

УДК 633.88:582+937:581.143.6:581.19+577.155.2:576.861.5

**ВЛИЯНИЕ БИНАЗЫ НА ДИНАМИКУ ОСНОВНЫХ  
МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В КУЛЬТУРЕ ТКАНИ  
*RAUWOLFIA SERPENTINA BENTH***

*С.Н. Неуструева, А.В. Кунин, Н.С. Сиянова, И.В. Жегалова,  
В.Г. Винтер, Г.Н. Марданова*

**Аннотация**

Рибонуклеаза *Bacillus intermedius* (биназа), внесенная при многократном пассировании на поверхность питательной среды в концентрации  $10^{-5}$  мг/мл, вызывала существенные изменения в первичном и вторичном обмене каллусной культуры раувольфии змеиной *Rauwolfia serpentina Benth*, особенно на начальном этапе роста и при старении культуры. В начале культивирования биназа стимулировала процесс деления и дифференцировки клеток, увеличивая их интенсивность и время протекания. Действие биназы в конце пассажа направлено на торможение процессов старения культуры. В этот период биназа заметно снижала рибонуклеазную активность и поддерживала количество белка в каллусе на постоянном уровне. Биназа может применяться для стимулирования биосинтеза суммы индольных, резерпиновых и аймалиновых алкалоидов.

**Введение**

Ранее мы наблюдали стимуляцию рибонуклеазой *Bacillus intermedius* (биназой) роста и накопления аймалиновых алкалоидов в каллусной культуре раувольфии змеиной *Rauwolfia serpentina Benth* [1]. Целью настоящей работы было исследование влияния биназы на динамику основных метаболических процессов в этой культуре, поскольку подобные данные в литературе отсутствуют, а применение биназы перспективно, особенно для стимуляции биосинтеза аймалиновых алкалоидов. Было проведено изучение динамики оводненности тканей, содержания рибонуклеиновых кислот и белка, рибонуклеазной активности, суммы индольных алкалоидов, количества аймалиновых и резерпиновых алкалоидов, фенолов в процессе культивирования с биназой каллуса раувольфии змеиной.

**1. Материал и методы**

Объектом исследования была каллусная культура раувольфии змеиной клеточной линии А. Культура выращивалась при  $+27^{\circ}\text{C}$  в темноте на агаризованной питательной среде [2]. В опытах использовали экзогенную рибонуклеазу *Bacillus intermedius*. Фермент стерилизовали путем фильтрования через бактериальный фильтр Sartorius. При посеве в каждом пассаже на поверхность питательной среды вносили 1 мл раствора, содержащего  $10^{-5}$  мг биназы. Определение основных показателей внутриклеточного метаболизма проводили в 14-м

пассаже культивирования с биназой с периодичностью 10–14 дней. Повторность опытов пятикратная. Полученные экспериментальные данные статистически обработаны.

Количество рибонуклеиновых кислот, белка и рибонуклеазную активность определяли спектрофотометрически по методикам, описанным в «Практическом руководстве по физиологии растений» [3, с. 52–66].

Алкалоиды экстрагировали из высушенного при +56°C каллуса хлороформом в присутствии аммиака. В этом экстракте после удаления хлороформа определяли сумму индольных алкалоидов, количество аймалиновых и резерпиновых алкалоидов.

Количество аймалиновых алкалоидов определяли фотометрическим методом с концентрированной азотной кислотой [4].

Методика определения количества резерпиновых алкалоидов была разработана одним из авторов этой статьи А.В. Куниным, а методики определения суммы индольных алкалоидов и фенолов были им же модифицированы, поэтому остановимся на них подробнее.

Содержание резерпиновых алкалоидов определяли по количеству выделившейся при щелочном гидролизе триметоксигалловой кислоты. Около 90% всего количества алкалоидов группы резерпина составляют резерпин и резерпидин. В отличие от других алкалоидов раувольфии змеиной, они являются эфирами триметоксигалловой кислоты. Из вытяжки, приготовленной как указано выше, в количестве 15–20 мл удаляли под вакуумом хлороформ. К остатку добавляли 5 мл 1 н. спиртового раствора КОН и проводили гидролиз на водяной бане при температуре около +80°C. Было найдено, что для полного гидролиза достаточно 60 мин. Количество триметоксигалловой кислоты, образующейся при омылении, определяли спектрофотометрически при 254 нм с использованием калибровочного графика, для построения которого применяли резерпин фирмы “Sigma”. Предложенный метод анализа позволяет определять содержание резерпиновых алкалоидов в смеси с другими без предварительного разделения.

