

УДК 615.45

ВКЛАД ФОСФОЛИПИДОВ ЯДЕРНОЙ МЕМБРАНЫ В ФОРМИРОВАНИЕ ЭЛЕКТРОКИНЕТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА

© 2016 г. Л.А. Минасбекян*.,# , А.В. Неркарарян*

*Ереванский государственный университет, ул. А. Манукяна, 1, Ереван, 0025, Армения

#E-mail: minlia@ysu.am

Поступила в редакцию 30.11.2019 г.

После доработки 01.05.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Изучен электрокинетический потенциал изолированных клеточных ядер, полученных из проростков семян пшеницы, предварительно облученных неионизирующим электромагнитным излучением крайне высоких частот. Электрокинетический потенциал является важным фактором в протекании многих биологических процессов и, возможно, играет немаловажную роль в формировании ответа биологических организмов на электромагнитные волны. Показано увеличение абсолютных значений электрокинетического потенциала изолированных клеточных ядер проростков пшеницы с -7.7 мВ до -131.6 мВ в градиенте электрического поля под воздействием электромагнитного излучения крайне высоких частот, в диапазоне частот 46.0 – 50.3 ГГц. Выявлены однонаправленные изменения величин электрокинетического потенциала под воздействием подобного излучения, что объясняется нами увеличением разности потенциалов между ядерной мембраной и матриксом ядра. Показано также, что между величинами электрокинетического потенциала изолированных клеточных ядер, обработанных электромагнитным излучением крайне высоких частот в условиях *in vivo* и *in vitro*, имеются резкие различия. Выявлено, что величина изменений значений электрокинетического потенциала ядер, индуцированных воздействием электромагнитного излучения крайне высоких частот в *in vivo* условиях намного превосходит величину электрокинетического потенциала изолированных ядер, обработанных электромагнитным излучением той же частоты в *in vitro* условиях, что подтверждает пролонгированное действие электромагнитного излучения крайне высоких частот. Мы обсуждаем модуляции величины электрокинетического потенциала в зависимости от изменения разности между содержанием анионных фосфолипидов в ядерной оболочке и растворимой ядерной фракции, возникающей под действием электромагнитного излучения крайне высоких частот, что приводит к изменению поверхностного заряда ядерной мембраны, электрокинетического потенциала ядер и формированию более компактного двойного электрического слоя.

Ключевые слова: электромагнитное излучение крайне высоких частот, изолированные ядра проростков пшеницы, растворимая ядерная фракция, фосфолипиды, ядерная оболочка, электрокинетический ζ -потенциал.

DOI: 10.31857/S0006302922060102, EDN: LKFGZB

С развитием современных цифровых технологий наше жизненное пространство наполняется электромагнитными полями широкого спектра, источниками которых являются компьютеры, мобильные телефоны, антенны – усилители сотовой связи, а также различное медицинское оборудование. Проблема электромагнитной безопасности для человека и всех живых организмов становится чрезвычайно актуальной, поскольку большинство медицинских приборов и технических устройств излучают электромагнитные излучения крайне высоких частот (ЭМИ КВЧ) в

диапазоне 30 – 300 ГГц, соответствующие миллиметровому диапазону волн [1, 2].

Предполагается, что многие структурные изменения, вызванные воздействием такого стрессорного фактора как ЭМИ миллиметрового диапазона, в основном носят эпигенетический характер. Однако Международное агентство по исследованию рака ВОЗ (WHO/IACR) классифицировала миллиметровые волны как потенциально канцерогенный фактор для здоровья людей [3–5]. Большинство исследований направлено на изучение влияния повышения интенсивности данного фактора на жизнедеятельность и поведение животных, поскольку с развитием различных технологий у людей возникли проблемы со здо-

Сокращения: ЭМИ КВЧ – электромагнитное излучение крайне высоких частот, ЭКП – электрокинетический потенциал, ФЛ – фосфолипиды.

ровьем [5], хотя данные на сегодняшний день все еще противоречивы [6], что объясняется во многих случаях исследованиями, проводимыми в *in vitro* условиях, а удельная мощность воздействия в экспериментах ниже действующих стандартов сотовой связи, равной 100 Вт/м² [4].

На растениях также проводились и проводятся многочисленные эксперименты, поскольку растения являются подходящей моделью по сравнению с животными для проведения таких исследований: они неподвижны и поэтому сохраняют постоянную ориентацию относительно источника ЭМИ, а их специфическая схема развития (высокое отношение площади поверхности к объему) делает их идеально подходящими для эффективного поглощения ЭМИ [7]. В исследованиях было обнаружено, что облучение ЭМИ миллиметрового диапазона улучшало рост корней/гипокотили и устойчивость сои к стрессу затопления [8]. Под воздействием ЭМИ КВЧ происходят эпигенетические изменения в геноме, что способствует фенотипической пластичности постэмбрионального развития растений и способности выживать, адаптироваться и размножаться в непредсказуемых изменяющихся условиях среды [9–12]. Как показывают исследования, под воздействием среды наибольшую нагрузку в первую очередь несут мембранные структуры клетки, такие как: плазматическая мембрана, ядерная оболочка, мембраны митохондрий и эндоплазматическая сеть [13, 14]. Именно поэтому объектом наших исследований является ядерная мембрана проростков пшеницы, являющаяся хорошей моделью для исследования воздействий ЭМИ КВЧ на структуру и электрокинетический потенциал (ЭКП) ядер в градиенте электрического поля.

Электрокинетический или ζ -потенциал определяется как средний электростатический потенциал, существующий в гидродинамической плоскости сдвига в коллоидных системах в межфазном двойном электрическом слое. ЭКП генерируется в месте расположения плоскости скольжения в объеме жидкости вдали от границы раздела твердой и жидкой фаз, где-то между плоскостью Штерна и внешней границы диффузного слоя, на расстоянии 0.2 нм от поверхности [15]. Этот параметр выражает разность потенциалов между дисперсионной средой и неподвижным слоем жидкости, примыкающим к дисперсной частице (в нашем исследовании это неповрежденные изолированные клеточные ядра проростков пшеницы). Хотя ζ -потенциал не равен потенциалу Штерна или электрическому поверхностному потенциалу в двойном слое, его измерение часто является единственным доступным путем для определения свойств двойного слоя [16]. Таким образом, существует прямая пропорциональная зависимость величины ζ -потенциала

от величины поверхностного заряда [17]. Измерение ζ -потенциала в настоящее время является самым простым и доступным способом для характеристики поверхности заряженных коллоидных частиц, а анализ полученных данных позволяет сделать выводы относительно концентрации, распределения, адсорбции, ионизации, воздействия или экранирования заряженных фрагментов [15, 18].

