

С. С. ОГАНЕСЯН, А. М. КАРАПЕТЯН, А. А. ЧИЛИНГАРЯН

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗОФЕРМЕНТОВ ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ УТОК И ИХ ГИБРИДОВ

Изменения в структуре белковых молекул, наступающие при отдаленных скрещиваниях животных, изучены недостаточно—лишь небольшое число работ посвящено характеристике тканевых белков [5, 14, 20]. Исследование структуры и ферментативной активности миозина скелетных мышц уток, цесарок и кур, проведенное нами ранее [1, 2, 8], показало видовую зависимость устойчивости белка к денатурирующим воздействиям, которая значительно изменяется под влиянием отдаленного скрещивания. Наблюдаемые сдвиги в устойчивости, по-видимому, отражают достаточно глубокие изменения в структуре белка, что следует из факта значительного отклонения точки «плавления» миозина. Однако суть механизмов сдвига устойчивости структуры белка—важного фактора в явлениях приспособления вида к условиям обитания [6]—еще не раскрыта.

В настоящее время трудно оценить справедливость отдельных гипотез о причинах изменения структуры и функции макромолекул белков при отдаленном скрещивании животных. На основе современных представлений ведущее значение придается изменениям в генетическом аппарате синтеза белков и реакций самосборки макромолекул из отдельных субъединиц. Результаты сравнительной характеристики известных белков, например, гемоглобина, позволяют также учитывать возникновение вариаций в первичной структуре единичных полипептидных цепей или субъединиц белковых макромолекул, отражающихся в первую очередь на степени устойчивости структуры белка к различным воздействиям. Очевидно, сдвиги в первичной структуре влияют также на процесс самосборки. В данном случае следствием этого должно быть снижение или повышение устойчивости всей макромолекулы ввиду изменения степени устойчивости межмолекулярных связей между субъединицами.

Среди различных методов изучения этой важной проблемы одним из удобных является определение количественного соотношения изоферментов, их относительной активности и устойчивости. Этим путем, в частности, обнаруживаются изменения в активности отдельных генетических участков, ответственных за синтез соответствующих субъединиц изоферментов.

Лактатдегидрогеназа (КФ 1.1.1.27) катализирует обратимую реакцию превращения молочной кислоты в пировиноградную. Она встречается в тканях млекопитающих в основном в пяти молекулярных формах

(ЛДГ-1, ЛДГ-2, ЛДГ-3, ЛДГ-4 и ЛДГ-5). Макромолекула ЛДГ—тетрамер, образованный из гомо- и гетерогенных субъединиц. Согласно современной классификации, принято считать, что ЛДГ-1 состоит из четырех Н субъединиц, ЛДГ-5—из четырех М субъединиц, ЛДГ-2, ЛДГ-3 и ЛДГ-4 являются «гибридными» изоферментами и состоят соответственно из H_3M , H_2M_2 , HM_3 . В зависимости от состава отдельные изоферменты разделяются в электрическом поле на отдельные полосы ввиду различия в заряде макромолекулы.

Согласно существующим представлениям, синтез Н и М субъединиц лактатдегидрогеназы контролируется, по крайней мере, двумя генами [11, 21], от степени активности которых зависит количественный синтез отдельных изоферментов. Спектр изоферментов ЛДГ и их свойства в тканях хладнокровных и теплокровных животных в видовом аспекте исследованы достаточно широко, однако публикации, посвященные ЛДГ при отдаленных скрещиваниях [12], весьма малочисленны.

В настоящей работе приводятся результаты сравнительного изучения спектра изоферментов лактатдегидрогеназы уток и их гибридов.

Методика. Объектом исследования служили половозрелые формы пекинской, мускусной уток и гибрида, полученного в результате скрещивания в комбинации: мускусная ♀ × пекинская ♂. Использована 21 гол. птиц (8 пекинских, 6 мускусных и 7 гибридов), морфо-физиологическая характеристика которых дана Чилингаряном [9, 10].