Общее количество индольных алкалоидов определяли фотокolorиметрически по поглощению нитрозосоединений, образующихся в результате реакции алкалоидов с азотистой кислотой. Предварительно было доказано, что все индольные алкалоиды раувольфии змеиной, которые были разделены с помощью тонкослойной хроматографии, способны образовывать нитрозосоединения, окрашенные в желтый цвет. В реакции применяли нитрозный реактив: 4.2 г нитрита натрия растворяли в 60%-ном этаноле, прибавляли 21 мл 10%-ной соляной кислоты и объем доводили водой до 250 мл. В готовом виде реактив может храниться в темном месте не более суток. Из экстракта, полученного описанным выше образом, отбирали пробы объемом 0.5 мл, из которых удаляли хлороформ испарением в вытяжном шкафу. К сухому остатку добавляли 5 мл нитрозного реактива. Реакцию проводили при температуре 35–40°C в течение 1 ч в темноте. После этого измеряли оптическую плотность при 400 нм. Количество алкалоидов определяли по калибровочному графику, для построения которого использовали суммарный препарат алкалоидов из раувольфии змеиной (производство «Биофарм», г. Казань). При проведении реакции нитрозирования в на-

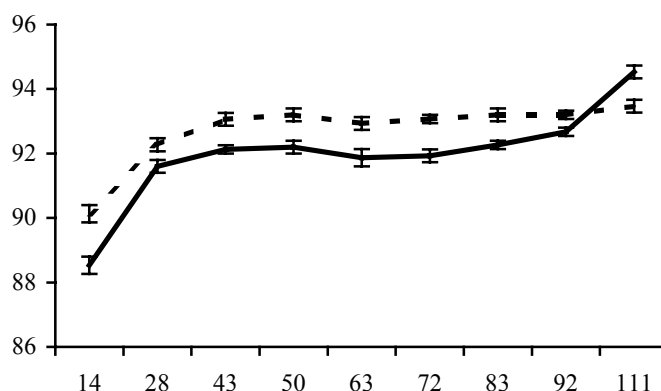


Рис. 1. Влияние биназы на оводненность каллуса *Rauwolfia serpentina*. По оси абсцисс – время культивирования ткани, сут.; по оси ординат – оводненность, % от сырой массы. Сплошная линия – контроль, штриховая линия – вариант с биназой

ших условиях другие вещества, присутствующие в экстракте, определению не мешают, и поэтому предварительной очистки экстракта не требуется. Ошибка определения в данном случае составляет около 3%. Метод чрезвычайно прост и по затратам времени может быть отнесен к экспресс-методам.

Для определения содержания фенольных соединений первоначально использовали обычно применяемую методику, основанную на их взаимодействии с реактивом Фолина (смесь фосфорномолибденовой и фосфорновольфрамовой кислот). Однако полученные результаты имели очень низкие величины. Это, по-видимому, связано с тем, что с реактивом Фолина взаимодействуют фенолы, обладающие восстанавливающими свойствами. В нашем же случае, вероятно, большинство фенолов при сушке растительного материала на воздухе окислилось до хинонов, которые реактивом Фолина не определяются. Поэтому был подобран метод, позволяющий определять наряду с фенолами и продукты их окисления, основанный на реакции ароматических соединений с формальдегидом в присутствии серной кислоты в качестве катализатора. Определению фенолов мешают алкалоиды, поэтому они предварительно удалялись хлороформом. Экстракцию фенолов проводили дистиллированной водой при +35°C (15 мл воды на 1 г сухой массы) в течение суток. С помощью 25%-ной трихлоруксусной кислоты осаждали белки. К каждой пробе прибавляли 1 мл 10%-ного раствора формальдегида в ледяной уксусной кислоте и 2.5 мл 60%-ной серной кислоты. Реакция протекала в течение 30 мин. при +90°C. Определение оптической плотности проводили на фотоэлектрочелюститре при 540 нм.

## 2. Результаты и их обсуждение

В наших опытах оводненность каллуса раувольфии змеиной зависела от возраста ткани и наличия в среде биназы (рис. 1).

