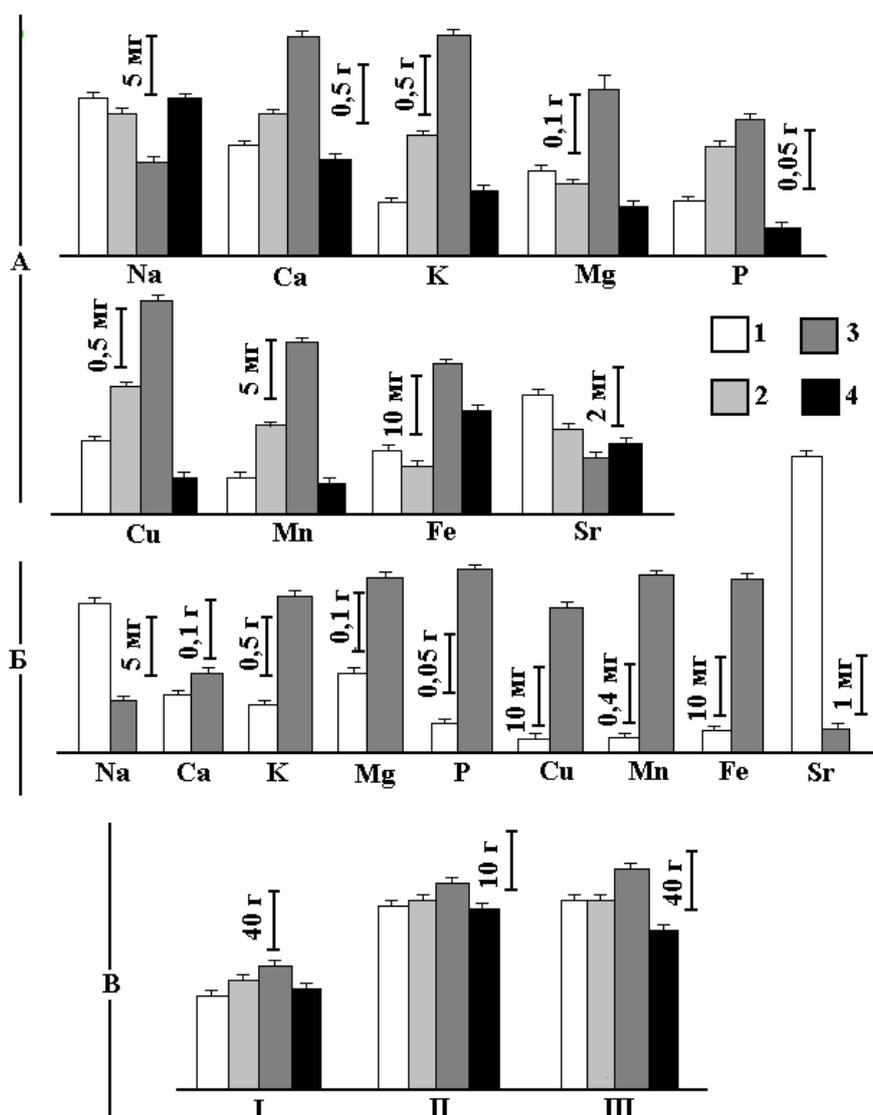


Рис. 5. Влияние слабого электрического тока (1 мкА) на содержание элементов минерального питания в листьях (А) и зерне (Б) и на продуктивность (В) растений кукурузы (гибрид ПЗ978). 1 – контроль (без тока); 2 – "шунт"-вариант (алюминиевая фольга от основания до верхушки растения); 3 – "минус"-вариант ("минус" на верхушке початка, "плюс" – у основания растения); 4 – "плюс"-вариант (вариант, обратный "минус"-варианту), I – сухая вегетативная масса; II – вес 1000 зерен; III – продуктивность в зерне (при 14% влажности).