Активность изоферментов ЛДГ была определена в экстрактах печени, сердечной и скелетной мышц, полученных центрифугированием тканевых гомогенатов в 0,067 М фосфатном буфере рН 7,4, в течение 30 мин на холоду при 15 000 g [25]. Энзиматическая активность определялась по количеству образованной в инкубационной смеси пировиноградной кислоты спектрофотометрически [26].

Тепловую инактивацию фермента проводили способом предварительного выдерживания экстрактов в течение 30 мин при температуре 40—60° в ультратермостате. Действие мочевины исследовали путем предварительного добавления ее к экстракту с последующей выдержкой при 4° в течение 30 мин, после чего определяли активность фермента.

Разделение изоферментов ЛДГ осуществляли методом электрофореза на агаровом геле при 4° в течение 2,5 час. при падении потенциала 8—10 мв/см и силе тока в 50 мА [31]. Буфер проточный веронал-мединаловый, рН 8,6, ионная сила 0,025. Относительную активность каждого изофермента ЛДГ определяли выдерживанием готовых агаровых пластинок в течение 4 час. при комнатной температуре в реакционной смеси: 4 мл 0,5 М лактата натрия, 20 мг тетразолия нитросинего, 5 мг феназинметилсульфата и 100 мл 0,067 М фосфатного буфера рН 7,4. После проявки активности ЛДГ пластинки фиксировали в смеси: 70 объемных частей этанола, 25 частей воды и 5 частей ледяной уксусной кислоты. Фиксация заканчивалась в течение 3 час., после чего пластинки высушивали при комнатной температуре. Производили денситометрическую оценку относительной активности изоферментов на интеграторе типа 150 (ГДР).

Результаты опытов. Определение величины ЛДГ активности в экстрактах печени, скелетной и сердечной мышц выявило достоверное различие между ними независимо от вида животного. Наибольшей ферментативной активностью обладает печень, несколько меньшей—скелетная мышца, наименее активна ткань сердечной мышцы. Сравнение общей активности экстрактов одноименных тканей выявило видовые различия. Активность ЛДГ в тканях мускусной утки выше, чем пекинской, а их

скрещивание приводит к ощутимому повышению ЛДГ активности в тканях гибрида. Общая ЛДГ активность в экстрактах печени увеличивается на 27,3%, в экстрактах скелетных мышц—на 29,7%, сердечной мышцы—на 26,3%. Отсюда следует, что отдаленное скрещивание, не отражаясь на органной зависимости величины ЛДГ активности, заметно изменяет общую активность, наиболее значительно влияя на величину ЛДГ активности скелетных мышц (рис. 1).