Как известно, изменение оводненности каллусной ткани может отражать определенные физиологические перестройки, происходящие в культивируемых клетках в различные периоды их роста [5]. Низкие значения оводненности, на-

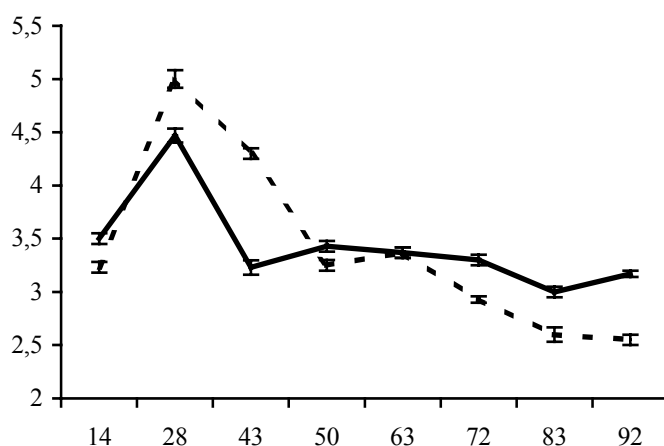


Рис. 2. Влияние биназы на содержание РНК в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – количество РНК, мг/г сухой массы. Остальные обозначения как на рис. 1

блюдаемые в начале пассажа, являются следствием активного деления клеток, которое происходит в эти дни. Наступающие вслед за этим процессы растяжения приводят к повышению вакуолизации клеток и, следовательно, возрастанию в клетках количества воды [6]. Наблюдаемое увеличение оводненности ткани до 43 дней, видимо, объясняется преобладанием в этот период процессов растяжения клеток с сопутствующей вакуолизацией над процессами их деления. Косвенным подтверждением этого могут быть наблюдаемое для каллусной культуры раувольфии змеиной одновременное деление клеток различного уровня плоидности и постоянное наличие вследствие этого в ткани клеток, находящихся в фазе растяжения [7]. Это подтверждают и данные по содержанию рибонуклеиновых кислот и белков (рис. 2, 3).

В первые дни роста каллусной ткани их количество интенсивно возрастало, что также может свидетельствовать об активном делении клеток в этот период. Повышенная оводненность ткани в варианте с биназой, по-видимому, связана с тем, что она стимулирует рост ткани за счет растяжения клеток, подобно действию фитогормонов. Кроме того, повышенное содержание РНК и белков в ткани в присутствии биназы указывает на ее стимулирующее действие в отношении синтеза этих веществ, что ранее было показано на дрожжах [8]. Для более точной оценки соотношения процессов клеточного деления и растяжения на рис. 4 приведена динамика отношения количества РНК к количеству белка в течение пассажа. Параметр РНК/белок является показателем клеточного роста. Его увеличение свидетельствует о делении клеток, а уменьшение, сопровождающееся увеличением содержания белков, – о переходе клеток от деления к росту растяжением [9, с. 5–6]. Анализ изменения этого соотношения показывает, что активное деление клеток культуры раувольфии змеиной происходит до 28 сут. роста, а затем сменяется процессами растяжения.

В варианте с влиянием биназы наблюдали увеличение периода клеточного деления до 43 дней, т. е. биназа стимулировала процесс деления клеток, увеличивая его интенсивность и время протекания. Увеличение содержания РНК на

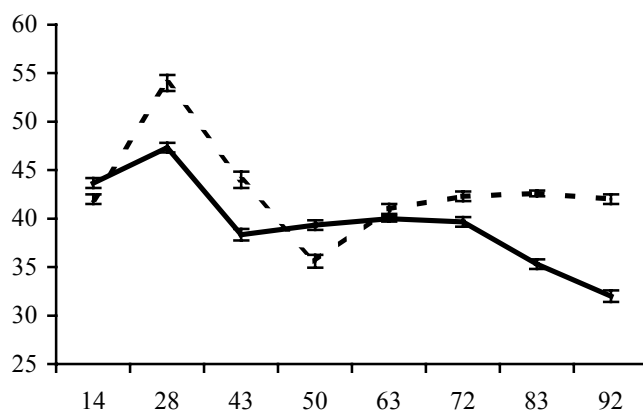


Рис. 3. Влияние биназы на содержание белка в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – количество белка, мг/г сухой массы. Остальные обозначения как на рис. 1

