

**Подсекция:**  
**БИОХИМИЧЕСКАЯ**  
**И МЕДИЦИНСКАЯ ФИЗИКА**

Сопредседатели  
профессор В.А.Твердислов, профессор Г.П.Петрова,  
профессор А.К.Кукушкин

## ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ РАСТВОРОВ АЛЬБУМИНА И ГАММА-ГЛОБУЛИНА, СОДЕРЖАЩИХ ИОНЫ СВИНЦА И КАЛИЯ

Мл.науч.сотр. *Сокол Н.В.*, профессор *Петрова Г.П.*, студент *Мионов А.А.*

### **Введение**

Применение флуоресцентных методов для исследования белковых растворов позволяет глубже разобраться в процессах, происходящих при попадании в кровь живых организмов солей металлов. Помимо этого, флуоресцентные методы могут быть с успехом использованы для мониторинга окружающей среды.

В основе метода поляризации флуоресценции лежит исследование вращательной подвижности молекул в растворах. Вращательная подвижность частиц в растворах при добавлении токсичных ионов будет изменяться при образовании белковых структур – нанокластеров.

Среди всех загрязняющих окружающую среду веществ выделяется особая группа — ионы металлов. Главной причиной этих загрязнений можно считать колоссальное потребление и переработка минеральных ресурсов, являющихся источником металлов необходимых для производства.

Из всех вредных и токсичных веществ, регулярно попадающих в организм человека, 70% поступает из пищи, 20% — из воздуха, 10% — из воды. Металлы могут попадать из воздуха в виде мельчайших частичек, образующихся при сгорании угля, нефти, торфа и другого горючего, а также из дымов и выбросов плавильных печей и различных производств, связанных с обработкой металлов.

Кроме того, в атмосфере находятся образовавшиеся летучие металлоорганические соединения в виде паров. Один из основных источников токсичных загрязнений является автотранспорт. Кроме оксидов азота, углерода и серы автомобили выбрасывают в атмосферу соли свинца.

Свинец — давно известен своим токсичным действием на организм человека. Отравление свинцом проявляется неспецифическими симптомами: вначале повышенная возбудимость и бессонница, позже утомляемость и депрессия. Более поздние симптомы заключаются в расстройстве функции нервной системы и в поражении головного мозга. Свинец, также как и другие тяжелые металлы, кадмий, ртуть, отрицательно влияет на глазную сетчатку и ухудшает зрение.

Калий в живых организмах локализован мобильно, в цельной крови взрослого человека его концентрация 44500 мкМ; отвечает за перенос заряда, участвует в процессах осмотического равновесия.

Помимо основных химических и биофизических механизмов токсичности существуют физические, а именно образование белковых наноструктур в присутствии ионов тяжелых металлов, которое зачастую приво-

дит к аномалиям молекулярного движения заряженных полимеров (при раке и токсикозе), к аномалиям сорбции на поверхности липопротеинов (при раке, процессах старения, радиационных повреждениях). Исследованию обозначенной проблемы посвящена данная работа.

### **Экспериментальный метод**

Метод поляризации флуоресценции, выбранный для изучения процессов агрегации молекул альбумина и гамма-глобулина в присутствии ионов тяжелых металлов, наиболее чувствительный среди оптических методов. Порядки концентраций ионов металлов, которые удалось определить в данном исследовании - до  $10^{-10}$  М.

В основе метода лежит определение параллельной и перпендикулярной составляющих интенсивности флуоресценции молекул в растворах, расчет степени поляризации, оценка времени корреляции вращательной подвижности частиц, оценка их молекулярных масс. Исследования спектров флуоресценции проводились на фирменном спектрофлуориметре “Перкин Элмер”, степень поляризации рассчитывалась из значений интенсивности флуоресценции в максимуме спектров испускания при возбуждении на длине волны 360 нм.

### **Результаты**

Исследование спектров возбуждения в УФ диапазоне молекул гамма-глобулина показало, что имеются два максимума, соответствующие, по-видимому, флуоресценции фенилаланина и тирозина. Спектр испускания гамма-глобулина при возбуждении на длине волны  $\lambda = 294$  нм имеет максимум флуоресценции на длине волны  $\lambda = 340$  нм.

Исследование спектров и поляризации флуоресценции растворов белков показало, что взаимодействие ионов калия с молекулами альбумина и гамма-глобулина имеет схожую природу с взаимодействием ионов свинца с этими же белками.

В растворах, содержащих гамма-глобулин, максимум флуоресценции уменьшается при добавлении малых концентраций ионов калия и ионов свинца, обладающих одинаковыми ионными радиусами. Это связано, по всей вероятности, с тушением флуоресценции, возникающем при образовании кластеров.