В опыте в теплице на томатах стимуляционный вариант по сравнению с контролем показал увеличение общей продуктивности примерно вдвое. В "плюс" – варианте продуктивность по сравнению с контролем снизилась (в контроле, "минус" – варианте и "плюс" – варианте вес плодов на одно растение составил соответственно, в кг – $1,12 \pm 0,07$; $2,05 \pm 0,25$; $0,69 \pm 0,03$). При продолжительном действии тока "минус" – варианта (в течение 40 дней) наблюдалось увеличение общей длины растения, числа плодов с одного растения и снижение веса плодов и общей продуктивности до уровня контроля ($0,93 \pm 0,20$ г/раст) (рис. 6). По-видимому, при продолжительном токовом воздействии навязываемая растению электрическая полярность уже не соответствовала новой фазе развития организма, когда доминирующий центр аттракции веществ переместился на плоды. Вместе с тем при продолжительном вегетационном периоде, если плоды успеют набрать вес, и такой вариант может оказаться перспективным.

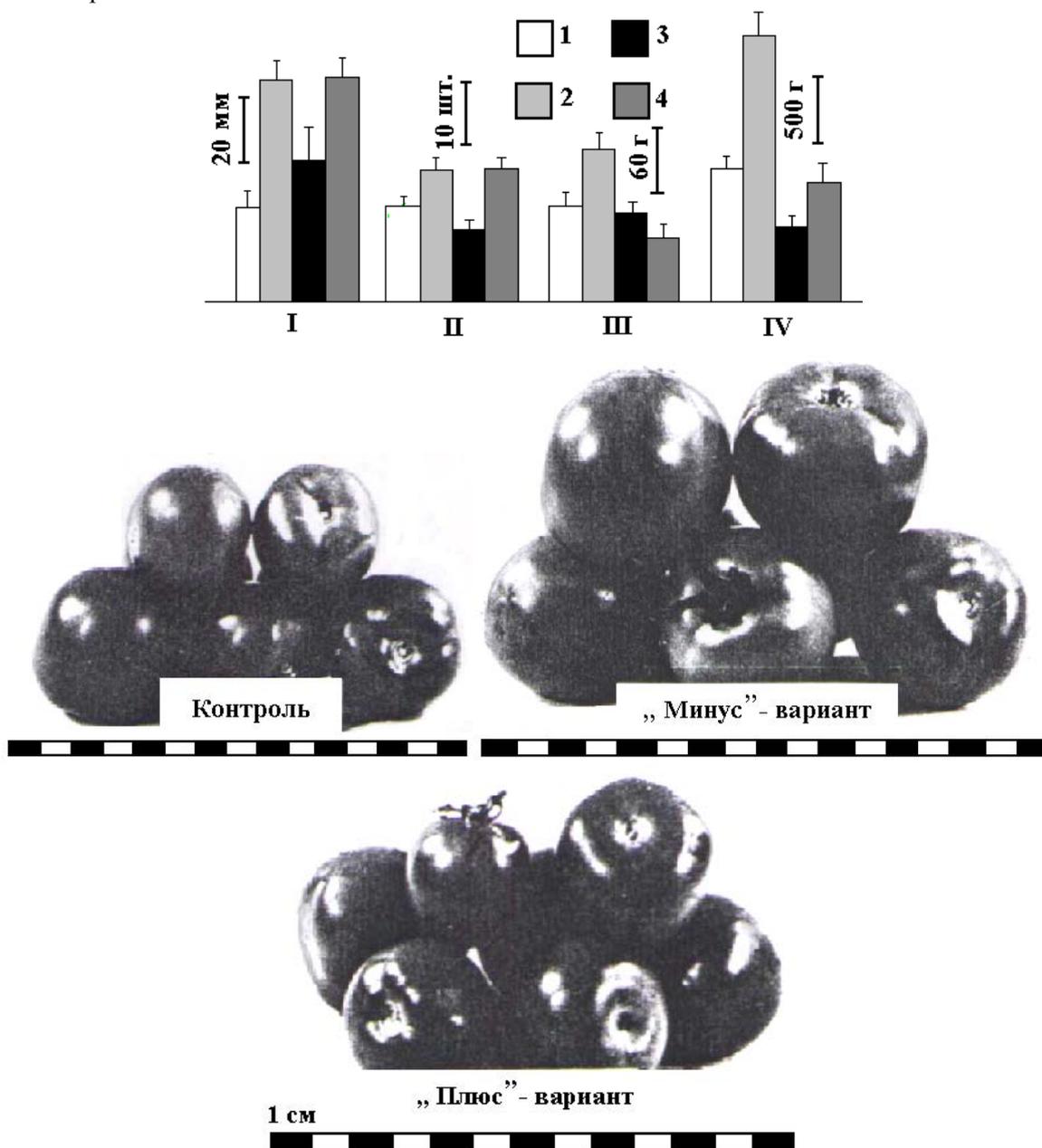


Рис. 6. Влияние слабого электрического тока (1 мкА) на рост (I) и продуктивность (II-IV) томатов (сорт Ариадна) и внешний вид плодов.