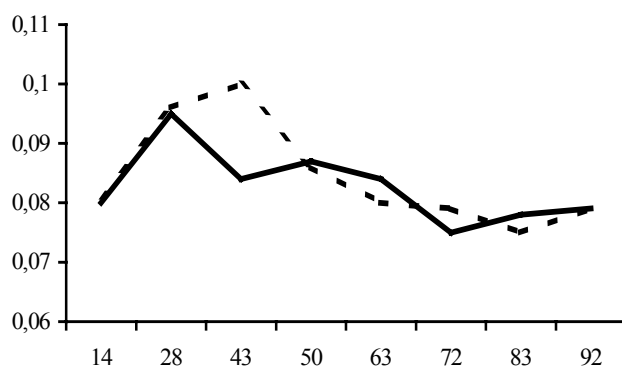


Рис. 4. Влияние биназы на отношение РНК/белок в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – отношение РНК/белок. Остальные обозначения как на рис. 1

начальных стадиях роста является важным признаком идущих в растительной ткани активных процессов клеточной дифференциации [7]. Однако само по себе увеличение содержания РНК не может являться достаточным и достоверным показателем протекания клеточной дифференцировки. В связи с этим мы сравнили характер изменений количества РНК с динамикой рибонуклеазной активности (рис. 5).

Повышение содержания РНК на фоне увеличения уровня рибонуклеазной активности свидетельствует об идущих в клетке активных процессах обновления мРНК, а, значит, и об интенсивном процессе изменения спектра синтезируемых белков. Как известно, именно эти процессы происходят при клеточной дифференциации. Поэтому для оценки состояния этого процесса мы рассматривали оба параметра – содержание РНК и уровень рибонуклеазной активности. Высокий уровень обоих рассмотренных показателей наблюдали в промежутке между 14 и 43 сут. роста. Следовательно, именно в этот период шла наиболее активная дифференцировка клеток. Это подтверждается данными гистохимических исследований культуры ткани раувольфии змеиной линии А [10],

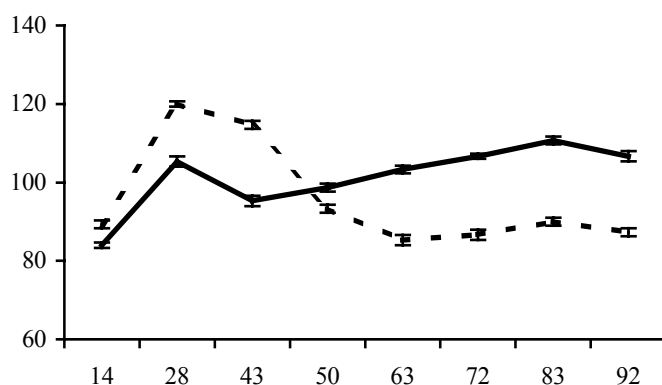


Рис. 5. Влияние биназы на рибонуклеазную активность в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – активность рибонуклеазы, оптическая плотность/мг белка в 1 мин. Остальные обозначения как на рис. 1

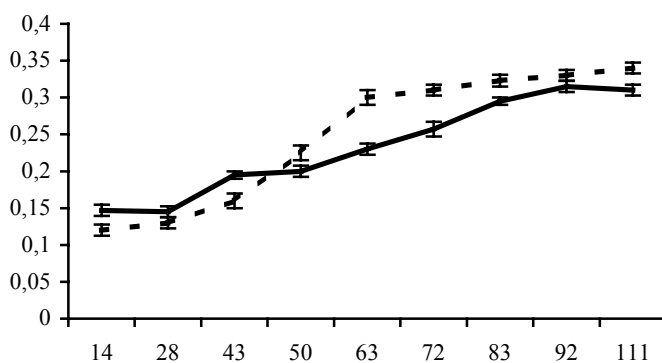


Рис. 6. Влияние биназы на количество фенольных соединений в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – содержание фенольных соединений, оптическая плотность/г сухой массы. Остальные обозначения как на рис. 1

показавшими, что наиболее интенсивный клеточный морфогенез и дифференцировка в ткани наблюдаются в период от 20 до 40 сут. роста. В присутствии биназы значения содержания РНК и уровень рибонуклеазной активности выше контрольных, что свидетельствует об усилении биназой клеточной дифференцировки. Более того, биназа удлиняет период дифференциации клеток по сравнению с контролем, вплоть до 50 сут. роста. Таким образом, на начальных этапах роста культуры и до середины пассажа влияние биназы характеризуется активным стимулирующим действием на процессы клеточного роста.

После 43–50 сут. характер процессов, происходящих в культуре, изменяется. Количество РНК и белков перестает снижаться и стабилизируется на некотором сравнительно постоянном уровне. Это говорит о наступлении стационарной фазы роста. Влияние биназы на показатели первичного обмена в этот период незначительно. Исключением является уровень рибонуклеазной активности. После 50 дней в варианте с внесением биназы этот показатель значительно ниже, чем в контроле. Вероятно, это связано со стимуляцией биназой синтеза фенольных соединений (рис. 6).