Времена вращательной подвижности в растворах гамма-глобулина заметно возрастают при добавлении ионов свинца. Это явление можно объяснить образованием наночастиц – белковых кластеров в растворах гамма-глобулина, содержащих ионы свинца. При концентрациях свинца порядка  $10^{-2}$  М размер образовавшихся кластеров на порядок больше размера молекулы белка.

### Литература

1. Лакович Д. Основы флуоресцентной спектроскопии. – М.: Мир, 1986.
2. Левшин Л.В., Салецкий А.М. Оптические методы исследования молекулярных систем. – М.: изд-во Московского университета, 1994.
3. Бриллиантов Н.В., Ревокатов О.П. Молекулярная динамика неупорядоченных сред. – М.: изд-во Московского университета, 1996.

Тезисы доклада основаны на материалах исследований, проведенных при поддержке гранта РФФИ 05-02-17838.

## ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИМЕНЕНИЯ МАГНИТНО-РЕЗОНАНСНОЙ ТОМОГРАФИИ ВСЕГО ТЕЛА

Профессор *Пирогов Ю.А.*, ст.науч.сотр. *Анисимов Н.В.*, студент *Гуляев М.В.*, студентка *Верхоглазова Е.В.*, студентка *Герус М.А.*

В последнее время возрос интерес к получению МРТ-изображений, отображающих внутреннюю структуру всего тела человека на всем протяжении от головы до пяток [1,2]. Это необходимо для ряда диагностических приложений – локализации онкологических патологий, анализа состояния костных структур, визуализации ликворной и кровеносной систем и т.д.

Проблема получения таких изображений в том, что у современных МР-томографов размер однородности магнитного поля не превышает 40-50 см. Поэтому обычно в МРТ получают изображения лишь от отдельных фрагментов тела человека, из которых нельзя получить картину, отображающую цельную структуру тела.

Для получения изображений, отображающих все тело человека, применяют механическое перемещение пациента через зону однородного магнитного поля томографа, в пределах которой производится сканирование. При ступенчатом перемещении размер зоны сканирования задают равным величине перемещения. Изображения, получаемые после каждого этапа перемещения, «склеиваются», что позволяет получить МРТ-изображение, охватывающее полный рост пациента.

Данный способ получения МР-изображений всего тела был реализован нами на 0.5 Тл томографе Tomikon S50 (Bruker). Сканирование производилось по зоне размером 50x20 см с толщиной срезов 0.6-1 см с разрешением 2 мм. Для получения МР-изображений, эмулирующих сканирование всего тела размером от 1.6 до 2 м, требовалось 8-10 сеансов, каждый из которых соответствовал сдвигу платформы с пациентом на 20 см. Общее время сканирования составляло от 10 минут до часа и более в зависимости от требуемого пространственного разрешения.

Мы использовали МР-изображения всего тела в диагностических исследованиях – для уточнения распространения метастазов у онкологического больного, при исследовании структуры позвоночника, для оценки содержания жировой ткани.

МР-изображения всего тела оказались востребованы при **исследовании пациента с онкологическим заболеванием**, проявлениями которого были опухоль забрюшинного пространства с прорастанием в печень и метастатическое поражение печени. Были получены обычные T1- и T2 взвешенные изображения. Однако особенно отчетливо патологические изменения визуализировались на так называемых миелоурографических – сильно взвешенных T2-изображениях.

Проблемой **исследования позвоночника с выраженным сколиозом** является то, что на МР-изображениях плоских срезов позвонки, межпозвоночные диски, участки спинного мозга визуализируются в виде отдельных, сложно интерпретируемых фрагментов. Требуется преобразовать набор изображений так, чтобы результат реконструкции отображал срез, изогнутый по линии, проходящей вдоль позвоночного канала. Для этого удобно использовать аксиальные срезы, где видно соотнесение центров позвонка, диска и позвоночного канала. На аксиальных срезах, полученных с разрешением 2 мм, мы выделяли два взаимно перпендикулярных направления, которые использовали для построения «искривленных» срезов – сагиттального и коронарного, охватывающих позвоночник по всей длине и соотнесенных с траекторией позвоночного канала.

Благодаря такому подходу уточнялась структура позвоночного канала, отдельных позвонков, дисков, их соотнесение друг с другом для любого участка от шейного отдела до копчика.

Важным практическим применением МРТ всего тела является возможность **оценки содержания жира** в теле человека – относительного или абсолютного. Актуальность такого исследования связана с возможным использованием МР-изображений всего тела для мониторинга за его содержанием [3].

