3. С позиции рекомендаций ВОЗ воздушная среда в пригороде и в городе Красноярск загрязнена.

1. Ревич Б.А. Мелкодисперсные взвешенные частицы в атмосферном воздухе их воздействие на здоровье жителей мегаполисов / Б.А. Ревич // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - 2018. - Т. 29. - № 2. - С. 53-78.
2. Zou B. Air pollution intervention and life-saving effect in China / B. Zou, J. You, Y. Lin, X. Duan, X. Zhao, X. Fang, M.J. Campen, S. Li // Environ. Int. -2019. - V. 125. - P. 529–541. doi: 10.1016/j.envint.2018.10.045.
3. Mukherjee A. Global Perspective of Fine Particulate Matter Pollution and Its Health Effects / A. Mukherjee, M.A. Agrawal // Rev. Environ. Contam. Toxicol. - 2018. - V. 244. - P. 5-51.
4. Zavoruev V.V. Assessment of the possibility of using CityAir air monitoring station in environmental engineering / V.V. Zavoruev, E.N. Zavorueva, A.A. Kadochnikov, A.V. Tokarev, O.E. Yakubailik // IOP Conf. Ser.: Mater. Sci. Eng. - 2019. - № 537. - P. 062053-1 - 062053-6.
5. Заворуева Е.Н. Неоднородное загрязнение взвешенными частицами приземного слоя атмосферы Октябрьского района г. Красноярска в 2019 году / Е.Н. Заворуева, В.В. Заворусев, А.М. Гарбузов // Тенденции развития науки и образования. - 2020. - № 59-1. - С. 18-22.
6. Zhang J. Indoor air pollution from household fuel combustion in China: A review [C] / J. Zhang, K. R. Smith // The 10th International Conference on Indoor Air Quality and Climate, Beijing. - 2005. - P. 65–83.
7. Bond T.C. Primary particle emissions from residential coal burning: optical properties and size distributions / T.C. Bond, D.S. Covert, J.C. Kramlich, T.V. Larson, R.J. Charlson // J. Geophys. Res. Atmos. - 2002. - № 107. - P. 189–202.
8. Kumar M.K. Use of spatiotemporal characteristics of ambient PM_{2.5} in rural South India to infer local versus regional contributions / M.K. Kumar, V. Sreekanth, M. Salmon, C. Tonne, J.D. Marshall // Environ. Pollut. - 2018. - V. 239. - P. 803–811.

Ибрагимова Н.Н., Гурьянов О.П.

Напряжение в клеточной стенке флоэмного волокна льна приводит к большей структурированности аморфной целлюлозы

*ФГБУН КИББ ФИЦ КазНЦ РАН
(Россия, Казань)*

doi: 10.18411/lj-03-2021-22

idsp: ljjournal-03-2021-22

Аннотация

Стебли растений льна (*Linum usitatissimum* L.) корректируя свое положение в пространстве, приобретают необратимый изгиб, где есть тянущая (верхняя) сторона и противоположная ей (нижняя). В данном исследовании на образцах клеточной стенки (КС) флоэмных волокон с разных сторон стебля растений льна методом SP/MS ¹³C ЯМР показана разная подвижность атомов аморфной целлюлозы, что позволяет предполагать отличие в структурированности аморфной целлюлозы КС волокон, находящихся на разных сторонах стебля поднимающегося растения.

Ключевые слова: клеточная стенка, волокна, целлюлоза, ЯМР

Abstract

Stems of flax plants (*Linum usitatissimum* L.), correcting their position in space, acquire an irreversible bend, where there is a pulling side and the opposite side. In this study using solid state NMR in the cell wall samples of phloem fibers from different sides of the stem of flax plants was showed different mobility of amorphous cellulose atoms, which

suggests a difference in the structure of amorphous cellulose of fibers located on different sides of stem of the rising of plant.

