

- tral'noj YAkutii // Byul. GBS. – Vyp. 179. – S. 3–8.
3. Serebryakov I.G. Morfologiya vegetativnyh organov vysshih rastenij. – M.: Sov. nauka, 1952. – 391 s.
 4. Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennye formy semennyh rastenij Rossijskogo Dal'nego Vostoka. – Vladivostok: Dal'nauka, 2006. – S. 161.
 5. Konspekt flory Yakutii: Sosudistye rasteniya / sost. L.V. Kuznecova, V.I. Zaharova. – Novosibirsk: Nauka, 2012. – 272 s.
 6. Krasnaya kniga Respubliki Saha (YAkutiya). T. 1. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenij i gribov. – YAkutsk: Sahapoligrafizdat, 2000. – 256 s.
 7. Flora Sibiri. V 14 t. T. 6. Portulacaceae – Ranunculaceae / sost. S.A. Timohina, N.V. Frizen, N.V. Vlasova [i dr.]. – Novosibirsk: Nauka, 1993. – 310 s.

УДК 577.334

Н.А. Тюлькова, С.Е. Медведева, В.С. Бондарь

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ИНТЕНСИВНОСТЕЙ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ И СВЕЧЕНИЯ ГРИБА *NEONOTHOPANUS NAMBI*

N.A. Tyul'kova, S.E. Medvedeva, V.S. Bondar'

COMPARATIVE INTENSITIES EVALUATION OF LIPID PEROXIDATION AND LUMINESCENCE OF THE FUNGUS *NEONOTHOPANUS NAMBI*

Исследованы интенсивности люминесценции и перекисного окисления липидов (ПОЛ) у образцов мицелия светящегося гриба *Neonothopanus nambi* после механического повреждения и инкубации в разных условиях. С использованием тетразолия нитросинего продемонстрирована активация образования активных форм кислорода (АФК) в образцах поврежденного мицелия при их инкубации как в питательной среде, так и деионизованной воде. В обоих случаях наблюдается значительное (на 3–4 порядка) повышение интенсивности световой эмиссии мицелия. Причем, более высокий уровень свечения зарегистрирован у образцов мицелия, инкубируемых в деионизованной воде. На основании данных об образовании окрашенного комплекса с 2-тиобарбитуровой кислотой установлено, что инкубация мицелия в питательной среде сопровождается существенным (в 5 раз) накоплением в грибной биомассе малонового диальдегида (МДА) по сравнению с его исходным уровнем, что свидетельствует в пользу развития процесса ПОЛ. При инкубации мицелия в деионизованной воде изменений уровня МДА в биомассе не выявлено. Поскольку при инкуба-

ции в воде интенсивность световой эмиссии мицелия существенно (в 2–2,5 раза) превышает аналогичный показатель у мицелия, инкубируемого в питательной среде, сделано предположение, что в этом случае основной избыток образующихся в грибе АФК нейтрализуется в ходе реакции излучения, и это препятствует развитию ПОЛ или снижает вероятность развития этого процесса.

Ключевые слова: активные формы кислорода, перекисное окисление липидов, свечение грибов.

The luminescence and lipid peroxidation (LPO) intensities were studied in the samples of the mycelium of luminous fungus *Neonothopanus nambi* after mechanical damage and incubation under various conditions. By using nitroblue tetrazolium the activation of reactive oxygen species (ROS) in damaged mycelium samples was demonstrated by incubation in a nutrient medium as well as in deionized water. In both cases there was a significant (3–4 orders of magnitude) increase in the intensity of light emission of mycelium. Moreover, a higher level of emission was registered in mycelium samples incubated in deionized water. Based on the

data about formation of colored complex with 2-thiobarbituric acid it was found that incubation of the mycelium in culture medium was accompanied by a significant (5-fold) accumulation of malondialdehyde (MDA) in fungal biomass compared to its initial level that favors the development of LPO. During the incubation of the mycelium in deionized water, the MDA changes in the biomass did not reveal. Since under incubation in the water the light emission intensity of mycelium was substantially higher (2–2,5-fold) than that in the mycelium in culture medium, the assumption was made that in this case the main excess of ROS, formed by fungus was neutralized during the luminescent reaction, and it prevented the development of LPO or reduced the probability of this process.

Key words: reactive oxygen species, lipid peroxidation, luminescence of fungi.