Жировая ткань хорошо визуализируется как на T1-, так и на T2-взвешенных изображениях благодаря короткому времени продольной релаксации. Однако наличие в структурах тела сходных по контрасту тканей требует дополнительной их дифференциации. Мы проводили такую дифференциацию путем вычитания двух изображений, одно из которых получалось для обычного режима сканирования, а второе – для того же режима, но с подавлением сигнала от жировой ткани.

Для подавления сигнала от жировой ткани применялось сканирование с применением методики инверсия-восстановление, которая реализовалась путем введения в начало сканирующей импульсной последователь-

ности фрагмента  $180^0$ -TI, где  $TI=T1/\ln 2$ . Хорошее подавление сигналов жировой ткани получалось при  $TI=80$  мс.

После дифференциации и выделения жировой ткани, проводилась сегментация участков с повышенной яркостью для оценки общего объема жировой ткани [4]. Мы искали возможности автоматизации процесса сегментации и объемных вычислений. Удобным средством для этого оказалось применение графического редактора, с помощью которого проводилась частичная коррекция посрезовых изображений, упрощение их контраста и последующий гистограммный анализ. В качестве графического редактора мы использовали находящийся в свободном доступе пакет программ ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

Предварительные результаты проведенных измерений указывают на хорошее соответствие обработанных МРТ-данных известным сведениям о содержании жира в теле человека, что указывает на высокую эффективность примененного подхода.

МРТ всего тела является эффективным методом для реализации структурного подхода к решению диагностических проблем. Этот метод можно рекомендовать как полезное дополнение к обычным методикам, нацеленным на исследования отдельных органов. Метод достаточно прост с точки зрения технического и программного оснащения, и вполне может быть реализован на типовых медицинских томографах. Это позволяет расширить арсенал их диагностических методов и повысить информативность МРТ-исследований.

### Литература

1. *Eustace S, Tello R, DeCarvalho V, et al.* // Am. J. Roentgenol. 1997; 169: 1655–61.
2. *Eustace SJ* // Br. Med J. 2004 June 12; 328(7453): 1387–88.
3. *Thomas EL, Saeed N, Hajnal JV, et al.* // J Appl Physiol. 1998; 85:1778-85.
4. *Brennan DD, Whelan PF, et al.* // Am. J. Roentgenol., Aug. 1, 2005; 185 (2): 418-23.

## ОЦЕНКА ВКЛАДА ФОТОНЕЙТРОНОВ В ДОЗОВУЮ НАГРУЗКУ НА ПАЦИЕНТА ПРИ ЛУЧЕВОЙ ТЕРАПИИ

Мл.науч.сотр. *Белоусов А.В.*, зав.кафедрой *Черняев А.П.*

Прохождение фотонов и электронов через биологические объекты сопровождается образованием множества вторичных частиц. Среди них преобладают легкие заряженные частицы (электроны, позитроны) и фотоны, а тяжелые заряженные и нейтральные частицы (протоны, альфа-частицы, ядра отдачи, нейтроны и т.д.) образуются значительно реже. По

этой причине в большинстве действующих систем планирования учитываются только вторичные электроны, позитроны и фотоны. Однако такой подход не слишком оправдан, тяжелые вторичные частицы обладают высоким коэффициентом ОБЭ и, хотя их вклад в поглощенную дозу невелик, вклад в эффективную дозу может быть существенно выше. Вторичные нейтроны приводят к некоторому увеличению дозы, а также размеров области, в которой можно ожидать последствий облучения. В связи с этим, требуется оценивать верхний предел поглощенной дозы, создаваемой нейтронами в ткани

Обозначим через  $\psi$  – угол рассеяния в системе центра инерции,  $A$  – массовое число для ядер мишени, тогда энергия рассеянного нейтрона после упругого столкновения будет равна

$$E = E_0 \frac{A^2 + 2A \cos \psi + 1}{(A+1)^2}, \text{ где } E_0 \text{ – энергия налетающего нейтрона. Таким}$$

образом спектр рассеянных нейтронов ограничен сверху  $E_0$ , а снизу вели-

чиной  $\alpha E_0 = \frac{(A-1)^2}{(A+1)^2} E_0$ . Плотность вероятности рассеяния на угол  $\psi$  в

СЦИ  $P(\psi) d\psi = \frac{1}{2} \sin \psi d\psi$ , отсюда видно, что распределение по энергиям не

зависит от  $E$  и энергия нейтронов после упругого рассеяния с одинаковой вероятностью лежит в интервале  $(\alpha E_0, E_0) \frac{1}{n}$ . Среднее значение энергии

рассеянного нейтрона  $\bar{E}_n$  с начальной энергией  $E_0$ :

$$\bar{E}_n = \int_{\alpha E_0}^{E_0} EP(E) dE = \frac{(1+\alpha)}{2} E_0.$$

Роль упругого рассеяния в процессе замедления нейтронов обычно определяют через среднее значение логарифма отношений энергий до и

после столкновения:  $\xi = \ln \frac{E_0}{E} = \frac{\int_{\alpha E_0}^{E_0} \ln \frac{E_0}{E} P(E) dE}{\int_{\alpha E_0}^{E_0} EP(E) dE} = 1 + \frac{\alpha}{1+\alpha} \ln \alpha$ . Среднее

число соударений для замедления нейтронов от начальной энергии  $E_0$  до

интересующего значения  $E$  равно:  $k = \frac{1}{\xi} \ln \frac{E_0}{E}$ .