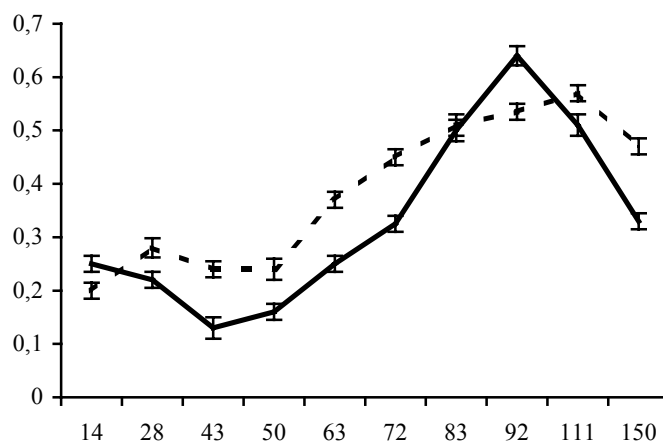


Рис. 7. Влияние биназы на накопление аймалиновых алкалоидов в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – количество аймалиновых алкалоидов, % от сухой массы. Остальные обозначения как на рис. 1

Известно, что многие растительные фенолы являются ингибиторами различных ферментов, в том числе и рибонуклеаз [11]. На рис. 6 показано изменение содержания фенольных соединений в процессе культивирования каллуса раувольфии змеиной. Количество фенолов на протяжении практически всего пассажа стабильно увеличивалось. В контроле интенсивное накопление фенолов наблюдалось после 28-дневного возраста и продолжалось до самого конца культивирования. В присутствии биназы кривая накопления фенольных соединений носила S-образный характер с наиболее активными темпами накопления в период 43–63 дня.

После 60–70 сут. в культуре начинаются процессы старения, характеризующиеся активным накоплением фенольных соединений, снижением содержания РНК и белков. В этот период в клетках наблюдали самый высокий уровень рибонуклеазной активности за весь период роста культуры. Исходя из этого, можно предположить, что снижение уровня РНК в период старения происходит в результате деградации. Падение количества белков в этот период, по всей видимости, является следствием снижения РНК. Определенную роль здесь играет, вероятно, и высокий уровень фенолов, среди которых известны ингибиторы синтеза белка. Действие биназы в этот период значительно. Она заметно снижала рибонуклеазную активность каллуса. Снижение содержания белка в варианте с биназой не происходило, несмотря на высокий уровень фенолов. Известно, что разнообразие фенольных соединений, образующихся в растительной клетке, сочетается с разнообразием их функций [12]. Поэтому можно предположить, что биназа способна изменять соотношение фенолов, имеющих различные физиологические функции. В пользу этого свидетельствует и тот факт, что в контроле после 60 дней наблюдается повышение рибонуклеазной активности, несмотря на увеличение количества фенольных соединений. Так или иначе, действие биназы в конце пассажа направлено на торможение процессов старения культуры. В этой связи биназа сходна с цитокининами – фито-

гормонами, способными останавливать старение растительной ткани [13, с. 138–143].

Мы исследовали влияние биназы и на динамику накопления продуктов вторичного обмена: суммы индольных алкалоидов, аймалиновых и резерпиновых алкалоидов и фенолов.

На рис. 7 изображено изменение содержания аймалиновых алкалоидов по мере роста культуры от 2-недельного до 150-дневного возраста. В контроле в период между 14 и 43 сут. наблюдали некоторое снижение содержания аймалиновых алкалоидов. По мере дальнейшего роста (после 43 дней) их количество увеличивалось и достигало максимального значения к 92 сут., которое составляло 0.67% от сухого веса. После 92 дней в культуре начинается снижение содержания аймалиновых алкалоидов, и к 150 сут. их уже становится почти вдвое меньше (0.37%). В варианте с внесением биназы обнаружена динамика, несколько отличная от контроля. Снижения содержания аймалиновых алкалоидов в период между 14 и 43 днями практически не наблюдали. После 43 сут. также начинается интенсивное накопление алкалоидов, темпы которого после 70 дней снижаются, и график плавно выходит на максимум в 111 дней. Максимальное значение содержания аймалиновых алкалоидов в варианте с биназой составляет 0.53%. Снижение уровня алкалоидов после 111 дней здесь менее интенсивное, чем в контроле.