Введение. В царстве грибов к настоящему времени обнаружено более 80 видов, обладающих биолюминесценцией – ярким свечением, видимым в темноте невооруженным глазом [1–4]. Все эти виды являются агариковыми базидиомицетами белой гнили, способными к активной деградации лигнина [3, 4–6]. Разные виды светящихся грибов могут излучать зеленоватый свет на разных стадиях жизненного цикла [3, 7]. Встречаются виды, у которых свет излучает либо только мицелий, либо только плодовые тела. У некоторых грибов свечением обладают и мицелий, и плодовые тела. Например, у представителей родов *Mycena* и *Omphalotus* одновременно могут светиться мицелий и плодовые тела, а у видов рода *Armillaria* светятся только мицелий и ризоморфы. В связи с этим, в литературе дискутируется вопрос о возможных различиях в экологической функции и адаптивном значении биолюминесценции в грибах.

Известно, что грибное свечение является кислородзависимым процессом. Это позволяет предполагать участие грибной люминесценции в качестве дополнительного механизма антиоксидантной защиты от негативного воздействия активных форм кислорода (АФК) [1–3, 7]. Рассматривается также возможное опосредованное участие грибного свечения в механизме деградации лигнина через детоксикацию пероксидов (органических и неорганических), образующихся в процессе лигнинолиза, который обеспечивает

ся ферментами лигнинолитического комплекса гриба [8, 9].

Изучение взаимосвязи между метаболизмом светящихся грибов и механизмами излучения света имеет фундаментальное значение. В то же время, такие исследования представляют и немалый практический интерес, который связан с возможностями развития новых методов люминесцентного анализа на основе грибного свечения. Например, светящиеся грибы рассматривают как эффективный дополнительный инструмент для экотоксикологического анализа [10]. В частности, исследуется применимость этих живых объектов в качестве люминесцентных биомаркеров для тестирования органических токсикантов и тяжелых металлов [11, 12].

Известно, что избыточная генерация АФК в живых организмах при воздействии физических, химических или биологических факторов рассматривается как один из ранних неспецифических ответов на абиотические стрессоры и сопровождается развитием цепных окислительных реакций, включая перекисное окисление липидов (ПОЛ) [13, 14]. Изучение особенностей свечения грибов *Neonothopanus nambi* и *Armillaria borealis* позволили нам в недавних работах развить идею об участии АФК и ферментов с оксидазной функцией в механизме грибного свечения. Было показано также, что стрессовые воздействия на мицелий этих видов грибов (инкубация в деионизованной воде, механическое повреждение, радиационное облучение) приводят к значительному повышению свечения [15–21].

Цель исследований: сравнительная оценка интенсивностей ПОЛ и свечения мицелия гриба *Neonothopanus nambi* в условиях стресса.

Материалы и методы исследований. Исследования выполнены с образцами мицелия гриба *N. nambi*, выращенными на жидкой питательной картофельно-сахарозной среде по технологии, разработанной нами ранее [15]. Для исследований из полученного пленочного мицелия высекали круглые диски диаметром 12 мм. Эксперименты проводили в двух вариантах: 1 – диски мицелия помещали в свежую жидкую питательную среду; 2 – диски мицелия промывали деионизованной водой для удаления остатков питательной среды и помещали в деионизованную воду. Первый вариант позволял оценить

эффект механического повреждения мицелия на интенсивность его свечения и уровень ПОЛ. Второй вариант позволял исследовать изменения интенсивностей свечения и ПОЛ в поврежденном мицелии при воздействии следующих дополнительных стрессовых факторов – изменение осмотического давления и отсутствие питательных веществ в инкубационной среде. Интенсивность люминесценции образцов мицелия измеряли с помощью люминометра Glomax 20/20 (Promega, USA), калиброванного по радиоактив-

ному стандарту Гастингса-Вебера [16], – одна люминесцентная единица (LU) составляет $2,7 \cdot 10^3$ квантов в 1 секунду.

Качественную оценку образования АФК в образцах мицелия проводили с помощью их обработки раствором 0,1 %-го нитросинего тетразолия [22], из которого в присутствии активных радикалов кислорода (прежде всего, супероксид-анион радикала) образуется темно-синее окрашенное соединение – диформазан.