Ограничимся рассмотрением рассеяния нейтронов только на атомах водорода, это можно сделать по двум причинам: во-первых, наибольшее число атомов в биологической ткани это атомы водорода, во-вторых, на

атомах водорода (как на наиболее легких) рассеивается большая часть энергии нейтронов. Связь между углами рассеяния в СЦИ ( $\psi$ ) и в ЛСК ( $\vartheta$ )

дается выражением:  $tg\vartheta = \frac{M \sin\psi}{m + M \cos\psi}$ . Что для водорода приводит к про-

стому соотношению:  $tg\vartheta = \frac{\sin\psi}{1 + \cos\psi}$ . Поскольку средний угол в СЦИ есть

$\pi/2$ , то средний угол в ЛСК –  $\pi/4$  и из соображений симметрии следует, что в столкновении нейтрон в среднем теряет половину своей энергии.

В первом приближении вместо образовавшихся фотонейтронов будем рассматривать нейтрон, обладающий средней энергией фотонейтронов  $E_0$ . Можно полагать, что после прохождения в веществе расстояния равно-

го длине свободного пробега  $l(E_n) = \frac{1}{n\sigma(E_n)}$  нейтрон испытает один акт

рассеяния, и его энергия станет равняться  $E'_n = \frac{1+\alpha}{2} E_n$ . Определяем новую

длину свободного пробега, энергию нейтрона после второго акта упругого рассеяния. Данная операция продолжается до тех пор, пока нейтроны не замедлятся до некоторой, наперед заданной, энергии (в нашем случае 1 эВ). Расчеты показывают, что нейтроны с энергией до 10 МэВ оставляют всю свою энергию в теле человека.

При прохождении пути  $x$  вероятность взаимодействия фотонов с веществом определяется как  $(1 - e^{-\mu(E)x})$ . Таким образом, вероятность об-

разования фотонейтрона одним фотоном энергии  $E_\gamma$ :  $(1 - e^{-\mu(E_\gamma)x})m(E_\gamma)$ , где  $m(E_\gamma)$  – вклад фотонейтронных реакций в общее сечение взаимодействия фотонов с веществом.

Так при энергии фотонов 15 МэВ,  $m = 0,009$ ,  $\mu \approx 2 \cdot 10^{-2} \text{ см}^{-1}$ , в качестве расстояния,ходимым фотонами, возьмем  $x = 15 \text{ см}$ , таким образом, вероятность образовать фотонейтрон есть  $(1 - e^{-2 \cdot 10^{-2} \text{ см}^{-1} \times 15 \text{ см}}) \times 0,009 = 2,3 \cdot 10^{-3}$ .

Средняя энергия фотонейтронов при энергии фотонов 15 МэВ составляет  $\approx 2$  МэВ, пробег примерно 5 см. То есть вся энергия фотонейтрона выделяется в теле человека. Взяв для оценок поле фотонов в виде пучка круглого сечения радиусом 5 см и протяженность области задетой пучком 40 см, получаем объем, в котором выделяется энергия фотонейтронов  $\approx 12560 \text{ см}^3$ . Таким образом, доза в расчете на 1 фотон есть:

$5,9 \cdot 10^{-15} \frac{\text{Гр}}{\text{фотон}}$ . Аналогичные оценки для фотонов с энергией 30 МэВ:

$m = 0,017$ ;  $\mu \approx 1,71 \cdot 10^{-2} \text{ см}^{-1}$ ;  $(1 - e^{-1,71 \cdot 10^{-2} \text{ см}^{-1} \times 15 \text{ см}}) \times 0,017 = 3,8 \cdot 10^{-3}$ . Средняя энергия фотонейтронов 12 МэВ, вся она остается в теле человека (пробег  $\approx 12$  см). Доза в расчете на один фотон есть: занятый пучком и продуктами фотоядерных реакций объем –  $40\pi(12 + 5)^2 \text{ см}^3 = 36300 \text{ см}^3$ . Доза на фотон:  $\frac{3,8 \cdot 10^{-3} \times 12 \cdot 10^6 \times 1,6 \cdot 10^{-19} \text{ Дж}}{3,63 \cdot 10^{-2} \text{ м}^3 \times 10^3 \text{ кг/м}^3} = 5,8 \cdot 10^{-15} \frac{\text{Гр}}{\text{фотон}}$ . Как видно из

приведенных оценок доза в расчете на один фотон слабо зависит от размеров и энергии пучка. Нормировка на число частиц падающего пучка позволяет оценивать дозы от пучков фотонов различных сечений и энергий.