На рис. 8 показано изменение общего содержания индольных алкалоидов по мере культивирования каллуса раувольфии змеиной. В целом, закономерности, характерные для изменения содержания аймалиновых алкалоидов, наблюдаются и здесь.

Динамика накопления резерпиновых алкалоидов в культуре раувольфии змеиной представлена на рис. 9. Начиная с 14-дневного возраста, количество этих алкалоидов интенсивно растет вплоть до 43 дней.

Затем в контрольном варианте начинается их активное снижение, которое продолжается до 72-дневного возраста, а затем вновь начинается их накопление. В биназном варианте после 43 дней снижения количества алкалоидов практически не происходит. Максимальное содержание резерпиновых алкалоидов составляет в контроле 0.058% от сухого веса, для биназы – 0.072% и приходится на 43 сут.

Темпы накопления алкалоидов в культуре имеют сложный характер, зависящий от возраста культуры, вида алкалоидов и факторов культивирования. С практической точки зрения наиболее интересна динамика изменения содержания алкалоидов группы аймалина. В самом начале пассажа содержание аймалиновых алкалоидов достаточно высокое. Такое значительное количество трудно объяснить биосинтезом алкалоидов *de novo*. По-видимому, этот запас представляет собой остаточное количество алкалоидов, сохранившихся от материнской культуры после пересадки. Обращает на себя внимание последующее снижение уровня аймалиновых алкалоидов, а также общего содержания алкалоидов. Это, очевидно, связано с активно идущими процессами деления и растяжения клеток каллуса на этом этапе роста. Поскольку предшественником биосинтеза алкалоидов раувольфии змеиной является триптофан [14], то можно пред-



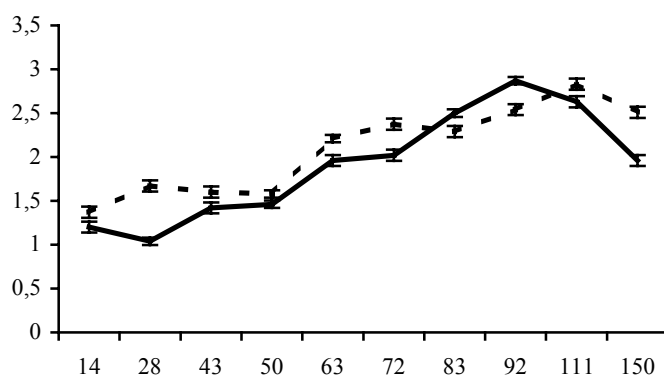


Рис. 8. Влияние биназы на биосинтез индольных алкалоидов в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – сумма индольных алкалоидов, % от сухой массы

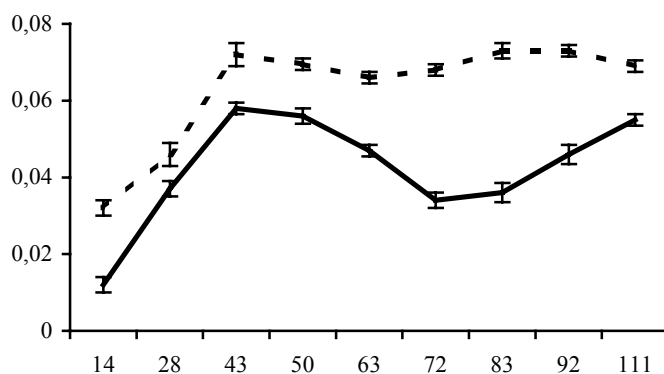


Рис. 9. Влияние биназы на образование резерпиновых алкалоидов в каллусе *Rauwolfia serpentina*. По оси ординат – количество резерпиновых алкалоидов, % от сухой массы

положить, что наблюдаемое в контроле увеличение количества белков в этот период и приводит вследствие конкуренции за общий субстрат к снижению синтеза алкалоидов. Однако нельзя исключить возможности более высокой активности ферментов биodeградации, чем ферментов биосинтеза алкалоидов в это время. Несомненно то, что в начальный период роста культуры для ее клеток более физиологически необходимым является накопление белка, а не алкалоидов. Исключением являются алкалоиды группы резерпина, которые в этот период (14–43 сут.) интенсивно накапливаются. Известно, что некоторые алкалоиды принимают участие в регуляции внутриклеточного метаболизма [15]. Вероятно, функции резерпиновых алкалоидов каким-либо образом связаны с основным обменом (либо регулируют, либо являются его участниками). Стационарная фаза клеточного роста (после 43 сут.) характеризуется активным накоплением алкалоидов. В период между 60 и 90 днями темп накопления аймалиновых алкалоидов составляет около 0.015% в сутки и является наиболее интенсивным за все время культивирования. Период старения в культуре сопровождается достижением максимального значения содержания алкалоидов, а