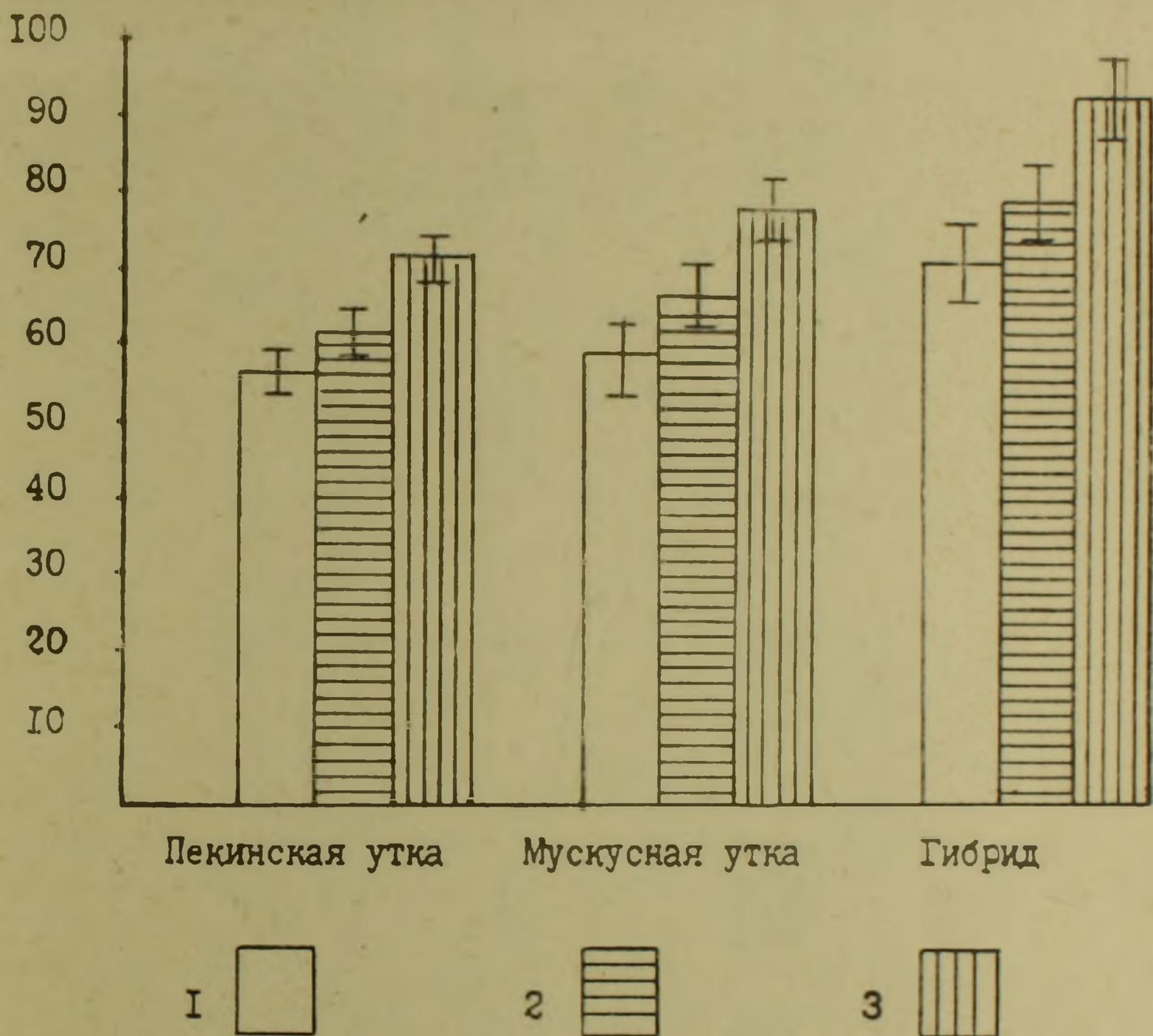


Рис. 1. Лактатдегидрогеназная активность экстрактов: 1—сердечной мышцы, 2—скелетной мышцы, 3—печени, в мкг пирувата ($T^{\circ} - 40^{\circ}$, 60 мин инкубации, на 100 г ткани).

Сдвиги в величине ЛДГ активности в экстрактах исследованных тканей прежде всего могут обуславливаться изменениями в темпе синтеза разных типов изоферментов вследствие отдаленного скрещивания. Поэтому казалось целесообразным определение на фореграммах количества фермент-активного белка, т. е. относительной активности отдельных полос (изоферментов) на агаровых пластинках. Из рис. 2 видно четкое разделение отдельных изоферментов ЛДГ на фореграммах, окрашенных на проявление их относительной активности. В табл. 1 приведены средние данные относительной активности отдельных изоферментных полос ЛДГ в экстрактах разных органов птиц, указывающие на небольшое различие

в величине ее между пекинской и мускусной утками. Это различие более отчетливо выражено в экстрактах тканей гибрида, однако не сопровождается изменениями в изоферментном составе ЛДГ.