Оценки показывают, что интегральная дозовая нагрузка от фотонейтронов, для диапазона энергий используемых в лучевой терапии, составляет порядка  $10^{-5}$  Гр. Подобные оценки для электронов проведенные в предположении что электроядерные реакции протекают путем взаимодействия виртуального фотона, показывают что интегральная доза ниже примерно в 2-2.5 раза для того же диапазона энергий.

## ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МОДЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ В ШИРОКОМ ДИАПАЗОНЕ ВРЕМЁН

Профессор *Кукушкин А.К.*, аспирант *Киржанов Д.В.*

Для того, чтобы обеспечить возможность рассмотрения в рамках единой модели как быстрых, так и медленных физико-химических реакций рассматриваемого процесса, модель [1] была доработана для обеспечения возможности рассмотрения быстрых процессов. Такое рассмотрение затруднено вследствие существенного различия констант скоростей перечисленных процессов [2]. Задача описания столь существенно различающихся по скоростям процессов решена путём использования двух систем уравнений. Система уравнений (1) записана для элементарных реакций и пригодна для теоретического исследования как быстрых, так и медленных процессов. Вследствие использования в ней существенно различных констант скоростей реакций её использование затруднительно на временах более 1 мкс. Для исследования более медленных процессов используется система уравнений (2) с малыми параметрами [1], содержащая помимо 11 дифференциальных и алгебраические уравнения. Схема процессов, учитываемых в разработанной математической модели, приведена на рис. 1.



вляется химическое связывание молекул  $\text{CO}_2$  воздуха с существующими органическими соединениями.

Модель учитывает существование двух фотосистем, каждая из которых состоит из реакционных центров и антенного комплекса; цепи переноса электронов из 3 переносчиков Q, U и F. Пентозофосфатный цикл описан пятью реакциями. Переменные  $X_1$  и  $X_5$  соответствуют числу возбуждённых пигментов антенного комплекса, переменные  $X_2$  и  $X_6$  — числу возбуждённых реакционных центров, переменные  $X_3$  и  $X_7$  — числу окисленных реакционных центров фотосистем 2 и 1 соответственно. Переменные  $X_4$ ,  $X_9$  и  $X_8$  соответствуют числу окисленных переносчиков Q, U и F.

Уравнения взаимных превращений компонентов  $X_1$ - $X_{15}$  записаны на основе закона действующих масс. Скорости соответствующих реакций обозначены на рис.1. С учётом введённых обозначений система дифференциальных уравнений модели без малых параметров для переменных  $X_1$ - $X_{15}$  может быть записана в виде

$$\begin{cases}
 \dot{X}_1 = a_{2f}(M_2 - X_1) - a_{2b}X_1 + g_{2b}X_2(M_2 - X_1) - g_{2f}X_1(N_2 - X_2 - X_3) + \\
 + s_{12}X_5(M_2 - X_1) - s_{21}(M_1 - X_5)X_1 \\
 \dot{X}_2 = g_{2f}X_1(N_2 - X_2 - X_3) - g_{2b}X_2(M_2 - X_1) - b_{2f}X_2(Q_0 - X_4) + b_{2b}X_3X_4 \\
 \dot{X}_3 = b_{2f}X_2(Q_0 - X_4) - b_{2b}X_3X_4 - wX_3 \\
 \dot{X}_4 = b_{2f}X_2(Q_0 - X_4) - b_{2b}X_3X_4 - r_f(U_0 - X_9)X_4 + r_bX_9(Q_0 - X_4) - p_{ox2}X_4 \\
 \dot{X}_5 = a_{1f}(M_1 - X_5) - a_{1b}X_5 + g_{1b}X_6(M_1 - X_5) - g_{1f}(N_1 - X_6 - X_7)X_5 + \\
 + s_{21}(M_1 - X_5)X_1 - s_{12}X_5(M_2 - X_1) \\
 \dot{X}_6 = g_{1f}(N_1 - X_6 - X_7)X_5 - g_{1b}X_6(M_1 - X_5) - b_{1f}X_6(F_0 - X_8) + b_{1b}X_7X_8 \\
 \dot{X}_7 = b_{1f}X_6(F_0 - X_8) - b_{1b}X_7X_8 - pX_9X_7 \\
 \dot{X}_8 = b_{1f}X_6(F_0 - X_8) - b_{1b}X_7X_8 - p_3X_8(U_0 - X_9) - p_{ox1}X_8 - p_1X_8X_{10} \\
 \dot{X}_9 = r_f(U_0 - X_9)X_4 - r_bX_9(Q_0 - X_4) + p_3X_8(U_0 - X_9) - pX_9X_7 \\
 \dot{X}_{10} = p_{13}X_{14}X_{15} - p_1X_8X_{10} \\
 \dot{X}_{11} = p_1X_8X_{10} - 2p_{10}X_{11}^2 \\
 \dot{X}_{12} = p_{10}X_{11}^2 - p_{11}X_{12}X_{15} \\
 \dot{X}_{13} = p_{11}X_{12}X_{15} - p_{12}P_{CO2}X_{13} \\
 \dot{X}_{14} = 2p_{12}P_{CO2}X_{13} - p_{13}X_{14}X_{15} \\
 \dot{X}_{15} = p_{f2}wX_3(A_0 - X_{15}) + p_{f1}pX_9X_7(A_0 - X_{15}) - p_{11}X_{12}X_{15} - p_{13}X_{14}X_{15}
 \end{cases} \quad (1)$$