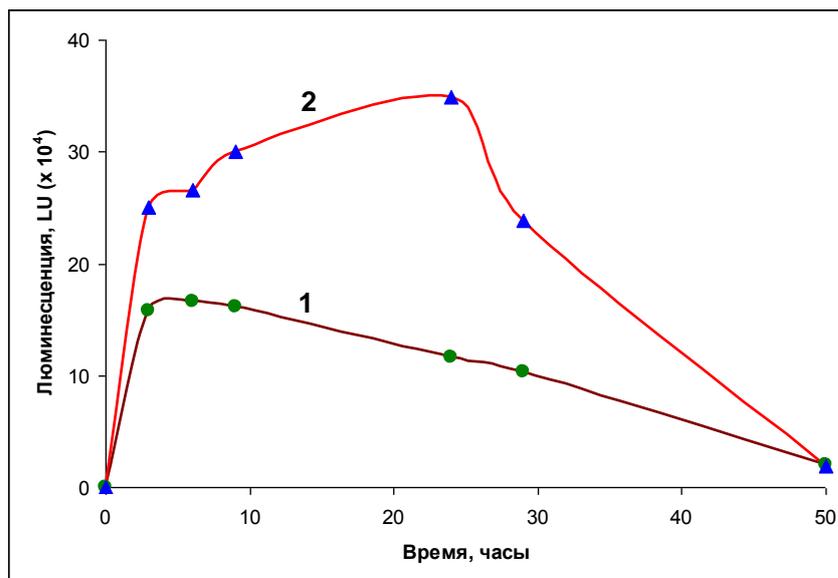


Рис. 1. Люминесценция образцов мицелия *N. patibii* в зависимости от времени инкубации: 1 – в питательной среде; 2 – в деионизованной воде (за нулевое значение принят начальный уровень световой эмиссии дисков мицелия сразу после их высечения из биомассы и помещения в инкубационную среду)

Малоновый диальдигид (МДА) – маркер процесса ПОЛ определяли в биомассе мицелия и инкубационной среде. Концентрацию МДА в пробах оценивали по образованию окрашенного комплекса с 2-тиобарбитуровой кислотой [23, 24]. Окрашенный продукт регистрировали по величине оптической плотности на длине волны 532 нм с помощью спектрофотометра UV-1800 (Shimadzu, Japan). Для расчетов количества МДА использовали молярный коэффициент экстинкции $156 \text{ мМ}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$.

Результаты исследований и их обсуждение. Как показали исследования (рис. 1), уровень световой эмиссии мицелия сразу после высечения дисков из биомассы составлял для разных образцов от $1 \cdot 10^4$ до $7,5 \cdot 10^5$ LU. Однако

в течение последующих нескольких часов люминесценция мицелия значительно (на 3-4 порядка) возрастала и достигала от $7 \cdot 10^7$ LU до $1,3 \cdot 10^9$ LU. Высокий уровень свечения сохранялся в течение длительного периода времени (от нескольких часов до суток), после чего наблюдалось его медленное снижение практически до исходного уровня. При этом инкубация мицелия в деионизованной воде сопровождалась гораздо большим увеличением уровня его световой эмиссии, по сравнению с уровнем свечения мицелия, помещенного в свежую питательную среду (см. рис. 1).

Следует сказать, что наблюдаемые различия (см. рис. 1) являются типичными для гриба *N. patibii* и, вероятно, на фоне механического по-

вреждения всех образцов мицелия могут объясняться влиянием дополнительных стрессовых факторов – изменением осмотического давления инкубационной среды и отсутствием в ней питательных веществ.

Наблюдаемое возрастание люминесценции может быть связано с повышением уровня АФК в мицелии при его механическом повреждении и изменении условий инкубационной среды. Об интенсивном образовании активных радикалов кислорода в мицелии *N. pambli* при повреждении свидетельствуют результаты экспериментов с тетразолием нитросиним. Как видно из полу-

ченных данных (рис. 2), при обработке раствором красителя образцов мицелия в зонах его повреждения (периферия высеченных из биомассы дисков) уже через 3-5 минут наблюдается темно-синее окрашивание. С течением времени зона окрашивания мицелия увеличивается и возрастает насыщенность ее окраски, что указывает на интенсивное образование АФК в поврежденном грибе. Следует сказать, что окрашивание образцов мицелия, помещенных в деионизованную воду или питательную среду, происходит одинаково.