Ранее нами была показана решающая роль фосфолипидов (ФЛ) молекул при формировании радиорезистентности бесплазмидных штаммов *S. derby* [19], а на мицелиальной культуре гриба *P. ostreatus* выявлены разнонаправленные изменения роста культуры и активности ферментативных систем в зависимости от частоты ЭМИ в диапазоне 45–53 ГГц [20]. Нами также были обнаружены разнонаправленные изменения роста и пероксидазной активности проростков пшеницы [21, 22], содержания ФЛ в ядерных фракциях [14] и в биохимическом составе ядерной мембраны в зависимости от однократного воздействия ЭМИ КВЧ [23].

В настоящей работе исследованы ЭКП на модели изолированных ядер клеток четырехсуточных проростков пшеницы и его изменение в зависимости от обработки ЭМИ КВЧ в диапазоне 46.0–50.3 ГГц. За последнее десятилетие было установлено, что ζ -потенциал оказывает существенное влияние на различные свойства систем доставки нанолечей. В фармацевтической промышленности в настоящее время возрастает производство коллоидных наноносителей, что позволяет преодолеть такие проблемы, как плохая растворимость лекарств и их усвояемость. Кроме того, наноносители демонстрируют неограниченные возможности в области таргетной терапии, что вызывает интерес в исследовании ЭКП клеточных ядер и наноносителей [15].

Целью данного исследования является выявление изменений ЭКП интактных ядер клеток проростков пшеницы под влиянием ЭМИ КВЧ в зависимости от частоты миллиметровых волн, а также установление различий между воздействием ЭМИ КВЧ в *in vivo* и *in vitro* условиях. Обсуждается вклад содержания фосфолипидов ядерных субфракций (ядерная оболочка и растворимая ядерная фракция) в изменения значений ЭКП при воздействии стрессорного фактора, что может объяснить механизмы влияния ЭМИ миллиметрового диапазона на живые системы на клеточном и субклеточном уровне.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проращивание семян и обработка миллиметровыми волнами. Семена гексаплоидной (AABBDD) пшеницы *T. aestivum* L. сорта Воскеаск замачива-

ли в чашках Петри на ночь в темноте при 26°C. Для получения экспериментальных проростков замоченные семена однократно облучали нетепловым низкоинтенсивным электромагнитным излучением крайне высоких частот и затем высаживали на лотки с фильтровальной бумагой, смоченной водопроводной водой. Источником облучения ЭМИ КВЧ служил генератор сигналов высокочастотных ЭМИ Г4-141 (производство СССР), излучающий когерентные миллиметровые волны в диапазоне частот 37.5–53.57 ГГц. В исследовании замоченные семена облучали ЭМИ КВЧ в диапазоне 46.0–50.3 ГГц в течение 20 мин при плотности мощности излучения 0.64 мВ/см² на расстоянии 18 см от рупора излучения. Далее семена проращивали в темноте при постоянной температуре 26°C в течение последующих 72 ч, при поливе водопроводной водой, в результате получали проростки семян, облученные *in vivo*. Для облучения в условиях *in vitro* мы получали суспензию изолированных ядер из контрольных четырехсуточных проростков пшеницы, после чего непосредственно перед измерением ЭКП облучали клеточные ядра во внеклеточной среде с частотой 50.3 ГГц в течение 20 мин.

Изолирование и фракционирование ядер. Ядра четырехсуточных проростков пшеницы выделяли по методу, описанному в работе [24], с некоторыми модификациями. Проростки, замороженные в жидком азоте, измельчали фарфоровой ступкой до мелкого порошка и далее выделяли ядра, как описано ранее [25]. Осажденные ядра неоднократно промывали в трис-буфере (рН 7.4), в состав которого входит 10 мМ трис-НСI, 25 мМ КСI и 15 мМ MgCl₂ (ТКМ-буфер). В результате получали очищенные интактные ядра для последующего изучения потенциала ЭКП. Чистоту полученных ядер определяли по биохимическому составу и под микроскопом [26].

Определение электрокинетического потенциала ядер. Оценку электрокинетического или ζ-потенциала ядер проводили с использованием метода определения величины электрофоретической подвижности ядер, приведенного в работах [25, 27, 28] и многих других.

Электрофоретическую подвижность ядер измеряли с помощью микроэлектрофореза под микроскопом. Изолированные неповрежденные ядра семян пшеницы суспендировали в ТКМ-буфере, и заливали суспензию ядер в горизонтальную камеру для микроэлектрофореза. Электрофорез проводили при напряжениях 70–80 В и силе тока 10–15 мА. За движением ядер наблюдали под микроскопом «Биолам» (ЛМО, Россия) в среднем слое суспензии на определенной глубине камеры, где исключаются электроосмотические явления со стенками камеры. Эксперименты проводили при комнатной температуре (25°C).

Скорость движения ядер в градиенте электрического поля измеряли с помощью секундомера и сетки окуляр-микрометра [27, 28]. Движение самого электролита в электрическом поле воздействует как на ядра контрольных, так и обработанных проростков семян пшеницы, поэтому о воздействии миллиметровых волн на клеточные ядра проростков обработанных семян можно судить по разности величин ЭКП экспериментальных и контрольных ядер. Следовательно, воздействие электродиффузии не может влиять на оценку воздействия миллиметровых волн на ЭКП ядер клеток проростков. Измерения проводили при разной полярности тока, в каждом случае отмечая направления движения «–»-заряженных ядер к аноду и, наоборот, «+»-заряженных ядер к катоду. В данном исследовании все ядра проростков пшеницы при всех использованных экспозициях несли отрицательный заряд и перемещались в сторону анода. Значение ЭКП рассчитывали по формуле Смолуховского:

$$\text{ЭКП} = 4\pi\eta\omega/DE, \quad (1)$$

где η – коэффициент вязкости дисперсионной среды, ω – скорость движения ядер, D – диэлектрическая постоянная воды, равная 81, E – градиент напряжения приложенного электрического поля в электрофоретической камере.

Статистический анализ. В таблицах и на графиках представлены средние арифметические значения 20–40 измерений из четырех независимых экспериментов и их стандартные отклонения. Все вычисления средних значений и стандартные ошибки были рассчитаны в Microsoft Office Excel. Статистическую значимость всех наблюдаемых различий между средними значениями полученных данных и контрольными значениями оценивали с использованием критерия Стьюдента. Уровень достоверности был принят за $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследования на растительных объектах позволяют выявить механизмы воздействия электромагнитного поля на клеточном уровне и предоставляют возможность проследить индуцированные ими изменения на ранних стадиях развития организма. В настоящей работе было исследовано влияние низкоинтенсивных когерентных крайне высоких частот электромагнитного излучения на величину ЭКП изолированных неповрежденных ядер клеток проростков пшеницы.