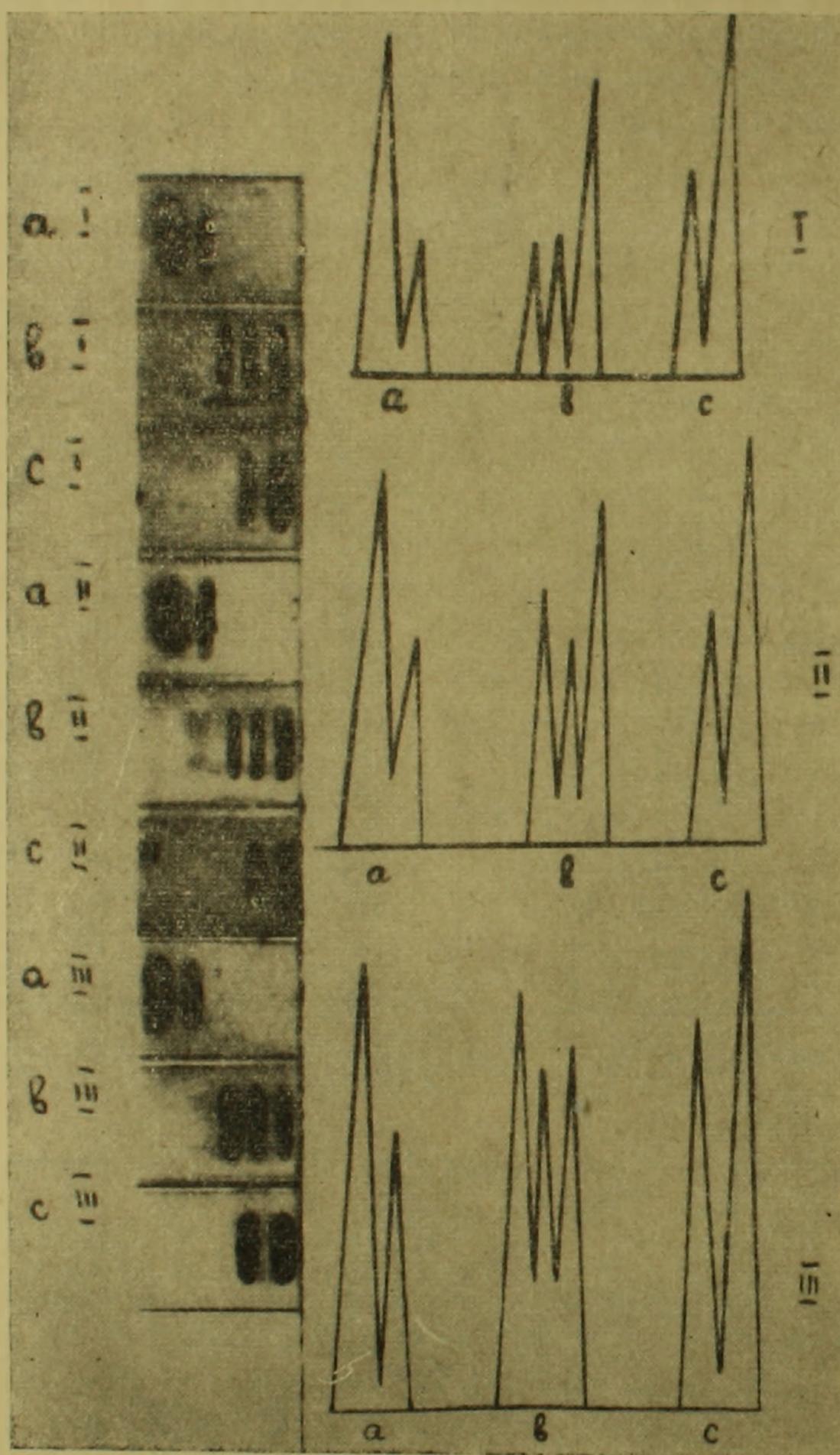


Рис. 2. Электрофореграммы изоферментов лактатдегидрогеназы: а—сердечной мышцы, в—печени, с—скелетной мышцы уток и их гибридов. I—пекинская утка, II—мускусная утка, III—гибрид. Справа даны денситометрические кривые фореграмм.

Оценка относительной активности изоферментов показала, что в сердечной мышце наибольшая активность приходится на ЛДГ-1, составляющая у пекинской утки 83,8%, мускусной—81,0%, а у гибрида—69,2% общей активности. В скелетной мышце основная доля активности приходится на ЛДГ-5, что составляет у пекинской утки 70,5%, мускусной—

69,7% и у гибрида—60,0%. В печени активность ЛДГ распределена более равномерно между ЛДГ-3 и ЛДГ-4, а активность ЛДГ-5 составляет у пекинской утки 61,6%, мускусной—50,2% общей активности. Иная картина наблюдается в печени гибридов: наименьшая доля активности приходится на ЛДГ-5—25,5%, активность ЛДГ-4 составляет 27,7%, а ЛДГ-3—46,6% (табл. 1).