I – длина сеянцев после электрообработки в течение 15 дней; II – число плодов на 1 растение; III – вес плода; IV – общий вес плодов на 1 растение. 1 – контроль (без тока); 2 – "минус"-вариант I ("минус" на верхушке растения, "плюс" на основании в течение 15 дней); 3 – "плюс"-вариант I (обратный варианту 2); 4 – "минус"-вариант II (как вариант 2, но в течение 45 дней).

Стимуляционное действие "минус" – варианта (экспозиция – 14 дней) подтверждено на картофеле в полевых условиях, в особенности, при подаче тока только в дневное время (в контроле, в "минус" – варианте а / круглосуточно, б / только в дневное время вес клубней с одного растения составил соответственно, в г – 269 ± 116 ; 353 ± 147 ; 394 ± 150).

По нашему мнению, эффект слабого постоянного электрического тока на растениях обеспечивается по механизму электрофореза и электроосмоса. При этом, благодаря интенсивному поступлению в растения элементов минерального питания происходит стимуляция одновременно двух, зачастую полярных в естественных условиях, характеристик адаптивного потенциала культурных растений – их продуктивности и экологической устойчивости. Первая обеспечивается за счет макроэлементов, среди которых кальций играет дополнительную важную роль как фактор инициации осевой полярности у растений [27, 28], вторая – за счет микроэлементов [26].

2.2. Электрофизиологическая регуляция через механизм электрофизиологических осцилляций

Электрическое управление растениями через механизм осцилляций заключается в воздействии на электрофизиологическую систему регуляции растений внешним фактором с частотой, резонансной частоте эндогенных колебаний БЭП растения. Как отмечалось, электрический ток, подаваемый на растения в резонансе с основным электрофизиологическим осциллятором растений (циркадианный ритм биологических часов), стимулирует их продуктивность. Световой фактор был реализован на другой резонансной частоте колебаний БЭП ($0,0034$ рад/с или периоде 30 мин), которая соответствует максимуму АЭР и фотосинтеза [29, 30]. Получена стимуляция: 1 – прорастания семян кукурузы и ячменя (рис. 7, I); последнее важно в технологии солодоращения (длина колеоптилей ячменя на 5 день при периодах светового воздействия 24 ч, 300 мин, 30 мин и 3 мин составила соответственно, в мм – $3,25 \pm 0,22$; $3,46 \pm 0,18$; $5,57 \pm 0,56$ и $3,76 \pm 0,25$) [30]; 2 – роста проростков фасоли (рис. 7, II); 3 – регенерации корней фасоли и томатов в среднем для всех вариантов на 60–70% [29] (рис. 7, III).