Ранее нами было показано, что изменения физиологического состояния генома клеток проростающих семян пшеницы, и сопутствующие этому варьирование в ФЛ составе различных фракций ядер, индуцируют изменения значений ЭКП [25, 29, 30]. Исходя из ранее полученных данных, мы высказали предположение о значимости

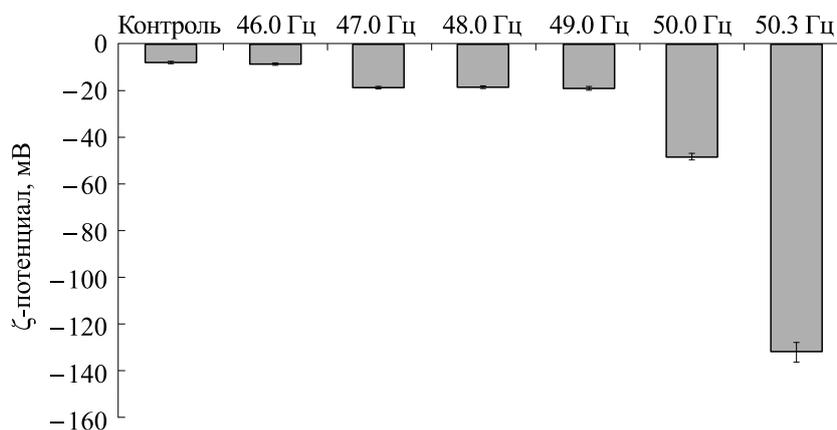


Рис. 1. Изменения ЭКП ядер проростков пшеницы в зависимости от частоты ЭМИ КВЧ.

вклада фосфолипидов в формирование заряда на поверхности изолированных ядер. Чтобы выявить этот вклад, мы исследовали ЭКП интактных ядер, обработанных различными частотами ЭМИ КВЧ в диапазоне 46.0–50.3 ГГц, в свете ранее полученных данных по изменению содержания ФЛ фракций ядра [14]. Полученные данные, отражающие электроотрицательность ядер проростков, представлены на рис. 1.

Можно видеть, что воздействие ЭМИ КВЧ на семена пшеницы приводило к увеличению скорости движения изолированных ядер проростков в градиенте электрического поля, возрастанию величины поверхностного заряда и, соответственно, повышению ζ -потенциала изолированных ядер проростков пшеницы при всех экспозициях обработки семян. Нами зафиксировано движение всех ядер только в одном направлении – к аноду, что свидетельствует о том, что ЭМИ КВЧ не меняет знак поверхностного заряда изолированных ядер проростков облученных семян.

Полученные данные (рис. 1) свидетельствуют об увеличении ЭКП ядер при всех вариантах обработки семян миллиметровыми волнами в диапазоне 46.0–50.3 ГГц, что может указывать на изменение физиологического состояния генома клеток, а также на изменение морфологических характеристик и биохимического состава клеток проростков. Как показано, облучение замоченных семян ЭМИ с частотой 46 ГГц приводило к незначительному увеличению абсолютного значения ЭКП интактных ядер. Однако обработка семян ЭМИ КВЧ в диапазоне частот 47–49 ГГц уже приводила к более чем двухкратному увеличению абсолютного значения ЭКП изолированных ядер проростков семян гексаплоидной пшеницы. Дальнейшее повышение частоты облучения семян ЭМИ КВЧ до 50.0 ГГц вызывала резкое возрастание значений ЭКП интактных ядер более чем в шесть раз (с -7.7 до -48 мВ). Об-

работка же семян ЭМИ КВЧ при частоте в 50.3 ГГц повышала электроотрицательность ядер проростков настолько, что абсолютное значение ЭКП достигало -130 мВ. Возможно, наблюдаемое увеличение поверхностного заряда ядер обусловлено изменениями состава ядерной мембраны прорастающих семян пшеницы на третьи сутки после облучения. Можно предположить, что под воздействием миллиметровых волн происходят некоторые структурные изменения во внешнем двойном электрическом слое на границе диффузной фазы. Кроме того, частоты в диапазоне 50.3–51.8 ГГц являются резонансными для колебательных частот молекул воды, поскольку ЭМИ миллиметрового диапазона вызывают структурные изменения в самой водной среде [31].

Ранее нами была показана взаимосвязь между электрокинетическими свойствами и физиологическим состоянием ядер клеток сухих эмбрионов и проростков различных злаковых в зависимости от пloidности генома, а также от концентрации ферментов ДНКазы и РНКазы в среде, добавленных *in vitro* [25, 29]. Прорастание сопровождалось повышением абсолютного значения ЭКП ядер проростков семян относительно ядер, изолированных из сухих зародышей семян пшеницы. Полученная корреляция свидетельствовала о связи между активностью генома и электроотрицательностью поверхностного заряда ядер проростков. Изменения ЭКП ядер сухих зародышей при прорастании пшеницы представлены на рис. 2. Этот же самый сорт пшеницы (гексаплоидная формула генома) был использован и в настоящем исследовании. Анализ данных настоящих и ранее полученных результатов позволит выявить природу воздействия миллиметровых волн на биологическую систему.

Данные, представленные на рис. 2, свидетельствуют о том, что во время прорастания семян

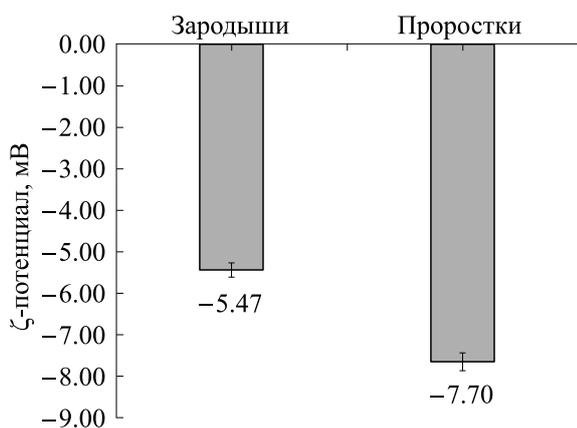


Рис. 2. Электрокинетический потенциал клеточных ядер, выделенных из сухих эмбрионов и проростков гексаплоидной пшеницы.

происходят изменения в электроподвижности отрицательно заряженных ядер: величины ζ-потенциала ядер при прорастании изменялись от -5.47 мВ до -7.70 мВ). Увеличение абсолютного значения ζ-потенциала ядер клеток при прорастании характерно для физиологического состояния прорастающих семян пшеницы. По-видимому, изменение величины поверхностного заряда на ядерной мембране способствует более активному обмену субстратами и маромолекулами между цитоплазмой и кариоплазмой и приводит к активации метаболизма клеток проростков. Это подтверждается также тем, что при прорастании семян в растворимой ядерной фракции и ядерной мембране, наблюдались изменения в соотношении РНК : белок : ДНК и перераспределение в содержании ФЛ [26, 30]. В частности, было отмечено увеличение содержания анионных фосфолипидов в составе ядерной мембраны при прорастании, что, возможно, и является причиной повышения электроотрицательности ядер.