В системе (1) помимо скоростей элементарных реакций введены дополнительные параметры:  $M_1$ ,  $M_2$  — число пигментов в антенных комплексах фотосистем 1 и 2;  $N_1$  и  $N_2$  — числа реакционных центров;  $Q_0$ ,  $U_0$ ,  $F_0$  — числа переносчиков Q, U и F;  $A_0$  — сумма молекул АТФ и АДФ;  $p_{\text{CO}_2}$  — концентрация  $\text{CO}_2$ . Указанные величины рассчитываются на 1 реакционный центр. Процедура ввода малого параметра подробно описана в [3]. Проведение аналогичной процедуры над системой (1) приводит к сис-

теме дифференциально-алгебраических уравнений (2) для переменных  $Z_1$ - $Z_{11}$  и  $E_1$ - $E_4$ . Легко вывести соотношения, которые связывают параметры системы уравнений (1) и (2).

$$\left\{ \begin{array}{l} E_1 = \frac{A + C_1 E_2}{B + 10C(1 - Z_1)} \\ E_2 = \frac{AC(1 - Z_1) + (0.1B + C(1 - Z_1))D_{1b} E_0 Z_1 Z_2}{0.1BC_1 + BD_1 E_0(1 - Z_2) + 10D_1 E_0 C(1 - Z_1)(1 - Z_2)} \\ E_3 = \frac{F + F_1 E_4}{G + 10H_0(1 - Z_3)} \\ E_4 = \frac{FH_0(1 - Z_3) + (0.1G + H_0(1 - Z_3))G_{1b} Z_3 Z_4}{0.1F_1 G + GG_1(1 - Z_4) + 10G_1 H_0(1 - Z_3)(1 - Z_4)} \end{array} \right. \quad (2')$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{Z}_1 = 10D_1 E_2 E_0(1 - Z_2) - D_{1b} Z_1 Z_2 E_0 - P_2 Z_1 \\ \dot{Z}_2 = 10D_1 E_2(1 - Z_2) - D_{1b} Z_1 Z_2 - R Z_2(1 - Z_5) + 0.1R_b \frac{U_0}{E_0} Z_5(1 - Z_2) - P_{Ox2} Z_2 \\ \dot{Z}_3 = 10G_1 E_4(1 - Z_4) - G_{1b} Z_3 Z_4 - 0.1P U_0 Z_5 Z_3 \\ \dot{Z}_4 = 10G_1 E_4(1 - Z_4) - G_{1b} Z_3 Z_4 - 0.1P_3 Z_4(1 - Z_5) - P_{Ox1} Z_4 - P_1 Z_4 Z_6 \\ \dot{Z}_5 = (R Z_2 E_0 + 0.1P_3 Z_4) \frac{1}{U_0} (1 - Z_5) - 0.1R_b Z_5(1 - Z_2) - 0.1P Z_5 Z_3 \\ \dot{Z}_6 = P_{13} Z_{10} Z_{11} - P_1 Z_4 Z_6 \\ \dot{Z}_7 = P_1 Z_4 Z_6 - 2P_{10} Z_7^2 \\ \dot{Z}_8 = P_{10} Z_7^2 - P_{11} Z_8 Z_{11} \\ \dot{Z}_9 = P_{11} Z_8 Z_{11} - P_{12} P_{CO2} Z_9 \\ \dot{Z}_{10} = 2P_{12} P_{CO2} Z_9 - P_{13} Z_{10} Z_{11} \\ \dot{Z}_{11} = (P_{\beta 2} P_2 Z_1 + 0.1P_{\beta 1} P U_0 Z_5 Z_3)(A_0 - Z_{11}) - (P_{11} Z_8 - P_{13} Z_{10}) Z_{11} \end{array} \right. \quad (2'')$$