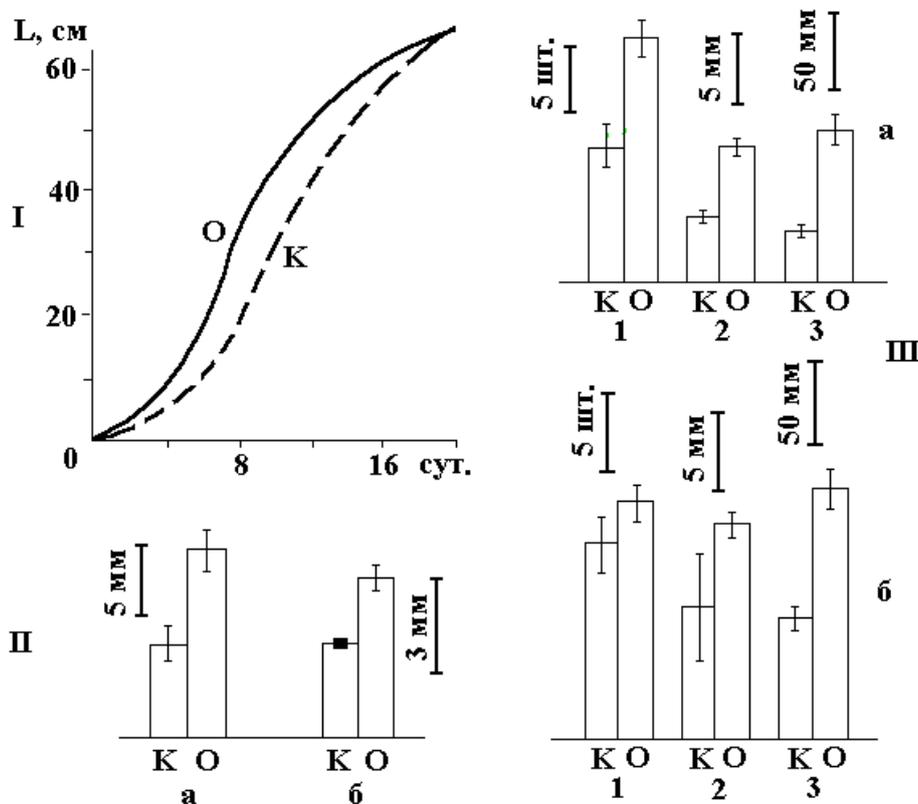


Рис. 7. Рост (I, II) и регенерация (III) растений под влиянием периодического светового воздействия на резонансной частоте эндогенных колебаний потенциалов растений (период 30 мин).

I – длина проростка фасоли; II – длина колеоптиля кукурузы (а) и ячменя (б); III – число корешков (1), длина корешка (2) и общая длина корней (3) одного растения томата (а) и фасоли (б). К – контроль; О – опыт.

3. Научная новизна исследований по проблеме

Описанная в [6, 18, 31] динамическая топография БЭП (электрическая "карта") растительного организма позволяет составить достаточно полное представление о пространственно-временной организации его поверхностных биоэлектрических потенциалов - интегральной электрофизиологической стереополярности и электрофизиологических осцилляциях. Изучены не только феномены, но и природа, механизмы и функциональная роль этих явлений. Оригинальность использованного в работе подхода заключается в том, что электрофизиологическая полярность растительного организма была рассмотрена как трехмерный феномен, а не одномерный – осевой, на что до сих пор в литературе обращается основное внимание. Показано, что и другие виды электрофизиологических полярностей (в дополнении к осевой) – билатеральная, дорсовентральная, радиальная, круговая – самоценны с точки зрения их морфогенетической роли. Поэтому методологически более правильно оперировать понятием общей полярности или стереополярности организма. Такой подход позволил выявить глубокую и специфическую связь биоэлектrogenеза организма с его структурой (архитектоникой), а также с природой фактора воздействия. Это дало возможность обнаружить новые элементы электрофизиологической стереополярности и вскрыть их механизмы, а также объяснило наличие в растении двух типов стереополярности, которая формируется двумя стереоспецифическими системами генерации и проведения электрического возбуждения. Все варианты "электрофизиологической архитектуры" растений удалось приурочить к двум геометрически контрастным структурам объекта – плоской и полый и "привязать" их дополнительно к фундаментальной проблеме структурно-функциональной диссимметрии растений (левизна-правизне).

Использованный подход усилил эвристическое значение исследований как диссимметрии, так и биоэлектrogenеза, в частности, способствовал идентификации геометрии, точнее стереометрии энерго-информационного канала у растений (на примере прорастающих семян показана левоспиральность и правоспиральность их биоэлектрических полей).

Кроме того, феномен электрофизиологической стереополярности при разных вариантах ее индукции позволяет говорить о матричном принципе ее формирования, а ее структуросозидающее (морфогенетическое) значение – о ее функции как некоего энерго-информационного "образа" растения.

Дополнение стационарной электрической карты растения ее кинетическим аспектом – электрофизиологическими осцилляциями – привело к развитию представления о растении как ансамбле нелинейных связанных между собой осцилляторов. Удалось частично идентифицировать спектр таких осцилляторов по критерию резонансной частоты колебаний биопотенциала, индуцированных внешним фактором.

С этих позиций постулируется, что свойственное растению состояние постоянного возбуждения, по-видимому, обеспечивается его постоянной осцилляторной активностью – эндогенной или вынужденной, а наблюдаемая в эксперименте стационарность потенциала у растений в нормальных условиях является результатом суперпозиции элементарных электрофизиологических осцилляторов.