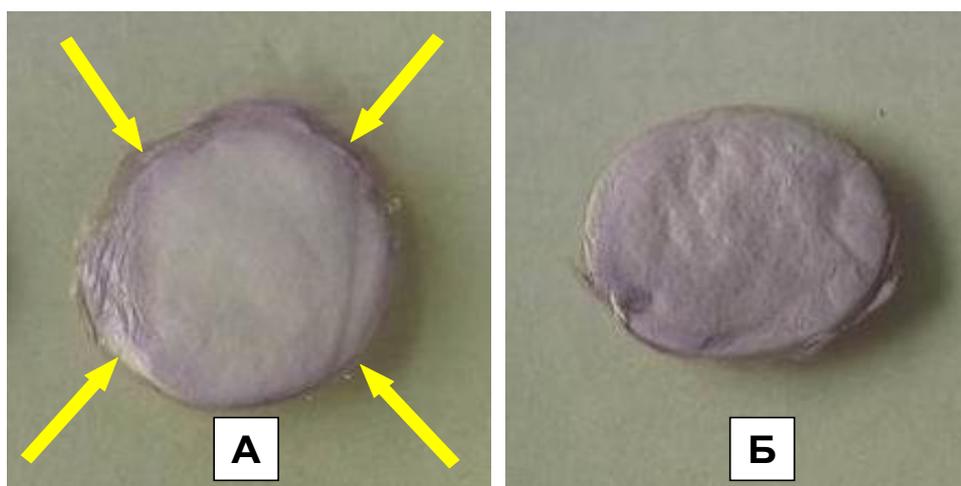


Рис. 2. Типичный вид высеченных из биомассы дисков мицелия *N. pambli* при их обработке раствором тетразолия нитросинего: А – в течение 10 минут (стрелками показаны зоны наиболее интенсивного окрашивания); Б – в течение 30–45 минут (фото О.А. Могильной)

Было установлено (рис. 3), что содержание МДА в образцах мицелия сразу после механической травмы (высечение дисков) составляло от 26 ± 6 мкмоль на 1 г сырой биомассы. Однако было показано, что в мицелии, помещенном в питательную среду, содержание МДА в течение первых 2-3 часов значительно (в 5 раз) возросло по сравнению с исходным уровнем, после чего наблюдалось его снижение. В то же время, таких изменений не наблюдалось в образцах мицелия, находящихся в деионизованной воде. Как видно из полученных данных (см. рис. 3), содержание МДА в мицелии менялось незначительно и находилось в пределах исходного уровня, а в конце эксперимента было несколько ниже исходного уровня.

В экспериментах было показано, что при стандартном выращивании мицелия *N. pambli* на

жидкой питательной среде в ней выявляется МДА, и его концентрация в среде повышается в зависимости от сроков культивирования гриба. Так, при выращивании мицелия в течение недели содержание МДА в питательной среде составляло $0,025 \pm 0,004$ мкмоль/мл, через три недели выращивания этот показатель достигал значений $0,150 \pm 0,025$ мкмоль/мл.

В то же время было установлено, что после инкубации высеченных из биомассы дисков мицелия в течение 3-4 ч и в свежей питательной среде и деионизованной воде обнаруживается повышение концентрации МДА. Так, в питательной среде МДА накапливается существенно больше (в среднем до 0,6 мкмоль/мл) по сравнению с его накоплением в деионизованной воде – в среднем 0,13 мкмоль/мл.