Keywords: fiber cell wall, cellulose, mobility of cellulose, solid-state NMR

В ботаническом понимании растительное волокно – индивидуальная клетка, структурно-функциональный элемент механической ткани – склеренхимы, придающий растительному органу прочность и упругость [1]. Только в волокнах встречается достаточно хорошо охарактеризованный [2] особый желатинозный тип клеточной стенки (КС), формирование которого в ксилемных волокнах часто сопровождает коррекцию положения зрелых органов растения в пространстве. Показано, что в этом случае, такой тип КС формируется в волокнах реакционной древесины на одной из сторон согнутого органа [2]. У покрытосеменных растений такая реакционная (реактивная) древесина называется древесиной натяжения. Хотя термин желатинозный слой (G-слой) часто употребляют для волокон натяжения, все его базовые характеристики полностью приложимы и ко многим другим волокнам, например, флоэмным волокнам многих волокнистых культур (лен, конопля и др.), что позволяет объединить их в одну группу – волокна с клеточной стенкой желатинозного типа, или g- волокна [3]. Ранее показано, что флоэмные волокна на одной из сторон стебля (тянущей, или верхней при подъеме стебля растений льна) во время гравитропического ответа меняют свою морфологию [4]. Это подтверждается и экспрессией генов, кодирующих ферменты КС и целлюлозосинтазы [5,6]. Выявлено, что по сравнению с контрольными растениями в КС волокон тянущей стороны поднимающихся растений льна увеличивается кристалличность целлюлозы [7]. В данном исследовании мы анализируем появившиеся отличия в спектрах ЯМР КС флоэмных волокон не только в сравнении с контрольными растениями, но и разных сторон стебля одних и тех же опытных растений льна в районе изгиба, который формируется при подъеме растения (в ходе гравитропической реакции). Растения находились в фазе быстрого роста, когда с помощью скрепки в районе семядолей были наклонены к почве, на 90° к исходной позиции [6]. Поскольку мы использовали нижнюю часть стебля льна, содержащую волокна на стадии формирования третичной КС, нам удалось получить чистые изолированные волокна флоэмы с утолщенными третичными клеточными стенками для ЯМР-анализа. Подготовка образцов не включала каких-либо сильных химических воздействий и включала промывку волокон флоэмы этанолом, хлороформом и неионным детергентом для удаления липидов и белков, сушки при комнатной температуре до постоянного веса и 20% увлажнение деионизованной водой, что позволили получить чистую КС, обогащенную целлюлозой. Более подробно условия проведения эксперимента описаны в работе [7]. Несмотря на то, что целлюлоза является наиболее распространенным органическим веществом на нашей планете, сложная надмолекулярная структура ее недостаточно исследована. Однако все исследователи солидарны во мнении, что структура целлюлозы имеет как кристаллические, так и аморфные области с разной степенью динамичности составляющих их атомов [8]. Варьирование длительности интервала между импульсами в методе прямой поляризации твердофазного ЯМР (SP MAS ^{13}C ЯМР) позволяет оценить динамику атомов в структуре молекулы целлюлозы КС флоэмных волокон льна [9]. Уменьшая время между импульсами можно гасить сигналы кристаллической целлюлозы (интенсивные в CP MAS ^{13}C NMR [7] и тем самым усиливать сигналы от менее структурированных областей целлюлозы. Увеличение же времени между импульсами усиливает сигналы от более структурированных участков

целлюлозы. Таким образом, возможно получить информацию об изменениях в структуре целлюлозы при деформации клеточной стенки растения. В данном исследовании были выявлены некоторые спектральные отличия, проявляющиеся в отношениях интенсивностей пиков внутри спектров между образцами тянущей (верхней) и противоположной ей (нижней) сторонами. В наши планы входила, главным образом, оценка изменения мобильности целлюлозы, поэтому мы выбрали как короткое (7сек), так и достаточно длинное (50 сек) времена между импульсами. На рис.1 представлены спектры SP MAS образцов КС, полученных из волокон контрольных растений. Т.к., как указано выше, нас интересовали глюканы (основные представители - целлюлоза и ксилоглюкан), то основное внимание было сосредоточено на области С4 (ядра глюкозы), которая почти не перекрывается сигналами от других ядер. На рис.2 представлена часть спектра с увеличением в области С4 в том числе, для КС флоэмных волокон контрольных и одних и тех же опытных растений, но взятых с разных сторон стебля: тянущей и противоположной ей при времени между импульсами 7 сек, когда солидная часть структурированной целлюлозы не проявляет себя на спектре. Соотношение пиков, принадлежащих С4 (внутренней (i) и поверхностной (s) целлюлозе, главным образом, принципиально поменялось в сравнении со спектрами, полученными методом CP MAS ^{13}C NMR [7], где внутренняя (ядро кристаллической) целлюлоза доминирует над поверхностной, что вполне логично. Это нам позволило лучше увидеть, на наш взгляд, некристаллическую, или аморфную целлюлозу. Известно, что аморфная целлюлоза в спектрах, полученных твердофазным ЯМР проявляется обычно в интервале 80-87 ppm в виде широкого пика, перекрывающего почти всю С4-область [10]. Как представлено на рисунке 2, полученные спектры образцов отличаются: морфология спектров в области С4 предполагает присутствие слабо упорядоченной целлюлозы в контроле, а еще больше – в образце КС, полученном с противоположной стороны стебля (обозначено пунктиром) и практическое отсутствие такой целлюлозы в образцах с тянущей стороны. Однако картина меняется на спектрах, полученных при 50 сек между импульсами (рис.3), когда успевают релаксировать ядра большей части целлюлозы (кристаллической в том числе), и наблюдаем выравнивание проявления аморфной целлюлозы в образцах (показано пунктирной линией), но с неявным доминированием таковой уже в образце КС волокон тянущей стороны. Это косвенно говорит о повышении структурированности аморфной целлюлозы в КС флоэмных волокон тянущей стороны стебля поднимающихся растений льна, что согласуется с ослаблением экстракции с помощью ТФУ аморфной целлюлозы в таких образцах [7]. Такое возможно, на наш взгляд из-за потери воды в КС и утончении ее [4]. Т.о., мы начинаем видеть некоторые отличия в слабоструктурированной целлюлозе КС флоэмных волокон поднимающихся растений льна при фракционировании целлюлозы по динамичности. Нужно отметить, что мы не можем исключить вклад в обсуждаемую мобильность и связующих глюканов, но при данных условиях проведения эксперимента, на наш взгляд, он будет не определяющим, к тому же, как показал моносахаридный анализ, вклад их в КС менее 10% [7]. Клеточная стенка растения представляет собой сложную структуру, состоящую из полисахаридной сети. Однако реорганизация клеточной стенки во время различных физиологических реакций растений до сих пор слабо охарактеризована. Полученные нами данные, свидетельствующие о повышении структурированности аморфной целлюлозы в G-волокнах интересны не только с точки зрения фундаментальной науки, но и прикладной, т.к. эти изменения можно увязать с экспрессией конкретных генов и