Из литературных данных известно, что ядерная мембрана состоит из двойного липидного бислоя анионных и цвиттерионных (нейтральных) ФЛ, в которую интегрированы комплексы ядерных пор. Было естественно предположить, что ФЛ, составляющие большую часть поверхности ядерной мембраны, играют важную роль в формировании поверхностного заряда. Следовательно, увеличение количества отрицательно заряженных молекул в содержимом ядерной мембраны может привести к увеличению поверхностного заряда, двойного электрического слоя и соответственно к повышению значения ЭКП ядер. Однако, с другой стороны, увеличение ФЛ в составе мембраны ограничено. Дальнейшее возрастание количества анионных ФЛ в составе ядерной мембраны может настолько увеличить поверхностный заряд, что это приведет к увеличению объема двойного электрического слоя ядер и, соответственно, к относительному уменьшению значений ЭКП.

Исследование электроподвижности ядер в постоянном электрическом поле при микроэлектрофорезе может пролить свет на вопрос о том, как ЭМИ КВЧ влияют на электроотрицательность поверхности ядер, и о вкладе анионных ФЛ ядерных фракций в формирование ЭКП. Предполагается, что миллиметровые волны оказывают пролонгированное воздействие на клетки, приводя к изменению содержания фосфолипидов в ядерной мембране и экспорту РНК из ядра [14, 25]. Исследования фосфолипидного состава ядерной мембраны проростков пшеницы показали, что общее содержание фосфолипидов снижалось с 1.33 до 0.9 мкг/мг свежего веса проростков (приблизительно на 33%) после облучения в течение 20 мин ЭМИ частотой 50.0 ГГц. Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют о разнонаправленных изменениях в содержании ФЛ в составе ядерной мембраны после обработки ЭМИ. Облучение замоченных семян ЭМИ часто-

Таблица 1. Динамика изменений суммарного содержания фосфолипидов в ядерной мембране и растворимой ядерной фракции проростков при обработке миллиметровыми волнами

ФЛ	Суммарное содержание ФЛ, мкг/мг сырого веса		
	Контроль	Обработка миллиметровыми волнами с частотой:	
		50.0 ГГц	50.3 ГГц
Ядерная мембрана	1.33 ± 0.03	0.90 ± 0.02	1.4 0.01*
Растворимая ядерная фракция	0.92 ± 0.02	0.27 0.01	0.45 ± 0.02

Примечание. * – По критерию существенности на 5%-м уровне значимости разница несущественна.

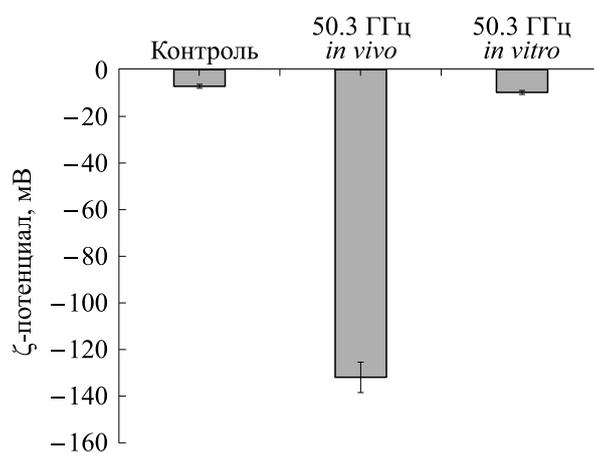


Рис. 3. Различие в электрокинетическом потенциале ядер проростков, обработанных ЭМИ КВЧ с частотой 50.3 ГГц в течение 20 мин, в зависимости от условий *in vivo* или *in vitro* обработки.

той в 50.3 ГГц увеличивает общее содержание ФЛ в ядерной оболочке приблизительно на 5.26%. Такие небольшие изменения содержания ФЛ в ядерной мембране могут вызвать существенные изменения в свойствах ядерной оболочки, влияя на ее проницаемость и изменение поверхностного заряда. В то же время увеличение ФЛ в содержании ядерной мембраны ведет к сглаживанию поверхности ядерной оболочки [26, 30]. Изменения содержания ФЛ наблюдались также и в составе растворимой ядерной фракции (табл. 1). Как представлено в табл. 1, общее содержание фосфолипидов в растворимой ядерной фракции после обработки миллиметровыми волнами с частотами в 50.0 и 50.3 ГГц по сравнению с контролем уменьшилось на 71.2 и 51.1% соответственно. Резкое снижение содержания ФЛ в растворимой ядерной фракции влечет за собой конформационные перестройки в активных и неактивных компартаментах хроматина, тем самым приводя к его «компактизации» [32].

Резкое увеличение абсолютных значений ЭКП до -130 мВ (рис. 1) происходит при обработке ЭМИ с частотой 50.3 ГГц, что не может быть объяснено только лишь изменением общего содержания ФЛ в ядре. Мы предполагаем наличие возможных структурных изменений в ядерной мембране, толщине двойного электрического слоя и ее поверхностного заряда. При этих же значениях ЭКП общее содержание ФЛ в составе ядерной мембраны проростков семян примерно такое же, как и в контрольных проростках, тогда как в растворимой ядерной фракции содержание ФЛ в два раза меньше, что, по-видимому, приводит к уменьшению объема кариоплазмы и сморщиванию ядра. Таким образом, в результате перераспределения ФЛ происходит изменение структуры ядра, а общий объем ядра уменьшается, что

представляет интерес для дальнейших исследований в этом направлении.

В то же время в литературе встречаются противоречивые данные по формированию ответа растительных клеток на воздействия ЭМИ КВЧ, проведенных в *in vivo* и *in vitro* условиях [33–35]. Нас также заинтересовал вопрос, есть ли разница в величине и характере отклика биологической системы между воздействием ЭМИ КВЧ в *in vivo* и *in vitro* условиях. С целью выявления различий мы провели сравнительное исследование, позволяющее выяснить уровень отклика биологической системы в ответ на воздействие ЭМИ КВЧ. В ответ на облучение в ядрах происходят изменения как в содержании фракций ядра, так и в поверхностном заряде ядра.

Результаты исследований приведены на рис. 3. Представленные данные позволяют сравнить влияние ЭМИ КВЧ на ЭКП ядер в зависимости от *in vivo* и *in vitro* условий облучения. На диаграмме показаны величины ЭКП для проростков ядер семян пшеницы, облученных *in vivo* и *in vitro*. Облучение ядер ЭМИ с частотой 50.3 ГГц в условиях *in vitro* приводило к увеличению ЭКП до -10.1 мВ, однако это значение ЭКП намного ниже, чем величина ЭКП изолированных ядер, выделенных из проростков предварительно облученных (обработка *in vivo*) семян (-131.6 мВ). Влияние миллиметровых волн на клеточные ядерные мембраны, обработанные в условиях *in vitro*, можно объяснить прямым воздействием ЭМИ КВЧ на структурные изменения водной среды и увеличением количества ионов в двойном электрическом слое на поверхности ядер. В условиях *in vivo* воздействие ЭМИ КВЧ на клеточные ядра объясняется их пролонгированным действием на метаболическую активность клеток [20], вызывающим активацию стресс-связанных генов, эпигенетические изменения в геноме [36], структурные из-

менения ядра [14, 23] и соответственно повышение проницаемости ядерной мембраны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для изучения влияния ЭМИ КВЧ на ЭКП ядер семян в исследовании использована хорошо изученная нами модель этиолированных проростков пшеницы, что позволяет исключить влияние миллиметровых волн на фотосинтетический аппарат, поскольку облучение двенадцатисуточных семян кукурузы радиочастотными ЭМИ вызывало снижение фотосинтеза и содержания пигмента [37]. На основании полученных нами данных об изменениях ЭКП под воздействием ЭМИ КВЧ, представленных на рис. 1, мы предположили, что в первую очередь именно фосфолипиды могут играть важную роль в формировании поверхностного заряда ядра и, соответственно, быть ответственным за изменения ЭКП ядер. Результаты многочисленных исследований последнего десятилетия, подтверждающих важность роли ФЛ в регуляции процессов роста и развития растений, в передаче гормональных сигналов и обмена информацией между клетками организма, а также в восприятии и передаче информации от внешних раздражителей [35, 38].