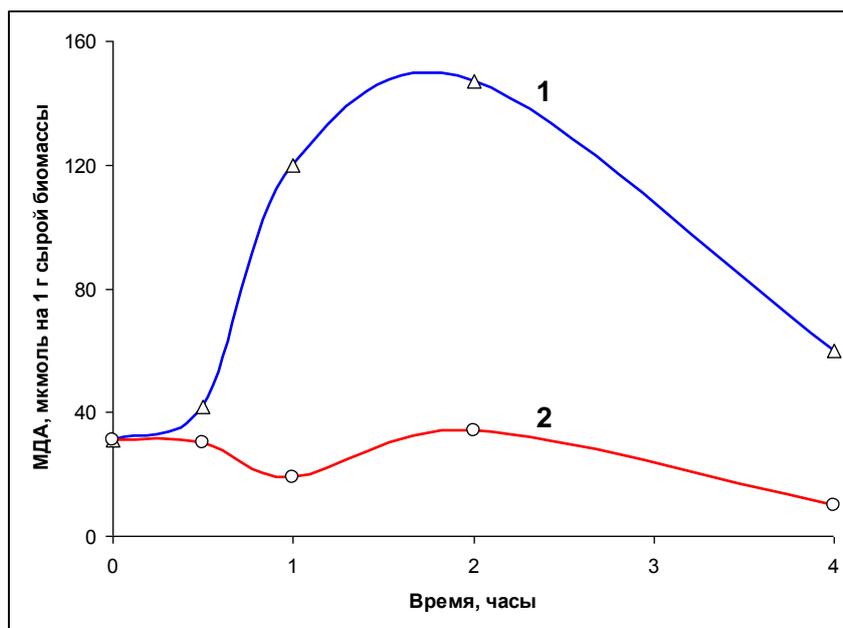


Рис. 3. Содержание МДА в 1 г сырой биомассы поврежденного мицелия *N. nambí* в зависимости от времени инкубации: 1 – в питательной среде; 2 – в деионизованной воде

Совокупность полученных данных позволяет высказать в заключение работы несколько общих суждений. Механическое повреждение гриба сопровождается активацией образования АФК в образцах мицелия, инкубируемых как в питательной среде, так и в деионизованной воде. В первом случае отмечается значительное увеличение интенсивности световой эмиссии поврежденного мицелия и существенное накопление МДА в его биомассе. Однонаправленность изменений изучаемых параметров при инкубации мицелия в питательной среде может свидетельствовать в пользу того, что утилизация АФК в ходе реакции излучения не позволяет в достаточной мере нейтрализовать их высокий уровень, в результате чего наблюдается развитие ПОЛ. Однако комбинированное воздействие на гриб нескольких стрессовых факторов и интенсивное образование АФК, тем не менее, не приводит к накоплению МДА в биомассе мицелия, инкубируемого в воде. С одной стороны, это позволяет предполагать, что продукты ПОЛ (включая МДА) при отсутствии питательных веществ могут утилизироваться грибом во вторичном метаболизме. В то же время интенсивность люминесценции мицелия при многофакторном стрессе значительно (в 2–2,5 раза) выше аналогичного показателя, который регистрируется

только при механическом повреждении гриба. Это дает основание предполагать, что такая интенсивность излучения, вероятно, позволяет нейтрализовать основной избыток АФК и, как следствие, препятствует (или снижает вероятность) развитию ПОЛ. Данные предположения требуют дальнейшего изучения.

В целом результаты проведенных исследований согласуются с высказанной ранее гипотезой [25, 26] о том, что свечение живых организмов является защитной функцией от повреждения активными радикалами кислорода.

Выводы. Показано, что механическое повреждение мицелия *Neonothopanus nambí* сопровождается активацией образования АФК и существенным увеличением интенсивности световой эмиссии гриба. Более высокий уровень свечения зарегистрирован у поврежденных образцов мицелия, инкубируемых в деионизованной воде.

Установлено, что инкубация поврежденного мицелия в питательной среде приводит к существенному накоплению МДА в биомассе гриба, что указывает на развитие реакции ПОЛ. В условиях многофакторного стресса накопления МДА в биомассе и питательной среде не зарегистрировано.

Высказано предположение о компенсаторном механизме грибного свечения как дополнительной защитной функции от повреждающего воздействия АФК, повышенный уровень которых образуется в условиях стресса.