Таблица 1

Относительная активность изоферментов ЛДГ в разных органах уток и гибрида, %

| Изофермент | Пекинская утка | | | Мускусная утка | | | Гибрид | | |
|------------|----------------|--------------------|-------------|----------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|
| | серд- це | скелетная мышца | пе- чень | серд- це | скелетная мышца | пе- чень | серд- це | скелетная мышца | пе- чень |
| ЛДГ—1 | 83,8 | — | — | 81,0 | — | — | 69,2 | — | — |
| ЛДГ—2 | 16,2 | — | — | 19,0 | — | — | 30,8 | — | — |
| ЛДГ—3 | — | — | 20,4 | — | — | 27,6 | — | — | 46,8 |
| ЛДГ—4 | — | 29,5 | 18,5 | — | 30,3 | 22,2 | — | 40,0 | 27,7 |
| ЛДГ—5 | — | 70,5 | 61,1 | — | 69,7 | 50,2 | — | 60,0 | 25,5 |

Результаты измерения относительной активности отдельных изоферментов позволяют заключить, что органная зависимость активности ЛДГ не нарушается вследствие отдаленного скрещивания, вместе с тем у гибрида происходит значительное изменение интенсивности синтеза отдельных изоферментов. Так, например, относительная активность ЛДГ-1 в ткани сердца снижается, а активность ЛДГ-2 увеличивается. В скелетных мышцах активность ЛДГ-4 увеличивается на 30%, а ЛДГ-5 снижается на 15%. В печени почти в два раза повышается активность ЛДГ-3 и снижается активность ЛДГ-5. Неоднозначные изменения относительной активности отдельных изоферментов в тканях гибрида указывают на раздельное активирование и угнетение двух генов, ответственных за синтез Н и М субъединиц. Этим, вероятно, объясняется также изменение абсолютной величины ЛДГ активности экстрактов исследуемых органов. Значительное увеличение общей ЛДГ активности тканей гибрида указывает на материнское влияние при отдаленном скрещивании уток.

Учитывая различную устойчивость отдельных изоферментов ЛДГ к действию денатурирующих агентов, была исследована видовая зависимость тепловой инактивации фермента. Определение остаточной активности ЛДГ после 30-минутной выдержки экстрактов тканей при температуре 40—65° выявило различную степень устойчивости ЛДГ печени, скелетной и сердечной мышц. Величина общей активности ЛДГ в экстрактах печени после 30-минутного предварительного нагревания при 65° составляет 39,4% первоначальной активности, сердца—59,9% и скелетных мышц—50,0%. Различие в степени устойчивости общей ЛДГ активности указанных тканей постоянна у разных видов уток и их гибрида.

Сравнение тепловой устойчивости ЛДГ разных тканей показывает, что наиболее устойчива к действию температуры ЛДГ тканей пекинской утки, менее устойчив фермент в экстрактах тканей мускусной утки, и у гибрида она значительно понижена, особенно в скелетных мыш-

цах (табл. 2). Отсюда следует, что тепловая устойчивость активности ЛДГ в тканях уток имеет видовую зависимость. Последняя определяется, в частности, различиями в количественном составе отдельных изоферментов у разных видов птиц.