затем (после 92 дней) снижением их содержания. Вероятно, в этот период процессы деградации начинают преобладать над процессами их синтеза. Характерно, что в это время содержание резерпиновых алкалоидов повышается. Наблюдаемая нами противоположность динамики изменения количества аймалиновых и резерпиновых алкалоидов может свидетельствовать о конкуренции процессов их синтеза за общие предшественники. Однако если такая конкуренция существует, то она не будет определяющим фактором, поскольку количество алкалоидов этих групп отличается на порядок. Более удачным является предположение, что аймалиновые и резерпиновые алкалоиды имеют различные физиологические функции в клетке. Анализируя влияние биназы на вторичный обмен в культуре раувольфии змеиной, необходимо отметить ее одновременное действие на конкурентные процессы. Так, в присутствии биназы не происходит снижения содержания алкалоидов в период активного накопления белков. Это обстоятельство говорит в пользу отсутствия конкуренции за общий субстрат или незначительности ее роли при синтезе алкалоидов и белков. Этот факт согласуется с выводами, полученными при сравнении содержания белков и накопления аймалиновых алкалоидов различными штаммами раувольфии змеиной [7]. Эти авторы предполагают, что образование индольных алкалоидов в культуре клеток изученных штаммов ограничивается не недостатком выработки соответствующих предшественников, а наличием и/или активностью ферментов, катализирующих образование вторичных соединений. Косвенным подтверждением основной роли активности ключевых ферментов биосинтеза алкалоидов в процессах их накопления является тот факт, что ионы кальция, являясь активаторами данных ферментных систем, способны повышать содержание алкалоидов на 70% [16]. Аналогичная картина наблюдается и для пары аймалин-резерпин. Биназа снимает видимую конкуренцию накопления алкалоидов этих двух групп, и теперь при интенсивном накоплении аймалиновых алкалоидов (60–90 сут.) уровень алкалоидов группы резерпина не снижается. Интересно, что биназа тормозит процессы деградации, снижающие количество алкалоидов как в начальный период роста (до 43 сут.), так и в период старения. Если уровень алкалоидов в клетке считать результатом соотношения двух противоположных процессов – биосинтеза и биодеградации, то биназа, несомненно, стимулирует активность ферментов биогенеза алкалоидов. Применение биназы как стимулятора накопления аймалиновых алкалоидов целесообразно при длительности культивирования 60–65 сут. В этом случае наблюдается максимальный эффект стимуляции (52%). Для накопления резерпиновых алкалоидов оптимальное время культивирования 40–45 сут. (эффект стимуляции биназой – 24%), а для суммы индольных алкалоидов – 70 сут. (эффект стимуляции биназой – 24%).

### Выводы

Рибонуклеаза *Bacillus intermedius* (биназа), внесенная при многократном пассировании на поверхность питательной среды в концентрации  $10^{-5}$  мг/мл, вызывала существенные изменения в первичном и вторичном обменах каллусной культуры раувольфии змеиной *Rauwolfia serpentina Benth*, особенно на начальном этапе роста и при старении культуры.

В начале культивирования биназа стимулировала процесс деления и дифференцировки клеток, увеличивая их интенсивность и время протекания.

Действие биназы в конце пассажа направлено на торможение процессов старения культуры. В этот период биназа заметно снижала рибонуклеазную активность и поддерживала количество белка в каллусе на постоянном уровне.

Биназа может применяться для стимулирования биосинтеза суммы индольных, резерпиновых и аймалиновых алкалоидов.

### Summary

*S.N. Neustrueva, A.V. Kunin, N.S. Siyanova, I.V. Zhegalova, V.G. Vinter, G.N. Mardanova.* The binase influence on basic metabolism in tissue culture of *Rauwolfia serpentina Benth.*

The repeated passage of *Rauwolfia* tissues on the nutritious mixture with binase – ribonuclease of *Bacillus intermedius* ( $10^{-5}$  mg/ml) causes essential change of the primary and secondary metabolism. In the beginning of the cultivation binase stimulates of cells' division and differentiation. In the end of the passage binase inhibites the grow old of the culture, which is the result of reducing ribonuclease activity and constant protein level. The usage of binase stimulates the increase of indolyle, reserpine and ajmaline alkaloids content.