Литература

1. *Wassink E.C.* Luminescence in fungi. In.: *Bioluminescence in Action* (edited by P.J. Herring). – London: Academic Press, 1978. – P. 171–197.
2. *Herring P.J.* Luminous fungi // *Mycologist*. – 1994. – V. 8. – P. 181–183.
3. *Desjardin D.E., Oliveira A.G., Stevani C.V.* Fungi bioluminescence revisited // *Photochem. Photobiol. Sci.* – 2008. – V. 7. – P. 170–182.
4. Светящиеся грибы и перспективы их использования / Г.А. Вьюрякова, Н.В. Псурцева, Н.В. Белова [и др.] // *Микология и фитопатология*. – 2009. – Т. 43. – № 5. – С. 369–375.
5. *Eriksson K.-E.L., Blanchette R.A., Ander P.* Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. – Berlin: Springer-Verlag, 1990. – 407 p.
6. Biodegradation of lignin by white rot fungi / *A. Leonowicz, A. Matuszewska, J. Luterek* [et al.]. // *Fungal Genet. Biol.* – 1999. – V. 27. – P. 175–185.
7. *Shimomura O.* Bioluminescence: chemical principles and methods. – Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2006. – 470 p.
8. *Bermudes D., Petersen R.H., Nealson K.N.* Low-level bioluminescence detected in *Mycena haematopus Basidiocarps* // *Mycologia*. – 1992. – V. 84. – P. 799–802.
9. *Lingle W.L.* Bioluminescence and ligninolysis during secondary metabolism in the fungus *Panellus* // *J. Biolum. Chemilum.* – 1993. – V. 8. – P. 100.
10. Current status of research on fungal bioluminescence: biochemistry and prospects for ecotoxicological application / *C.V. Stevani, A.G. Oliveira, L.F. Mendes* [et al.] // *Photochem. Photobiol.* – 2013. – V. 89. – P. 1318–1326.
11. Development of a novel, bioluminescence-based, fungal bioassay for toxicity testing / *H.J. Weitz, D. Colin, C.D. Campbell* [et al.] // *Environ. Microbiol.* – 2002. – V. 4. – P. 422–429.
12. *Mendes L.F., Stevani C.V.* Evaluation of metal toxicity by a modified method based on the fungus *Gerronema viridilucens* bioluminescence in agar medium // *Environ. Toxicol. Chem.* – 2010. – V. 29. – P. 320–326.
13. *Барабой В.А.* Механизмы стресса и перекисное окисление липидов // *Успехи современной биологии*. – 1991. – Т. 111. – Вып. 6. – С. 923–932.
14. *Владимиров Ю.А., Проскурнина Е.В.* Свободные радикалы и клеточная хемилюминесценция // *Биохимия*. – 2009. – Т. 74. – № 13. – С. 1545–1566.
15. О люминесцентной системе светящегося гриба *Neonothopanus nambi* / *В.С. Бондарь, А.П. Пузырь, К.В. Пуртов* [и др.] // *ДАН*. – 2011. – Т. 438. – № 5. – С. 705–707.
16. *Bondar V.S., Shimomura O., Gitelson J.I.* Luminescence of higher mushrooms // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* – 2012. – V. 5. – № 4. – P. 331–351.
17. Хемилюминесцентное свечение тканей плодовых тел высших грибов / *И.И. Гительзон, В.С. Бондарь, С.Е. Медведева* [и др.] // *ДАН*. – 2012. – Т. 443. – № 5. – С. 624–627.
18. О механизме свечения гриба *Neonothopanus nambi* / *В.С. Бондарь, Э.К. Родичева, С.Е. Медведева* [и др.] // *ДАН*. – 2013. – Т. 449. – № 2. – С. 223–227.
19. Stimulation of luminescence of mycelium of luminous fungus *Neonothopanus nambi* by ionizing radiation / *T.V. Kobzeva, A.R. Melnikov, T.Y. Karogodina* [et al.] // *Luminescence*. – 2014. – V. 29. – P. 703–710.
20. Growth and light emission of luminous basidiomycetes cultivated on solid media and in submerged culture / *S.E. Medvedeva, K.S. Artemenko, A.A. Krivosheenko* [et al.] // *Mycosphere*. – 2014. – V. 5. – P. 565–577.
21. Общая пероксидазная и каталазная активности светящихся базидиомицетов *Armillaria borealis* и *Neonothopanus nambi* в сравнении с уровнем световой эмиссии / *О.А. Могильная, Н.О. Ронжин, С.Е. Медведева* [и др.] // *Прикладная биохимия и микробиология*. – 2015. – Т. 51. – № 4. – С. 395–401.