При такой интерпретации пространственную организацию биопотенциалов растительного организма можно тесно увязать с его временной организацией.

Использованный подход к целому растению как системе осцилляторов оказался перспективным и для ценотического уровня, где осцилляторами являются растения, входящие в ценоз. Разработанные представления позволяют по новому подойти к решению сложного вопроса конкурентоспособности растений и оценить ее по степени синхронизации динамических (электрофизиологических и морфофизиологических) параметров растений ценоза.

Поскольку эндогенная ритмика потенциалов растений запрограммирована генетически, по-видимому, необходимо функцию генов, ответственных за какой-либо признак или признаки, рассматривать с точки зрения работы электрофизиологического осциллятора с определенным набором частот или структурный ген одновременно представлять и как своеобразный "волновой" ген, что согласуется с гипотезой волновой функции генной активности [32-34].

Динамизм растительного биоэлектrogenеза – следствие функционирования электрофизических систем (медленной и быстрой) регуляции организма и передачи информации между организмами [31]. Эти системы впервые идентифицированы в "чистом" виде – без примеси водно-ионного потока, считавшегося до сих пор неперменной компонентой электрического сигнала. Медленная система реализуется через квазистационарное биоэлектрическое поле, быстрая – через переменное биоэлектрическое поле. Регистрируемые при этом потенциалы (стационарные, действия, вариационные, градуальные) – скаляры указанных полей.

Получены новые факты, расширяющие представления о функциональных возможностях электрофизиологической регуляции: показана их причастность к важнейшей для жизнедеятельности растений проблеме связи процессов углеродного и минерального питания, к индикации неспецифического фактора – γ -излучения.

Впервые показан экспериментально еще один путь осуществления надежного взаимодействия между пространственно разобченными частями растения и фитоценоза – посредством распространяющихся эндогенных и вынужденных колебаний биопотенциалов. Синхронность колебаний по всей линии связи – от передатчика до приемника – свидетельствует о чрезвычайно высокой скорости передачи информации между ними. Кроме того, согласно теории колебаний, между взаимодействующими осцилляторами происходит и обмен энергией.

Состояние тотального синхронного электрического возбуждения растения, индуцированного локальным внешним фактором, ковариантно электрическому состоянию растения в нормальных условиях, определяемому работой "биологических часов". С такой точки зрения обобщенное биоэлектрическое поле растения (и ценоза) играет роль мгновенного синхронизатора событий, о чем еще в 1953 году высказали смелую догадку Розен и Лунд [35].

В свете вышеизложенного становится обоснованной правомочность использования стационарных потенциалов для тестирования ростовой активности и продуктивности растений, а также для тестирования экологической устойчивости растений. Становится также логически оправданным прием электрического управления адаптивным потенциалом растений путем имитации, коррекции и оптимизации их электрофизиологических параметров.

Резюмируя, можно сказать, что становление, поддержание и совершенствование пространственно-временной организации поверхностных биоэлектрических потенциалов растительного организма обеспечивается за счет электрофизиологических систем регуляции, осуществляющих в организме функции передачи вещества, энергии и информации, в том числе и о стереоспецифической структуре растительного организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Маслоброд С.Н.* Электрофизиологическая полярность растений. Кишинев, 1973.
2. *Маслоброд С.Н., Лысиков В.Н., Духовный А.И., Олоер Ф.Г.* Электрофизиология кукурузы. Кишинев, 1978.
3. *Опритов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г.* Биоэлектрогенез у высших растений. М., 1991.
4. *Протасов В.В., Сердюк О.А.* Биолетрические поля: источники, характер, назначение // *Успехи современной биологии.* 1982. Т.93. В. 12. С. 270–286.
5. *Жученко А.А.* Адаптивный потенциал культурных растений (экологические основы). Кишинев, 1988.
6. *Маслоброд С.Н.* Пространственно-временная организация поверхностных биоэлектрических потенциалов растительного организма. I. Электрофизиологическая стереополярность растительного организма // *Электронная обработка материалов.* 1999. № 6. С. 49–64.
7. Предпосевное γ -облучение семян сельскохозяйственных растений. Под ред. *А.И. Кузина, Д.А. Каушанского.* М., 1974.
8. *Краснобаев Е.Н., Маслоброд С.Н.* Влияние диссимметрии семян кукурузы на характер дозовой кривой выхода γ -индуцированных свободных радикалов // *Радиобиология.* 1979. Т. 19. № 3. С. 451–455.
9. *Девятков Н.Д., Лысиков В.Н., Маслоброд С.Н., Макеева Н.С., Боярских Г.В.* Исследование лазерного излучения как фактора, изменяющего электрическое состояние растений. В сб: *Проблемы фотоэнергетики растений.* Кишинев, 1975. В. 3. С. 142–158.
10. *Балденкова С.И., Маслоброд С.Н., Мустафаев Т.Г.* Оценка линий кукурузы с различной жаростойкостью по биоэлектрической реакции проростков // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии.* 1989. В. 5. С. 88–95.
11. *Генкель П.А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М., 1982.
12. *Гунар И.И., Паничкин Л.А., Маслов А.П.* Биоэлектрическая ответная реакция проростков кукурузы // *ДАН СССР.* 1990. Т. 195. С. 186–188.
13. *Тхаканов А.К.* Зависимость биоэлектрических потенциалов от понижающейся температуры корней // *Физиология растений.* 1972. Т. 19. № 6. С. 1211–1214.