### Литература

1. Жегалова И.В., Сиянова Н.С., Неуструева С.Н., Винтер В.Г. Стимуляция рибонуклеазой *Bacillus intermedius* роста и накопления индолиновых алкалоидов в каллусной культуре *Rauwolfia serpentina Benth* // Раст. ресурсы. – 1995. – Т. 31, Вып. 2. – С. 44–49.
2. Воллосович А.Г., Пучинина Т.Н., Листунова Н.А. Оптимизация состава макросолей для культуры ткани *Rauwolfia serpentina Benth.* Сообщение 3 // Раст. ресурсы. – 1982. – Т. 18, Вып. 2. – С. 239–242.
3. Практическое руководство по физиологии растений / Под ред. Ф.Д. Самушова. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1984. – 75 с.
4. Воллосович А.Г., Николаева Л.А., Позднякова Н.Н., Пучинина Т.Н. Метод количественного определения алкалоидов группы индолина в культуре ткани *Rauwolfia serpentina Benth* // Раст. ресурсы. – 1977. – Т. 13, Вып. 1. – С. 127–132.
5. Кузовкина И.Н., Чернышева Т.П., Альтерман И.Е. Характеристика штамма каллусной ткани руты душистой, продуцирующего рутакрион // Физиология растений. – 1979. – Т. 26, Вып. 3. – С. 492–493.
6. Чернышева Т.П., Кузовкина И.Н. Метаболизм 14-С-сахарозы в растущих клетках каллусной ткани руты душистой // Физиология растений. – 1980. – Т. 27, Вып. 6. – С. 1201–1202.
7. Губарь С.И., Алхимова Е.Г., Лазуркевич З.В., Кунах В.А. Содержание нуклеиновых кислот и белков в клеточных штаммах *Rauwolfia serpentina Benth* // Физиология растений. – 1988. – Т. 35, Вып. 1. – С. 113–121.
8. Колтаков А.И., Крылова Н.И., Куприянова Ф.Г. Влияние экзогенной РНКазы на накопление биомассы и эффективность роста дрожжей рода *Candida* // Тез. докл. межреспубл. совещ. «Нуклеазы микроорганизмов и их практическое применение». – Рига, 1989. – С. 51–52.
9. Конарев В.Г. Нуклеиновые кислоты и их роль в обмене веществ растений // Биология нуклеинового обмена у растений. – М., 1964. – С. 5–6.

10. *Городнянская Л.М., Пучинина Т.Н., Волосович А.Г.* Гистохимическое исследование культуры ткани *Rauwolfia serpentina Benth* // Раст. ресурсы. – 1984. – Т. 20, Вып. 2. – С. 218–224.
11. *Запрометов М.Н.* Специализированные функции фенольных соединений в растениях // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, Вып. 6. – С. 921–931.
12. *Запрометов М.Н.* О функциональной роли фенольных соединений в растениях // Физиология растений. – 1992. – Т. 39, Вып. 6. – С. 1197–1207.
13. *Полевой В.В.* Фитогормоны. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. – 248 с.
14. *Stokigt G., Pfitzner A., Keller P.* Enzymatic formation of ajmalin // Tetrahedron Lett. – 1983. – No 24. – P. 2485–2486.
15. *Levitt J., Lovett J.* Alkaloids and antagonisms and allelopath // Biol. Agr. and Hort. – 1985. – No 4 (2). – P. 289–301.
16. *Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Климентьева Н.И.* «Аминокислотный уровень» регуляции метаболизма соединений специализированного обмена и его физиологическая значимость // Тез. докл. V Всесоюзного симпозиума по фенольным соединениям. – Таллин, 1987. – С. 80–82.

Поступила в редакцию  
19.07.05

---

**Неуструева Светлана Николаевна** – кандидат биологических наук, старший преподаватель Казанского государственного университета.

**Сянова Нина Сергеевна** – кандидат биологических наук, доцент кафедры биохимии Казанского государственного университета.

**Винтер Виктор Георгиевич** – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биохимии Казанского государственного университета.

E-mail: [Victor.Vinter@ksu.ru](mailto:Victor.Vinter@ksu.ru)

**Кунин Александр Владимирович** – студент Казанского государственного университета.

**Жегалова Ирина Валентиновна** – младший научный сотрудник лаборатории НИИБ-2 Казанского государственного университета.

**Марданова Гульсина Наилевна** – студент Казанского государственного университета.