В структуре ядерной бислоевой мембраны, состоящей из двойного слоя ФЛ, ориентация полярных головок молекул фосфолипидов играет важную роль в формировании толщины и плотности укладки молекул в липидном бислое, а поверхностная энергия будет варьировать в зависимости от общей площади поверхности ядер и поверхностного натяжения [39] согласно уравнению:

$$E_s = 2\sigma S, \quad (2)$$

где $2S$ — общая площадь поверхности раздела «бислой–вода», а s — поверхностное натяжение.

В мембране интактных ядер в водной среде существует равновесие между силами электростатического отталкивания и заряженными молекулами ФЛ на поверхности и ван-дер-ваальсовым притяжением между остатками гидрофобных жирных кислот. Отклонение от такого равновесия при изменениях в водной среде под действием ЭМИ КВЧ может привести к структурным изменениям в фосфолипидной мембране. Под влиянием физического фактора это равновесие изменяется, что, возможно, ведет к уменьшению угла наклона липидной молекулы относительно поверхности мембраны и, таким образом, к значительному уменьшению объема ядра. Уменьшение же объема ядра ведет неминуемо к возрастанию поверхностной энергии (согласно уравнению (2)). Это в результате приводит к увеличению электроподвижности с -7.7 до -10.1 мВ, что подтверждается нашими данными при облучении

in vitro (рис. 3). Наши данные согласуются с *in vitro* исследованиями дозозависимых изменений ζ -потенциала в суспензиях анионных липосом при добавлении в среду лизина [40] и ранее полученных нами изменений ЭКП ядер проростков при добавлении ДНКазы и РНКазы [25].

Принимая во внимание, что значение ЭКП ядер проростков предварительно обработанных семян в вариантах *in vivo* возрастает более чем в 17 раз (от 7.7 до 131.6 мВ) (рис. 1 и 3), это увеличение может быть объяснено изменениями в содержании ФЛ в результате индуцированных облучением семян нарушений метаболизма клеток зародыша и, соответствующих изменений в структуре и составе ядер в последующие после трехсуточной обработки. При уменьшении общего количества ФЛ в растворимой ядерной фракции объем ядер, вероятно, уменьшается, что, в свою очередь, приводит к увеличению плотности поверхностного заряда, в результате чего значение ЭКП также может возрастать. С увеличением поверхностного заряда толщина двойного электрического слоя уменьшается, образуется более компактная по объему структура, в результате чего радиус ядра уменьшается. Поскольку даже незначительное уменьшение радиуса ядра (r) приводит к значительному уменьшению общей поверхности ядра ($S \sim r^2$), это может приводить к увеличению ζ -потенциала заряженной сферы, равного $\zeta = Q/Dr$. Следовательно, наблюдаемое нами изменение величины ЭКП обусловлено изменением содержания ФЛ в составе ядерной мембраны, индуцированным облучением, которое, в свою очередь, оказывает значительное влияние на физические свойства мембран. Плотность поверхностного заряда определяет электрокинетические свойства клеток и выражается уравнением:

$$\sigma = \frac{\bar{\omega}\eta}{\frac{1}{K} + r} 300, \quad (3)$$

где s — плотность заряда, $\bar{\omega}$ — электрофоретическая подвижность, η — вязкость среды, r — радиус противоиона, $1/K$ — обратная величина толщины двойного электрического слоя, а 300 — коэффициент для перехода от значений в вольтах к электростатическим единицам [41]. Таким образом, плотность заряда на внешней поверхности ядер определяется как свойствами самой среды и ее изменениями под действием физического фактора, так и общим содержанием анионных фосфолипидов и плотностью укладки молекул в составе двойного ФЛ бислоя ядерной мембраны.

В то же время резкое снижение содержания ФЛ в составе растворимой ядерной фракции может вызвать конформационные перестройки в активных и неактивных компартментах хроматина, его «компактизацию», появление гранул хро-

мата, что ранее наблюдалось в работах [32, 42, 43]. Поэтому мы предположили, что уменьшение содержания ФЛ в растворимой ядерной фракции при облучении ЭМИ с частотой в 50.3 ГГц вызывает уменьшение объема ядра и величины поверхностного заряда, что приводит к увеличению значений ЭКП. Поскольку ФЛ участвуют в регуляции таких важных биологических процессов, как фосфорилирование белка, окислительные процессы и модуляция мембранного транспорта, а также способствуют искривлению или сглаживанию мембраны, увеличению проницаемости мембраны [30], то из этого естественно следует, что данные изменения могут регулировать трансмембранный перенос веществ через ядерную мембрану, и способствовать повышению ее проницаемости.

Согласно литературным данным электрическое поле в импульсном режиме приводит к пробоям и увеличению проницаемости клеточных мембран, вызывая физико-химические и физиологические изменения в протопластах растений, стимулируя синтез белка и ДНК, деление и дифференцировку клеток [17]. На клеточном уровне наблюдались изменения общей метаболической активности клеток, вследствие активирования Ca^{+2} -ионов под действием миллиметровых волн, активирующих Ca -зависимые сенсоры протеинкиназ, регулирующих большинство сигнальных путей [44, 45].

Анализируя данные предыдущих исследований по изменениям содержания ФЛ и ЭКП при прорастании [25, 30], мы обнаружили очень интересную закономерность в изменении содержания анионных ФЛ в ядерных фракциях клеток проростков под действием миллиметровых волн [14], противоположную ранее полученным данным по изменению содержания анионных ФЛ в составе фракций ядра при прорастании семян в нормаль-

ных физиологических условиях [26]. Если суммировать по отдельности содержание всех нейтральных и анионных фосфолипидов ядерной оболочки, выявляется определенная закономерность изменений под действием миллиметровых волн: в составе ядерной оболочки наблюдалось увеличение содержания нейтральных и уменьшение содержания анионных ФЛ, а в составе растворимой ядерной фракции облучение миллиметровыми волнами вызывало уменьшение содержания как нейтральных, так и анионных фосфолипидов (табл. 2.). Степень индуцированных облучением изменений содержания по сравнению с контролем и величины разности содержания анионных ФЛ в ядерной мембране и растворимой ядерной фракциях может повлечь за собой увеличение разности потенциалов между ядерной оболочкой и содержимым ядра и привести к конформационным изменениям в хроматине, что подтверждается ранее полученными нами данными [32].