Таблица 2

Тепловая инактивация лактатдегидрогеназы, в % от исходной активности

| Ткань | Температура | | | | | |
|------------------------|-------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | 40° | 45° | 50° | 55° | 60° | 65° |
| Сердечная мышца | | | | | | |
| Пекинская утка | 98,2±0,8 | 95,8±0,9 | 90,3±1,0 | 81,6±1,4 | 70,9±1,4 | 59,9±1,6 |
| Мускусная утка | 98,0±0,9 | 95,2±1,0 | 88,9±1,2 | 78,8±1,5 | 65,9±1,8 | 56,3±1,7 |
| Гибрид | 97,8±1,1 | 94,0±1,3 | 85,6±1,1 | 72,8±1,7 | 55,7±1,8 | 46,7±1,9 |
| Скелетная мышца | | | | | | |
| Пекинская утка | 99,2±0,7 | 97,7±0,9 | 94,9±0,9 | 76,7±1,6 | 61,9±1,7 | 50,5±1,8 |
| Мускусная утка | 99,0±0,9 | 97,0±0,9 | 93,5±1,1 | 73,8±1,5 | 56,7±1,7 | 45,1±1,8 |
| Гибрид | 98,7±1,1 | 95,5±1,2 | 89,3±1,3 | 66,3±1,9 | 45,7±1,8 | 35,7±2,0 |
| Печень | | | | | | |
| Пекинская утка | 97,1±1,0 | 92,4±1,2 | 82,6±1,4 | 69,3±1,6 | 52,6±1,9 | 39,4±2,3 |
| Мускусная утка | 97,0±1,2 | 92,1±1,2 | 81,8±1,5 | 67,9±1,6 | 49,7±2,0 | 35,4±2,4 |
| Гибрид | 96,2±1,3 | 90,9±1,4 | 78,7±1,7 | 63,1±2,0 | 42,8±2,3 | 23,8±2,7 |

Разная степень устойчивости ЛДГ в экстрактах тканей обнаруживается также при сравнении величин торможения активности при воздействии возрастающими концентрациями мочевины. Данные, приведенные в табл. 3, показывают высокую устойчивость ЛДГ в экстрактах сердечной мышцы пекинской утки, которая в присутствии 6М мочевины снижается на 60%, в экстрактах скелетных мышц—на 67,2%, а в экстрактах печени—на 86,4%. Ход зависимости активности ЛДГ в экстрактах от концентрации мочевины носит двухфазный характер: малые концентрации (до 2 М) слабо отражаются на активности фермента, при дальнейшем увеличении концентрации ее активность резко снижается. Эффект мочевины более выражен в экстрактах тканей мускусной утки, менее—пекинской, у гибрида же устойчивость фермента снижена сильно. Следовательно, изучение тепловой инактивации ЛДГ в тканевых экстрактах уток и действия возрастающих концентраций мочевины позволяет заключить, что устойчивость ЛДГ тканей гибридов значительно ниже, чем у мускусной утки, т. е. материнской особи, что коррелирует с изменениями в относительной активности отдельных изоферментов, выявленных электрофоретическим методом. Снижение устойчивости общей активности ЛДГ сопровождается увеличением относительной активности так называемых «гибридных» изоферментов, составленных из гетерогенных субъединиц.

Обсуждение результатов. Сравнительное изучение экстрактов тканей исследованных птиц указывает на органную зависимость ЛДГ актив-

Таблица 3

Инактивация лактатдегидрогеназы под действием мочевины, в % от исходной активности

| Ткань | Концентрация мочевины | | | | | |
|------------------------|-----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | 1 М | 2 М | 3 М | 4 М | 5 М | 6 М |
| Сердечная мышца | | | | | | |
| Пекинская утка | 97,8±1,7 | 94,2±1,9 | 87,1±2,2 | 73,5±2,3 | 50,7±2,4 | 40,0±2,3 |
| Мускусная утка | 97,6±1,6 | 93,8±1,8 | 84,0±2,1 | 69,1±2,4 | 43,3±2,5 | 32,5±2,6 |
| Гибрид | 96,9±1,7 | 91,2±1,9 | 80,5±2,2 | 61,4±2,5 | 31,8±2,5 | 23,0±2,7 |
| Скелетная мышца | | | | | | |
| Пекинская утка | 98,3±1,4 | 95,8±1,7 | 86,2±1,9 | 68,3±2,4 | 50,3±2,7 | 32,8±2,8 |
| Мускусная утка | 98,4±1,5 | 94,7±1,7 | 88,0±2,0 | 65,6±2,3 | 42,9±2,8 | 22,7±2,9 |
| Гибрид | 97,9±1,6 | 90,3±1,8 | 81,0±2,1 | 57,3±2,4 | 30,5±2,9 | 11,9±3,0 |
| Печень | | | | | | |
| Пекинская утка | 96,9±1,8 | 92,0±1,9 | 73,6±2,3 | 56,9±2,5 | 31,1±2,8 | 13,6±4,8 |
| Мускусная утка | 97,4±1,9 | 90,7±2,0 | 75,1±2,4 | 50,5±2,4 | 27,9±2,9 | 11,5±3,9 |
| Гибрид | 96,5±2,0 | 88,3±2,0 | 69,6±2,5 | 41,0±2,7 | 19,6±3,1 | 4,4±4,0 |