14. *Маслоброд С.Н., Пирожок Е.Ф., Лыиков В.Н.* Электрофизиологическая характеристика линий и гибридов кукурузы с различной холодостойкостью // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1989. В. 4. С. 76–86.
15. *Шабала С.Н., Маслоброд С.Н.* Экспресс-методы оценки устойчивости растений на загущение // Кукуруза и сорго. 1991. № 5. С. 32–34.
16. *Шабала С.Н., Маслоброд С.Н.* Некоторые биофизические особенности функционирования фитопленоза. В сб: Биоэлектрогенез и транспортные процессы у растений. Нижний Новгород, 1991. С. 58–65.
17. *Маслоброд С.Н.* Динамика формирования функциональной и структурной целостности фитопленоза (на примере группы проростков кукурузы). В сб: Lucrarilor congresului al VII-lea (Jubilar) a Societatii stiintifice a geneticienilor din Republica Moldova. 1988. P. 96–98.
18. *Маслоброд С.Н.* Пространственно-временная организация поверхностных биоэлектрических потенциалов растительного организма. II. Электрофизиологическая ритмическая активность растительного организма // Электронная обработка материалов. 1999. № 6. С. 49–64.
19. *Кузнецова И.И., Маслоброд С.Н., Кравченко А.Н.* Сравнительное изучение электрической реакции проростков некоторых форм кукурузы и томатов при температурном воздействии // Известия АН МССР, серия биол. и хим. наук. 1984. № 6. С. 68–70.
20. *Маслоброд С.Н., Кузнецова И.И., Пирожок Е.Ф., Балденкова С.И.* Оценка стрессоустойчивости генотипов кукурузы и томатов с помощью динамических параметров целого растения. В сб: Применение проблемно-ориентированных информационно-измерительных комплексов в эколого-генетических исследованиях. Кишинев, 1986. С. 19–21.
21. *Маслоброд С.Н., Беженарь Я.В., Присяжная В.Г.* Электрофизиологическое изучение мутантов кукурузы с различной комбинационной способностью. В сб: Количественные признаки мутантов кукурузы. Кишинев, 1975. С. 3–6.
22. *Бочарникова Н.И., Козлова В.М.* Мутантные формы томатов: каталог. Кишинев, 1992.
23. *Каменская К.И., Третьяков Н.Н., Шогенов Ю.Х., Третьяков Н.Н.* Функциональная роль градиентов потенциалов в растениях. В сб: Электрофизиологические методы в изучении функционального состояния растений. М., 1988. С. 3–14.
24. *Каменская К.И., Третьяков Н.Н., Шогенов Ю.Х.* О роли биоэлектрической полярности в жизнедеятельности растений кукурузы в условиях гипоработации // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1986. В. 6. С. 118–121.
25. *Мустафаев Т.Г., Маслоброд С.Н., Воронцов В.И., Боагэ М.И., Бочарникова Н.И.* Слабый электрический ток как фактор стимуляции процессов минерального питания и роста растения // Физиология и биохимия культурных растений. 1991. Т. 23. № 6. С. 534–542.
26. Микроэлементы. Поступление, транспорт, физиологические функции в растениях. Киев, 1987.
27. *Медведев С.С.* Физиологические основы полярности растений. Санкт-Петербург, 1996.
28. *Медведев С.С.* Электрофизиология растений. Санкт-Петербург, 1998.
29. *Шабала С.Н., Маслоброд С.Н.* Частотные характеристики вынужденных колебаний биопотенциалов растений. В сб: Биоэлектрогенез и мембранный транспорт у растений. Горький, 1989. С. 78–83.
30. *Шабала С.Н., Маслоброд С.Н., Жакотэ А.Г.* Влияние периодического светового воздействия на резонансной частоте колебаний биопотенциалов на рост и развитие растений // Физиология и биохимия культурных растений. 1989. Т. 21. № 1. С. 27–31.
31. *Маслоброд С.Н.* Пространственно-временная организация поверхностных биоэлектрических потенциалов растительного организма. III. Системы электрофизиологической регуляции // Электронная обработка материалов. 2000. № 2. С. 56–67.
32. *Чиркова Э.Н.* Волновая природа регуляции генной активности. Живая клетка как фотонная вычислительная машина // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. № 6. С. 659–678.
33. *Гаряев П.П.* Волновой генетический код. М., 1997.
34. *Гаряев П.П.* Волновой геном. М., 1994.
35. *Rosene H.F., Lund E.L.* In: Growth and Differentiation in Plant, Ames Iowa. 1953. P. 219–250.