22. Anderson G.L., Deinard A.S. The nitroblue tetrazolium (NBT) test: a review // *Am. J. Med. Technol.* – 1974. – V. 40. – P. 345–353.
23. Стальная И.Д., Гаришвили Т.Г. Метод определения малонового диальдегида с помощью тиобарбитуровой кислоты // *Современные методы в биохимии.* – М., 1977. – С. 66–68.
24. Жильцова Ю.В. Зависимость антиоксидантно-прооксидантного равновесия в макрофитах от уровня антропогенной нагрузки // *Тр. БГУ.* – 2011. – Т. 6. – С. 47–54.
25. McElroy W.D., Strehler B.L. Factors influencing the response of the bioluminescent reaction to adenosine triphosphate // *Arch. Biochem.* – 1949. – V. 22. – P. 420–433.
26. McElroy W.D., Seliger H.H. Mechanisms of bioluminescent reactions. In: *Light and Life.* (edited by W.D. McElroy, B. Glass). – Baltimore: Johns Hopkins Press, 1961. – P. 219–257.
- haematopus Basidiocarps // *Mycologia.* – 1992. – V. 84. – P. 799–802.
9. Lingle W.L. Bioluminescence and ligninolysis during secondary metabolism in the fungus *Panellus* // *J. Biolum. Chemilum.* – 1993. – V. 8. – P. 100.
10. Current status of research on fungal bioluminescence: biochemistry and prospects for ecotoxicological application / C.V. Stevani, A.G. Oliveira, L.F. Mendes [et al.] // *Photochem. Photobiol.* – 2013. – V. 89. – P. 1318–1326.
11. Development of a novel, bioluminescence-based, fungal bioassay for toxicity testing / H.J. Weitz, D. Colin, C.D. Campbell [et al.] // *Environ. Microbiol.* – 2002. – V. 4. – P. 422–429.
12. Mendes L.F., Stevani C.V. Evaluation of metal toxicity by a modified method based on the fungus *Gerronema viridilucens* bioluminescence in agar medium // *Environ. Toxicol. Chem.* – 2010. – V. 29. – P. 320–326.
13. Baraboj V.A. Mekhanizmy stressa i perekisnoe okislenie lipidov // *Uspekhi sovremennoj biologii.* – 1991. – T. 111. – Vyp. 6. – S. 923–932.
14. Vladimirov YU.A., Proskurnina E.V. Svobodnye radikaly i kletochnaya hemilyuminescenciya // *Biohimiya.* – 2009. – T. 74. – № 13. – S. 1545–1566.
15. O lyuminescentnoj sisteme svetyashchegosya griba *Neonothopanus nimbi* / V.S. Bondar', A.P. Puzyr', K.V. Purtov [i dr.] // *DAN.* – 2011. – T. 438. – № 5. – S. 705–707.
16. Bondar V.S., Shimomura O., Gitelson J.I. Luminescence of higher mushrooms // *J. Sib. Fed. Univ. Biol.* – 2012. – V. 5. – № 4. – P. 331–351.
17. Hemilyuminescentnoe svechenie tkanej plodovyyh tel vysshih gribov / I.I. Gitel'zon, V.S. Bondar', S.E. Medvedeva [i dr.] // *DAN.* – 2012. – T. 443. – № 5. – S. 624–627.
18. O mekhanizme svecheniya griba *Neonothopanus nambi* / V.S. Bondar', E.H.K. Rodicheva, S.E. Medvedeva [i dr.] // *DAN.* – 2013. – T. 449. – № 2. – S. 223–227.
19. Stimulation of luminescence of mycelium of luminous fungus *Neonothopanus nambi* by ionizing radiation / T.V. Kobzeva, A.R. Melnikov, T.Y. Karogodina [et al.] // *Luminescence.* – 2014. – V. 29. – P. 703–710.

Literatura

1. Wassink E.C. Luminescence in fungi. In: *Bioluminescence in Action* (edited by P.J. Herring). – London: Academic Press, 1978. – P. 171–197.
2. Herring P.J. Luminous fungi // *Mycologist.* – 1994. – V.8. – P. 181–183.
3. Desjardin D.E., Oliveira A.G., Stevani C.V. Fungi bioluminescence revisited // *Photochem. Photobiol. Sci.* – 2008. – V. 7. – P. 170–182.
4. Svetiyashchiesya griby i perspektivy ih ispol'zovaniya / G.A. Vydryakova, N.V. Psurceva, N.V. Belova [i dr.] // *Mikologiya i fitopatologiya.* – 2009. – T. 43. – № 5. – S. 369–375.
5. Eriksson K.-E.L., Blanchette R.A., Ander P. Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. – Berlin: Springer-Verlag, 1990. – 407 p.
6. Biodegradation of lignin by white rot fungi / A. Leonowicz, A. Matuszewska, J. Luterek [et al.] // *Fungal Genet. Biol.* – 1999. – V. 27. – P. 175–185.
7. Shimomura O. Bioluminescence: chemical principles and methods. – Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2006. – 470 p.
8. Bermudes D., Petersen R.H., Nealson K.N. Low-level bioluminescence detected in *Mycena*