ности, которая обнаруживается постоянно у обоих видов уток и их гибрида. Разница в величине активности ЛДГ между отдельными тканями больше, чем между одноименными тканями у различных видов птиц. Это явление согласуется с данными, полученными на большом числе систематически близких видов рыб [19, 20], что, очевидно, обусловлено однообразием спектра изоферментов в тканях, независимо от вида животного, естественно, в определенных границах систематического родства. Различия в спектре изоферментов подтверждаются результатами определения устойчивости ЛДГ в экстрактах различных тканей. Экстракт сердечной мышцы, обладающий высокой устойчивостью ЛДГ к действию температуры и мочевины, характеризуется большим содержанием изофермента H_4 , в печени же преобладает изофермент ЛДГ-5, состоящий из M_4 . Известно, что в целом изоферменты, образованные из гетерогенных субъединиц, обладают меньшей устойчивостью, чем образованные из одного типа субъединиц [17]. Полученные нами данные подтверждают зависимость низкой устойчивости ЛДГ от содержания «гибридных» изоферментов. Таким образом, можно согласиться с представлением, что органная зависимость активности ЛДГ определяется степенью активности двух генов, ответственных за синтез H и M субъединиц. Однако нельзя исключить значение и эпигенетических механизмов регулирования свойств изоферментов путем изменения субъединиц после их синтеза [20].

Исследование устойчивости и активности ЛДГ тканевых экстрактов мускусной и пекинской уток и их гибрида позволяет заключить, что отдаленное скрещивание влияет главным образом на интенсивность генетического синтеза отдельных субъединиц фермента. Электрофоретическое распределение изоферментов в тканях гибрида не показывает постоян-

ного появления дополнительных полос. Очевидно, окрещивание птиц не сопровождается синтезом новых типов изоферментов лактатдегидрогеназы, что было установлено у хладнокровных животных, например, при скрещивании трех видов форели, которое выявило ряд новых изоферментов в виде постоянных минорных компонентов [12]. При межвидовом скрещивании обнаружены изменения также в энзимограммах тканевых катепсинов млекопитающих [13].

Вероятность синтеза новых индивидуальных белков при отдаленных скрещиваниях животных нельзя считать полностью доказанной. Она определяется не только степенью специфичности функционирования белка, но и степенью усложненности организации его молекулы. К таким белкам относятся макромолекулы, образованные из нескольких субъединиц. В этом смысле гетерогенными являются, кроме уже известных изоферментов, также белки, которые существуют в нескольких молекулярных формах в виде семейства изопротеинов. В последние годы к таковым относят рибосомальные белки [14], холинэстеразу [23], эстеразу [24], щелочную фосфатазу сыворотки крови и миозина скелетных мышц [18, 27]. Частным условием существования изопротеинов нужно считать их высокий молекулярный вес, а также тот факт, что они состоят из $n + 1$ числа гомо- или гетерогенных субъединиц. Отсюда можно предположить, что видовые различия белков, а с другой стороны, изменения в их молекуле вследствие отдаленных скрещиваний животных могут осуществляться в результате сдвига в количественном соотношении отдельных популяций изопротеинов, контролируемого генетическим аппаратом. Такой путь видоизменения белков, по-видимому, наиболее экономичный.