Поступила 05.09.1999

Summary

The present work concludes the study on the electric map of the plant organism in ontogenesis. The applied portion comprised the development electrophysiologic techniques of traits (tomato marker forms), total combining capacity (maize stocks) thermoresistance (maize stocks and hybrids), unspecific ecological resistance (wild, ancestor and cultivated forms of tomato and maize) competing capacity (maize stocks and hybrids). The electrophysiologic express-methods of stimulation modes of presowing treatment of farm plant seeds by physical factors (γ and laser irradiation) are elaborated. The effects of the stimulation of plant growth, development and productivity when a weak electrical current is allowed to pass through the plants according to their native and optimized electrophysiologic polarity, as well as when the plants are exposed to outer periodic factors at the resonancing frequency of the endogenic oscillations of plant bioelectric potentials, have been discovered. The results presented in previous papers regarding the problems of the plant electric map (I-III) are generalised. The identification of the energy-information canal geometry, the evidence of the constant electric activity presence, the matrix principle of the electrophysiologic stereopolarity formation, the presentation of the plant electric map as its energy-information "image" transmitted to a distance and the electrophysiologic oscillator as a "wave gene", the capacity of electric signals to transmit the information about the stereospecific structure of the objects and their other problems have been underlined among the key ones.

И.О. Растимешина

УСТОЙЧИВОСТЬ *STREPTOMYCES CANOSUS* 71 К ВОЗДЕЙСТВИЮ КОМБИНИРОВАННОГО ОБЛУЧЕНИЯ

*Институт микробиологии АН Молдовы,
ул. Академией, 1, Кишинев, Молдова, MD – 2028*

Введение

В последнее время ведется широкий поиск физических и химических факторов, усиливающих реакцию клеток на облучение ионизирующей радиацией [1–3]. Исследование закономерностей модификации радиобиологических реакций важно и в теоретическом аспекте при интерпретации полученных данных и выявлении первичных механизмов действия [4].

Для получения любого типа мутаций необходимо подобрать оптимальную дозу излучения, дающую высокий процент выхода мутантов при относительно высокой выживаемости облучаемого организма. Необходимость выбора оптимальной дозы требует предварительного анализа летального и мутагенного действия излучений. При этом установление зависимости выживаемости и частоты мутаций от дозы излучений дает ценную информацию об организации генетического аппарата клетки, характере действия мутагена и работе репарационной системы клетки [5].

Анализ радиочувствительности бактерий представляет интерес не только потому, что позволяет объяснить механизмы потери или приобретения устойчивости к действию радиации, но и потому, что на его основе могут быть сделаны определенные выводы относительно общности и различий в механизмах действия ультрафиолетовой (УФ) и проникающей радиации [6, 7].

Целью данной работы было изучение устойчивости стрептомицета *Streptomyces canosus* 71 к γ - и УФ- облучению, а также к комбинированному воздействию этих факторов.