20. Growth and light emission of luminous basidiomycetes cultivated on solid media and in submerged culture / S.E. Medvedeva, K.S. Artemenko, A.A. Krivosheenko [et al.] // *Mycosphere*. – 2014. – V. 5. – P. 565–577.
21. Obshchaya peroksidaznaya i katalaznaya aktivnosti svetyashchihsya bazidiomicetov *Armillaria borealis* i *Neonothopanus nambi* v sravnenii s urovnem svetovoj ehmissii / O.A. Mogil'naya, N.O. Ronzhin, S.E. Medvedeva [i dr.] // *Prikladnaya biohimiya i mikrobiologiya*. – 2015. – T. 51. – № 4. – S. 395–401.
22. Anderson G.L., Deinard A.S. The nitroble tetrazolium (NBT) test: a review // *Am. J. Med. Technol.* – 1974. – V. 40. – P. 345–353.
23. Stal'naya I.D., Garishvili T.G. Metod opredeleniya malonovogo dial'degida s pomoshch'yu tiobarbiturovoj kisloty // *Sovremennye metody v biohimi*. – M., 1977. – С. 66–68.
24. ZHil'cova YU.V. Zavisimost' antioksidantno-prooksidantnogo ravnovesiya v makrofitah ot urovnya antropogennoj nagruzki // *Tr. BGU*. – 2011. – T. 6. – S. 47–54.
25. McElroy W.D., Strehler B.L. Factors influencing the response of the bioluminescent reaction to adenosine triphosphate // *Arch. Biochem.* – 1949. – V. 22. – P. 420–433.
26. McElroy W.D., Seliger H.H. Mechanisms of bioluminescent reactions. In: *Light and Life*. (edited by W.D. McElroy, B. Glass). – Baltimore: Johns Hopkins Press, 1961. – P. 219–257.

УДК 594.5(265.54)

В.В. Булыгин, И.Г. Рыбникова

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ БИОЛОГИИ ТИХООКЕАНСКОГО КАЛЬМАРА *TODARODES PACIFICUS* STEENSTRUP, 1880 (*CEPHALOPODA: OMMASTREPHIDAE*) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

V.V. Bulygin, I.G. Rybnikova

SOME FEATURES OF THE BIOLOGY OF PACIFIC FLYING SQUID *TODARODES PACIFICUS* STEENSTRUP, 1880 (*CEPHALOPODA: OMMASTREPHIDAE*) IN PETER THE GREAT BAY (JAPANESE SEA)

Тихоокеанский кальмар – самый многочисленный вид кальмаров в северо-западной части Тихого океана. Работа посвящена изучению особенностей биологии и распределения нагульных скоплений тихоокеанского кальмара в летне-осенний период в заливе Петра Великого. В статье использованы материалы стандартных комплексных съемок залива Петра Великого, проведенных летом-осенью 2009–2010 гг. Комплексная съемка проводилась с июня по октябрь, дважды в месяц по стандартной схеме станций. Сбор материала осуществлялся в темное время суток. Биологический анализ кальмаров выполняли по стандартным методикам, применяемым для изучения кальмаров. При этом определяли длину мантии с дорсальной стороны, вес особей, пол и стадии зрелости, наполнение желудков и визуально определяли состав пищи. Ареал обитания тихоокеанского кальмара в

летне-осенний период в Японском море полностью охватывает залив Петра Великого. В 2009 г. тихоокеанский кальмар был представлен особями с длиной мантии (ДМ) от 7 до 29 см при среднем значении 22,5 см. Вес особей составил от 50 до 550 г, в среднем 244,3 г (проанализировано 1 115 экз.). В 2010 г. в уловах были встречены особи с длиной мантии от 4 до 29 см при среднем значении 21,8 см. Вес особей составил от 10 до 600 г, в среднем 252,5 г (проанализировано 709 экз.). Анализ структуры и динамики размерно-массовых показателей тихоокеанского кальмара позволяют предположить, что в летне-осенний период в залив Петра Великого мигрируют на нагул представители различных сезонных внутривидовых группировок. Выявлены три размерные группировки тихоокеанского кальмара: взрослые крупные особи, относящиеся к когорте осеннего нереста, более мелкие