Анализ результатов, представленных на рис. 1 и в табл. 2, выявил четкую корреляцию между величиной изменений в содержании анионных фосфолипидов в ядерных фракциях и величиной изменений ЭКП. В соответствии с данными табл. 2 в ядрах контрольных проростков разность между анионными ФЛ растворимой ядерной фракции и ядерной оболочки составляет 0.29 мкг/мг (контрольным ядрам соответствует значение ЭКП, равное -7.7 мВ). Для изолированных ядер проростков из семян, обработанных ЭМП с частотой 50.0 ГГц, разница в содержании анионных фосфолипидов между ядерными фракциями возрастает и составляет 0.38 мкг/мг, им соответствует значение ЭКП, равное -48 мВ, т.е. разность в суммарном содержании анионных ФЛ между ядерными компартментами всего на 0.1 мкг/мг приводит к изменению ЭКП в 6.2 раза. При облучении же семян миллиметровыми вол-

Таблица 2. Динамика изменений суммарного содержания анионных и нейтральных фосфолипидов в ядерных субфракциях проростков после обработки семян миллиметровыми волнами

Ядерные фракции		Суммарное содержание ФЛ, мкг/мг сырого веса		
		Контроль	50.0 ГГц	50.3 ГГц
Мембрана	Нейтральные	0.47 ± 0.02	0.36 ± 0.03	0.61 ± 0.03
	Анионные	0.86 ± 0.04	0.54 ± 0.03	$0.79 \pm 0.03^*$
Матрикс	Нейтральные	0.35 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.14 ± 0.03
	Анионные	0.57 ± 0.03	0.16 ± 0.03	0.31 ± 0.03

Примечание. * – По критерию существенности на 5%-м уровне значимости разница несущественна.

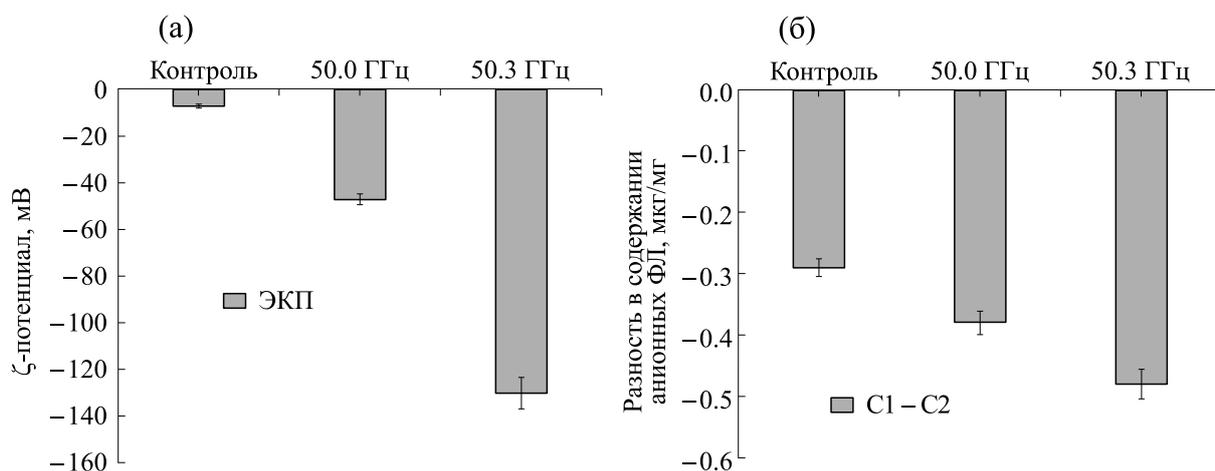


Рис. 4. Возрастание отрицательных значений ЭКП проростков семян пшеницы, облученных миллиметровыми волнами частотой в 50.0 ГГц и 50.3 ГГц *in vivo* (а), и их корреляция с разностью в содержании анионных фосфолипидов между ядерной мембраной и матриксом ядра (б).

нами с частотой 50.3 ГГц наблюдалось увеличение отрицательных значений ЭКП до -130 мВ для изолированных ядер проростков, а разность в содержании анионных фосфолипидов между фракциями ядра достигала уже 0.48 мкг/мг, что в 1.65 раза превышает разность в содержании анионных фосфолипидов в контрольных ядрах (см. табл. 2). Коррелятивное соотношение между ЭКП и разностью в содержании анионных фосфолипидов ядерных фракций проростков семян пшеницы, облученных миллиметровыми волнами с частотами 50.0 и 50.3 ГГц, представлено на рис. 4.

Следует также отметить, что при прорастании в нормальных физиологических условиях было зарегистрировано значительное увеличение содержания анионных фосфолипидов в ядерной мембране и некоторое увеличение последних в растворимой ядерной фракции [30]. Незначительное возрастание содержания анионных фосфолипидов в составе растворимой ядерной фракции необходимо при прорастании для активации генома, поскольку известно, что добавление отрицательно заряженных липидов *in vitro* способствует деконденсации хроматина [46]. При прорастании семян, разность в содержании анионных ФЛ в ядерной мембране и растворимой ядерной фракции возросла с 0.51 мкг/мг для сухих зародышей до 0.61 мкг/мг для проростков, то есть разность увеличилась всего на 0.1 единицу, и при этом ЭКП изменялся с -5.47 мВ до -7.7 мВ (см. рис. 2). К тому же ядерная мембрана представляет собой двойной ФЛ бислоем и транспорт субстратов через нее происходит исключительно посредством больших белковых комплексов ядер-

ных пор. Согласно разработанной нами физической модели [47], такая разность в содержании анионных фосфолипидов между фракциями ядра способствует облегченному транспорту субстрата сквозь комплексы ядерных пор, направленному из ядра. Высокое содержание анионных ФЛ в ядерной мембране в то же время повышает биодоступность мембраны для положительно заряженных субстратов и наночастиц, что регистрируется методом определения ЭКП, широко используемым для тестирования наночастиц в целевой медицине [48, 49].

Под влиянием ЭМИ с частотой 50.3 ГГц, наоборот, наблюдается (см. табл. 2) ошутимое понижение содержания анионных фосфолипидов в растворимой ядерной фракции относительно контрольного варианта (с 0.57 мкг/мг до 0.31 мкг/мг) наряду с уменьшением и содержания нейтральных ФЛ (с 0.35 мкг/мг до 0.14 мкг/мг). Поскольку добавление отрицательно заряженных липидов *in vitro* способствует деконденсации хроматина [46], то естественно предположить, что уменьшение содержания анионных ФЛ в составе растворимой ядерной фракции, индуцированное облучением ЭМИ миллиметрового диапазона, приводит к конденсации хроматина. Представленные данные, а также полученные нами ранее результаты по перераспределению гетерохроматина под действием ЭМИ КВЧ [32], согласуются с данными авторов о воздействии миллиметровых волн ЭМИ на ядра букальных клеток человека: обработка миллиметровыми волнами индуцировала конденсацию хроматина и повышение проницаемости ядерной мембраны [43].