выявлением белков, играющих ключевую роль в улучшении качества растительных волокон.

Рис.1. Спектры, полученные методом SP/MAS ^{13}C ЯМР с различной длительностью между импульсами (А – 7 сек, В – 50 сек) целлюлозы волокон контрольных растений льна.

Рис.2. Фрагмент спектра SP/MAS ^{13}C ЯМР целлюлозы, полученный при длительности между импульсами 7 секунд, контрольных и опытных (противоположная и тянущая сторона) образцов КС растений; i и s – сигналы внутренней и поверхностной кристаллической целлюлозы, соответственно. Пунктирной линией показана область сигналов аморфной целлюлозы.

Рис. 3. Фрагмент спектра SP/MAS ^{13}C ЯМР целлюлозы с длительностью между импульсами 50 секунд контрольных и опытных (противоположная и тянущая сторона) образцов КС растений. *i, s* – сигналы углерода внутренней и поверхностной кристаллической целлюлозы, соответственно. Пунктирной линией показана область сигналов аморфной целлюлозы.

1. Эзау К. Анатомия семенных растений. В 2 т. М.: Мир, 1980. с. 558.
2. Mellerowicz E.J., Gorshkova T.A. Tensional stress generation in gelatinous fibres: a review and possible mechanism based on cell wall structure and composition // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. № 2. P. 551–565
3. Gorshkova T., Morvan C. Secondary cell-wall assembly in flax phloem fibres: role of galactans // Planta. 2006. V. 223. P.149-158.
4. Ibragimova, N.N.; Ageeva, M.V.; Gorshkova, T.A. Development of gravitropic response: unusual behavior of flax phloem G-fibers. Protoplasma. 2017, 254, 749–762.
5. Gorshkov, O.; Mokshina, N.; Ibragimova, N.; Ageeva, M.; Gogoleva, N.; Gorshkova, T. Phloem fibres as motors of gravitropic behaviour of flax plants: level of transcriptome. Functional Plant Biol. 2017, 45(2), 203-214.
6. Mokshina, N.; Gorshkov, O.; Ibragimova, N.; Pozhvanov, G.; Gorshkova T. Screenplay of flax phloem fiber behavior during gravitropic reaction. Plant Signal. & Behavior 2018, 13(6), 1486144.
7. Ibragimova N., Mokshina N., Ageeva M., Gurjanov O., Mikshina P. Rearrangement of the Cellulose-Enriched Cell Wall in Flax Phloem Fibers over the Course of the Gravitropic Reaction. Int. J. Mol. Sci. 2020, 21, 5322.
8. Иоелович М.Я., Модели надмолекулярной структуры и свойства целлюлозы. Высокомолекулярные соединения, Сер.А, 2016, 58 (6), 604-624.
9. Vietor, R.J.; Newman, R.H.; Ha, M.A.; Apperley, D.C.; Jarvis, M.C. Conformational features of crystal-surface cellulose from higher plants. Plant J. 2002, 30, 721-731
10. Larsson, P.T.; Wickholm, K.; Iversen, T. A CP/MAS ^{13}C NMR investigation of molecular ordering in celluloses. Carbohydr. Res. 1997, 302(1), 19-25.

Лин Э.Э.

Кластерная модель образования эритроцитов из малых зародышей

Российский Федеральный Ядерный Центр
(Россия, Саров)

doi: 10.18411/lj-03-2021-23

idsp: ljjournal-03-2021-23

Аннотация

В дополнении к известным представлениям об образовании эритроцитов в костном мозге позвоночных путем деления более крупных биологических мезообъектов – эритробластов, в данной работе предложена кластерная модель образования эритроцитов из малых зародышей – молекул аминокислот глутамата и