Построена математическая модель фотосинтеза высших растений, позволяющая проводить совместное рассмотрение поглощения света, миграции энергии, «разделения» зарядов с последующим линейным и циклическим транспортом электронов, а так же пентозофосфатного цикла. В разработанной модели исследованы режимы, соответствующие кинетике индукции флуоресценции зелёного листа после темновой адаптации. Найдено соответствие между полученными режимами и некоторыми экспериментальными данными. В модели получена кинетика уменьшения интенсивности флуоресценции фотосистемы 2 после выключения света, состоящая из двух стадий: первая стадия длится около 10нс, вторая стадия длится порядка 2мс.

### Литература

1. Караваев В. А., Кукушкин А. К. Теоретическая модель световых и темновых процессов фотосинтеза: проблема регуляции// Биофизика. — 1993. — т. 38 6. — С. 958-975.

2. Рубин А. Б., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза// Успехи биол. химии. – 2003. – т. 43. – С. 225-266

3. Кукушкин А. К., Тихонов А. Н. Лекции по биофизике фотосинтеза высших растений. – М.: Издательство МГУ, 1988

ПОПЫТКА РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗА ШЕСТИЛУЧЕВЫХ  
ГУБОК ПОДКЛАССА *AMPHIDISCOPHORA*  
(*PORIFERA: HEXACTINELLIDA*)

Ст.науч.сотр. *Меньшенина Л.Л.*

*Класс* Шестилучевые (Стеклянные) губки (около 500 видов) – странные животные со скелетом из двуокиси кремния, чьи трехосные иглы и синцитий отличают их от остальных губок. Комбинация многоядерного синцития и районов расположения отдельных клеток позволяет осуществлять транспорт питательных веществ по всему телу (как у растений) и проводить электрические сигналы.

Они – обитатели глубоководных районов (в основном глубже 300 метров). Их филогенетическая история начинается в позднем протерозое. Форма тела – в виде вазы, трубки или пластинки, которая прямо прикрепляется к субстрату или ее несет на себе длинный стебелек. Вся губка в целом построена из синцитиальной ткани (трабекулярного ретикулума), составляющего все тело губки с расположенными внутри него клеточными компонентами (Leys et al., 2007). Внешняя поверхность трабекулярного ретикулума – дермальная мембрана, внутренняя – атриальная мембрана.

*Amphidiscophora* – группа шестилучевых губок, включающих три современных семейства: Hyalonematidae, Pheronematidae и Monorhaphididae (Systema Porifera, 2002), различающиеся по хоанодермальным спикулам (Ijima, 1927). Родовое же определение основано большей частью на форме тела. Микросклеры *Amphidiscophora* представлены амфидисками. У них нет жесткого скелета из сросшихся спикул, поэтому их палеонтологическая летопись бедна (Mehl, 1992). Невозможно также восстановить их филогенетическую историю с помощью изучения спикул, которые, с одной стороны, довольно однообразны внутри всего таксона *Amphidiscophora*, а с другой – могут изменяться очень существенно внутри вида (Tabachnick, Levi, 1997). Поэтому филогенетические построения могут основываться только на форме тела современных представителей таксона (Reid, 1964).

Предковая форма представляла собой приподнятую с помощью базальных спикул над субстратом чашевидную губку с атриальной полостью, соединенной с внешней средой оскулюмом (Mehl, 1992, Tabachnick, 1991). Такая форма позволяет разделить потоки профильтрованной и нефильтрованной воды и поддерживает пассивную фильтрацию (Vogel, 1974). Обе основные линии амфидискофор – феронематиды-монорафиды и

гиалонематиды – легко выводятся из этой формы, характерной для многих современных видов *Pheronema* (*Pheronematidae*), представленной и среди *Hyalonematidae* (род *Platella*).