В составе ядерной мембраны под воздействием миллиметровых волн при этой же частоте в 50.3 ГГц ЭМИ наблюдалось понижение содержания анионных ФЛ с 0.86 мкг/мг до 0.79 мкг/мг (табл. 2), но, с другой стороны, суммарное содержание ФЛ в ядерной мембране повышается (табл. 1) за счет увеличения нейтральных ФЛ (с 0.47 мкг/мг до 0.61 мкг/мг). Такое перераспределение в ФЛ составе ядерной мембраны свидетельствует о том, что поверхность ядер сглаживается [30].

Таким образом, при воздействии миллиметровых волн в результате значительного уменьшения содержания ФЛ в растворимой ядерной фракции на уровне ядра в целом может привести к уменьшению объема ядра (следовательно и радиуса ядра), вследствие чего повысится плотность поверхностного заряда, увеличивается ЭКП ($\zeta = Q/Dr$). Вышеуказанные изменения в физико-химических свойствах изолированных ядер проростков семян, предварительно обработанных миллиметровыми волнами, приводят к значительному возрастанию абсолютных значений ЭКП. Наряду с уменьшением объема ядер сокращается также площадь поверхности ядер, а это приводит согласно формуле (2) к увеличению поверхностной энергии изолированных ядер.

Величина ЭКП ядер проростков возрастает под действием миллиметровых волн при всех обработках (рис. 1). Следовательно, обработка миллиметровыми волнами приводит к глубоким изменениям метаболизма клеток проростков и фосфолипидного состава ядра, что ведет в результате к повышению проницаемости ядерной мембраны. Полученные данные согласуются с предположенной нами гипотетической моделью механизма проницаемости ядерной мембраны. Согласно этой модели [47] увеличение разницы между содержанием анионных фосфолипидов в растворимой ядерной фракции и ядерной мембране под действием миллиметровых волн, будет приводить к возрастанию проницаемости ядерной мембраны, что подтверждается литературными данными [43, 48, 49]. Как было обнаружено мета-исследованием литературных данных за последнее десятилетие, большинство исследований, в которых регистрировался высокий уровень воздействия ЭМИ КВЧ, проводились в диапазоне частот 40–55 ГГц, но не с целью определения степени негативного воздействия на здоровья человека, а, наоборот, с целью исследования механизмов воздействия и возможностей использования миллиметровых волн в терапевтических целях [50].

Из полученных данных можно сделать вывод, что уменьшение содержания анионных ФЛ в составе ядерной мембраны является защитной реакцией клеток в ответ на миллиметровые волны, которые активируют транспортную активность

ядерной мембраны, поэтому снижение анионного ФЛ в содержании ядерной оболочки является как бы сдерживающим фактором повышения проницаемости ядерной мембраны и ее повреждения. Дальнейшие исследования по изучению воздействия миллиметровые волны на физико-химические свойства ядерной мембраны, а также на изменения заряда и размера ядер позволят выявить более глубокие связи между ЭКП, поверхностным зарядом, размером ядра и роли его модуляции под действием различных стрессовых факторов.

ВЫВОДЫ

Возрастание ЭКП при всех вариантах обработки миллиметровыми волнами можно объяснить изменением в следующих параметрах ядер: 1) изменением в содержании анионных фосфолипидов в ядрах; как в ядерной мембране, так и в растворимой ядерной фракции (в условиях *in vivo*), 2) уплотнением двухслойной ядерной оболочки вследствие изменения угла наклона гидрофильных головок молекул ФЛ (при воздействиях *in vitro*), 3) увеличением плотности структуры двойного электрического слоя, обусловленного повышением плотности поверхностного заряда ядерной мембраны.

Полученные результаты по воздействию миллиметровых волн на биологические структуры, особенно на ядра и его субфракции в проростках пшеницы, могут быть использованы в фармакологии с целью разработки препаратов целевой доставки и повышения усвояемости лекарственных препаратов, поскольку физико-химические свойства, размер частиц, форма и поверхностный заряд, играют ключевую роль в поглощении клетками наночастиц и доставку их до генетического аппарата, преодолевая барьер ядерной мембраны сквозь комплексы ядерных пор.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. J. R. Jauchem, Int. J. Hyg. Environ. Health, **211** (1–2), 1 (2009).
2. C. N. Nicolaz, M. Zhadobov, F. Desmots, et al., Bioelectromagnetics, **30**, 365 (2009).

3. *Non-ionizing radiation. Part.2: Radiofrequency electromagnetic fields in: IARC clasifies radiofrequency electromagnetic fields as possibly carcinogenic to humans. Press release N208*, v. **102**, pp. 1–6 (WHO/IARC, 2011).
4. A. B. Miller, M. E. Sears, L. Morgan, et al., *Front. Public Health*, **13**, 10 (2019).
5. P. Pogam, Y. Page, D. Habauzit, et al., *Sci. Reports*, **9**, 9343, (2019).
6. American Cancer Res. 1.800.227.2345 Radiofrequency (RF) Radiation Last Med. Rev.: June 1 (2020).
7. Y. Chen, F. Muller, I. Rieu, and P. Winter, *Plant Reprod.*, **29**, 21 (2016).
8. Zh. Zhong, T. Furuya, K. Ueno, et al., *Int. J. Mol. Sci.*, **21**, 486, (2020)
9. G-Ch. Yuan, *Wiley Interdisc. Rev.: Systems Biology and Medicine* **4** (3), 297 (2012).
10. M. Iwasaki and J. Paszkowski, *EMBO J.*, **33** (18), 1987 (2014.).
11. C. S. Pikaard and Sh. O. Mittelsten, *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.*, **6** (12), a019315 (2014).
12. T. Stuart, S. R. Eichten, J. Cahn, et al., *eLife*, **5**, e20777 (2016).
13. N. S. M. Manik, S. Shi, J. Mao, et al., *Int. J. Genomics*, **2015**, 10 (2015).
14. Л. А. Минасбекян, *Биол. журн. Армении*, № 3 (70), 52 (2018).
15. S. Honary and F. Zahir, *Tropic. J. Pharmaceut. Res.*, **12** (2), 255 (2013).
16. H. L. Kutschera, P. Chaoa, M. Deshmukha, et al., *Int. J. Pharm.*, **402**, 64 (2010).
17. N. T. Huynh, C. Passirani, P. Saulnier, and J. P. Benoit, *Int. J. Pharm.*, **379**, 201 (2009).
18. L. Rabinovich-Guilatt, P. Couvreur, G. Lambert, et al., *Chem. Phys. Lipid.*, **131**, 1 (2004).
19. М. А. Балаян, П. О. Вардеванян, А. З. Пепоян и др., *Биол. мембраны*, **14** (5), 506 (1997).
20. И. А. Авагян, А. В. Неркарарян, Л. А. Минасбекян и С. Г. Нанагулян, *Микология и фитопатология*, **45** (6), 77 (2011).
21. П. О. Вардеванян, А. В. Неркарарян, Л. А. Минасбекян и Ц. К. Калтахчян, в сб. *Материалы междунар. конф.* (Мичуринск, 2008), т. 2, с. 107.
22. P. O. Vardevanyan, A. V. Nerkararyan, and M. A. Shahinyan, *J. Exp. Biol. Agricult. Sci.*, **1** (1), 39 (2013).
23. L.A. Minasbekyan, V. Pohrebennik, K. Przystupa, and O. Kohan, in *Wirtualne Sympozjum PTZE* (Warszawa 2020), pp. 240–242.
24. G. Blobel and V.R. Potter, *Science*, **154**, 1662 (1966)
25. Л. А. Минасбекян, М. А. Парсаданян, С. А. Гонян, and П. О. Вардеванян, *Физиология растений*, **49** (2), 280 (2002).
26. L. A. Minasbekyan and J. A. Teixeira da Silva, in *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology: Advances and Topical Issues*, Ed. by J. A. Teixeira da Silva (Global Science Book Edition, Japan, 2006), vol. I, pp. 454–459.
27. Р.Р. Вардапетян, С. А. Гонян и Н. А. Давтян, *Биол. науки*, **10**, 30 (1988).
28. С. А. Гонян, дисс. ... канд. биофизич. наук (ЕГУ, Ереван, 1993).
29. С. А. Гонян, Л. А. Минасбекян, А. В. Неркарарян и др., *Биол. журн. Армении*, **54** (3–4), 227 (2002).
30. Л. А. Минасбекян, Ж. В. Явроян, М. Р. Дарбинян и П. О. Вардеванян, *Физиология растений*, **51** (5), 784 (2004).
31. М. В. Курик и Л. С. Марценюк, *Физика сознания и жизни, космология и астрофизика*, **2**, 13 (2011).
32. L. Minasbekyan, V. Kalantaryan, and P. Vardevanyan, In *Brilliant Light in Life and Material Sciences*, Ed. by V. Tsakanov and H. Wiedemann (NATO Security through Science Series. Springer, Dordrecht, 2007), pp. 199–203.
33. A. Vian, E. Davids, M. Gendraud, and P. Bonnet, *BioMed. Res. Int.*, **2016**, 1830262, 13 (2016).
34. S. T. Qureshi, S. A. Memon, A. R. Abassi, et al., *Saudi J. Biol. Sci.*, **24** (4), 883 (2017).
35. M. Simko and M. O. Mattsson, *J. Environ. Res. Public Health*, **16**, 3406 (2019).
36. L. A. Minasbekyan and P. O. Vardevanyan, in *Int. Conf. Plant Gen.* (Novosibirsk, 2021), p. 150.
37. M. Racuciu, C. Iftode, and S. Miclaus, *Romanian J. Physics*, **60** (3–4), 603 (2015).
38. J. H. Vossen, A. Abd-El-Halim, E. F. Fradin, et al., *Plant J.*, **62** (2), 224 (2010).
39. Г. Г. Бадалян и А. А. Шагинян, *Биофизика*, **33** (1), 92 (1988).
40. Н. И. Марукович, А. М. Нестеренко и Ю. А. Ермаков, *Биол. мембраны*, **31** (6), 401 (2014).
41. E. Donath and V. Pastushenko, *Bioelectrochem. Bioenerg.*, **7** (1), 31 (1980).
42. D. W. Van de Vosse, Y. Wan, R. Wozniak and J. D. Aitchinson, *Willey Interdisc. Rev.: System Biology and Medicine*, **3** (2), 147 (2011).
43. G. B. Skamrova, A. O. Lantushenko, Yu. G. Shkorbatov, and M. P. Evstigneev, *Biochemistry and Biophysics*, **1** (2), 22 (2013).
44. M. L. Pall, *Curr. Chem. Biol.*, **10**, 74 (2016).
45. B. Ranty, D. Aldon, V. Cotellet, et al., *Front. Plant Sci.*, **7**, 327 (2016).
46. V. V. Kuvichkin, *Bioelectrochemistry*, **58**, 3 (2002).
47. L. Minasbekyan, H. Badalyan, and P. Vardevanyan, In *Brilliant Light in Life and Material Sciences*, Ed. by V. Tsakanov and H. Wiedemann (NATO Security through Science Series. Springer, Dordrecht, 2007), pp. 205–211.
48. X-J. Du, Ji-L. Wang, Sh. Iqbal, et al., *Biomater. Sci.*, **6**, 642 (2018).
49. M. Kumari, N. Sharma, R. Manchanda, et al., *Sci. Reports*, **11**, 3824. (2021).
50. A. Wood, R. Mate, and K. Karipidis, *J. Exposure Science & Environ. Epidemiol.*, **31**, 606 (2021).

Contribution of Nuclear Membrane Phospholipids to the Formation of Elektrokinetic Potential**L.A. Minasbekyan* and A.V. Nerkararyan*****Yerevan State University, ul. A. Manoogiana 1, Yerevan, 0025 Armenia*

The electrokinetic potential of nuclei isolated from the seedlings of wheat seeds, that have already been exposed to extremely high frequency nonionizing electromagnetic fields, was studied. The electrokinetic potential is an important factor influencing the course of many biological processes and probably plays an important role in the formation of the response of biological organisms to electromagnetic waves. An increase in the absolute values of the electrokinetic potential of nuclei isolated from the seedlings of wheat seeds from -7.7 mV to -131.6 mV in the gradient of the electric field under the influence of extremely high frequency nonionizing electromagnetic radiation in the 46.0 GHz to 50.3 GHz frequency range is shown. It is also demonstrated that there are great differences between the values obtained for the electrokinetic potential of nuclei exposed to extremely high frequency nonionizing electromagnetic fields under in vivo and in vitro conditions. It is found out that the magnitude of changes in the values of the electrokinetic potential of nuclei resulting from exposure to extremely high frequency electromagnetic radiation under vivo conditions is much higher than that obtained after exposure of nuclei to the same frequency electromagnetic radiation under in vitro conditions. Modulations of the value of the electrokinetic potential are discussed depending on changes in the difference between the content of anionic phospholipids in the nuclear membrane and the soluble nuclear fraction, that leads to a change in the surface charge of the nuclear membrane, the electrokinetic potential and the formation of a more compact electric double layer.

Keywords: extremely high frequency electromagnetic radiation, isolated nuclei of wheat seedlings, soluble nuclear fraction, phospholipids, nuclear membrane, electrokinetic ζ -potential