Основная тенденция *Pheronematidae* – редукция атриальной полости, возможно из-за большего значения седиментации по сравнению с фильтрацией для глубоководных организмов, живущих на илах со значительным осадконакоплением. В одной из линий через уменьшение глубины атриальной полости формируется шарообразная форма тела с дермальным и атриальным полушариями, которая может вытягиваться в конус с превращением ровной границы между полушариями в сложную волнистую и отделением, в конце концов, участков атриальной поверхности и расположении их по всему телу губки, что у конических губок определяется слабостью фильтрации в нижнем и верхнем конце тела. Таким образом изменение формы тела предковой формы, затруднившее фильтрацию воды сквозь тело губки, вызвало развитие компенсаторных каналов. В дальнейшем филогенетическое развитие привело к возникновению тела в форме колонны. Дермальная и атриальная поверхности стали формировать мозаичную поверхность (род *Semperella*). Более поздние изменения привели к формированию конического тела, где компенсацией стало развитие камер, впячиваний атриальной поверхности с новыми оскулюмами (*S. spinifera*) и появление в ней перегородок. Если участки атриальной поверхности располагаются с одной стороны – получается билатерально-симметричная форма тела рода *Monorhaphis*. Смещение на боковую сторону сплошной атриальной поверхности и уплощение тела (для сокращения пути фильтрации) дает форму тела рода *Polipogon*, тоже билатерально-симметричную. Обе эти формы получаются за счет ассиметричного роста боковой части сферы или трубки (Thompson d'Arcy, 1917).

Морфологического ряда между формами тела *Pheronema* и *Sericolophus* в семействе *Pheronematidae* нет, но они встречаются среди родственных им *Hyalonematidae*. И наконец, форма тела с замкнутой атриальной полостью (*Schulzeviella*) легко выводится из предковой формы – оскулюм исчезает за счет разрастания его краев.

В семействе *Hyalonematidae* прослеживается концентрация базальных спикул в единый пучок. При этом над проксимальной частью этого пучка в атриуме развивается конический выступ (в нем находится растущий конец базальных спикул). Базальные иглы сближаются и скручиваются, обеспечивая лучшую фиксацию тела и крепость пучка и формируя ножку (линия *Platella* – *Hyalonema*). Далее прослеживаются две линии: развитие овального тела с маленьким оскулюмом и высоким, торчащим из него коническим выростом. Дальнейшее развитие связано с появлением перегородок, идущих от краев атриальной полости в этом выросту (*Composocalyx*). Вторая линия приводит к формированию пористой пластинки и связана с уменьшением глубины атриальной полости, так что в

конце концов она оказывается на верхней части тела губки. Дальнейшее развитие этой линии ведет к коническим формам *Hyalonema*, и, в конце концов, аналогично эволюции *Pheronematidae* – формированию конического тела с разбросанными по нему участками атриальной поверхности (род *Lophophysema*). Поскольку при такой форме тела транспорт воды сквозь него затруднен – формируются субдермальные полости, развиваются многочисленные впячивания атриальной поверхности, открывающиеся на верхней части конуса вторичными оскулюмами (*Lophophysema*). У других форм образуются либо субдермальные полости (*Hyalonema*, *Charalonema*), либо впячивания атриальной поверхности (*Hyalonema*). Последняя, впрочем, может быть выведена и из эволюционной линии, связанной с развитием септ атриальной полости.

Общее в эволюции амфидискофор – тенденция к редукции атриальной полости. Прослеживаются параллелизмы в эволюционных линиях, приводящие к появлению аналогичных форм – *Lophophysema* среди *Hyalonematidae* и *Monorhaphis* в эволюционной линии *Pheronematidae* – *Monorhaphididae*. Различие – в появлении симметричных форм у *Pheronematidae* – *Monorhaphididae* и отсутствие их у *Hyalonematidae*.

Часть форм в настоящем исследовании является гипотетической, однако их немного. Оказывается, что амфидискофоры практически полностью реализовали все возможные формы тела, какие только могут быть выведены из предковой формы, кроме тех, что не могут обеспечивать эффективную фильтрацию воды.

### Литература

1. Ijima I. 1927. The Hexactinellida of the Siboga Expedition. Siboga Exp. Rep. Leiden 40, 6: 1-383.
2. Leys S.P., Mackie G.O., Reiswig H.M. 2007. The biology of glass sponges. *Advances in Marine Biology*, 52, 1-145.
3. Mehl D. 1992. Die entwicklung der hexactinellida seit dem Mesozoikum. *Palaobiologie, Phylogenie und Evolutiosokologie*. Berliner geowisseebschaftliche Abhandlungen. E2, 1-164.
4. Reid R.E.H. 1964. A monograph jn the Upper Cretaceous Hexactinellida of Great Britain and Northen Ireland. Part II. Paleontological Society (Monographs), 1963: xlix-cliv.
5. Tabachnick K.R. 1991. Adaptation of the Hexactinellida sponges to deep-sea life. In «Fossil and recent sponges» J. Reitner and H. Keupp eds., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg: 378-386.
6. Tabachnick K.R., Levi C. 1997. Amphidiscophorian Hexasterophora. *Berliner geowisseebschaftliche Abhandlungen* 20, 147-157.
7. Thomson d'Arcy W. 1917. Growth and forms. Cambroge Univ.Press: 1-793.
8. Vogel S. Current-indiced flow throw the sponge *Halichondria*. *Biol. Bull.* p. 443-456.