Литературные сведения указывают на возможность синтеза нового типа белков при межвидовом скрещивании. У гибридов птиц выявлен антигенный комплекс белковой природы, отсутствующий у родительских видов [15]. Наличие «гибридной субстанции» зависит от систематической отдаленности скрещиваемых особей [16, 28, 29, 30]. Одной из причин появления новых белков может служить значительное изменение первичной структуры исходных белковых молекул. Однако вероятность такого глубокого влияния отдаленного скрещивания весьма мала. Хорошо известно, что физико-химические свойства многих ферментов у систематически отдаленных видов достаточно сходны. Малая изменчивость этих свойств белков, как полагают, обусловлена явлением безразличных мутационных аминокислотных замещений [7], которые, не влияя на специфическую функцию белка, изменяют устойчивость его структуры. Генетические механизмы регулирования и сохранения индивидуальных свойств белков при аминокислотных замещениях недавно рассмотрены на основе триплетного кода [3, 4].

В настоящее время трудно оценить реальность предполагаемых механизмов обеспечения видовых различий в устойчивости отдельных субъединиц ЛДГ. Во-первых, отсутствуют данные об их первичной структуре, во-вторых, не установлены полностью различия в пептидных картах ЛДГ разных видов животных. Имеются сведения, что главные полосы ЛДГ

сердца быка и крысы по пептидным картам не отличаются, хотя главные изоферменты скелетных мышц крысы и кролика имеют разный пептидный состав [32]. ЛДГ в разных тканях отличается по содержанию в отдельных изоферментах кислых аминокислот [33], что определенно может влиять на устойчивость структуры белка [3, 4]. Ответ на эти вопросы требует дальнейших исследований очищенных препаратов ЛДГ.

На основании сравнительного исследования изоферментов лактатдегидрогеназы тканей уток и их гибрида можно заключить, что отдаленное скрещивание птиц приводит к сдвигу в количественном соотношении изоферментов ЛДГ и общей ферментативной активности в различных тканях. Изменения в степени устойчивости ферментативной активности тканевых экстрактов, по видимому, в первую очередь определяются сдвигами в количественном синтезе отдельных изоферментов ЛДГ, состоящих из гомо- и гетерогенных субъединиц [17], а также увеличением относительного количества изоферментов, образованных гетерогенными субъединицами в тканевых экстрактах гибрида, характеризующихся более низкой устойчивостью по сравнению с исходными родительскими видами. Результаты, полученные при исследовании спектра и свойств изоферментов ЛДГ в тканевых экстрактах уток и их гибрида, согласуются с данными, указывающими на видовую зависимость устойчивости структуры миозина скелетных мышц и ее изменения вследствие отдаленного скрещивания [1, 2]. Очевидно, одним из механизмов, обуславливающих видовую зависимость устойчивости структуры белковых макромолекул нужно считать возможность изменения их субъединичного состава. Этот механизм хорошо иллюстрируется различным количественным соотношением популяции индивидуальных белков (изопротеинов) и изоферментов в тканях в зависимости от вида. Отсюда следует, что отдаленное скрещивание может привести к изменению устойчивости отдельных белков путем влияния на интенсивность генетического синтеза отдельных популяций изопротеинов. Характерным признаком при отдаленных скрещиваниях является преобладание материнского влияния, что выражается в близости степени устойчивости изоферментов ЛДГ и их активности в тканях гибрида с таковыми у материнской особи, хотя в общем по спектру ЛДГ и устойчивости фермента гибрида отличаются от обоих родительских видов.

Институт зоологии
АН АрмССР

Поступило 26.III 1971 г.

Ս. Ս. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ, Ս. Մ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ա. Հ. ԶԻՐԵԿԱՐՅԱՆ

ՐԱԿԵՐԻ ԵՎ ՆՐԱՆՅ ՀԻՐՐԻԳՆԵՐԻ ԼԱԿՏԱՏԳԵԶԻԳՐՈԳԵՆԱԶԱՅԻ
ԻՋՈՖԵՐՄԵՆՏՆԵՐԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Հոդվածում շարադրված են տվյալներ լակտատդեհիդրոգենազայի ակտիվության վերաբերյալ երկու տեսակի՝ մշկա և պեկինյան բադերի ու նրանց խաչածեման միջոցով ստացված հիբրիդների կմախքային մկանների, սրտամկանի

և լյարդի հյուսվածքներում: ԼՄՀ-ի ակտիվությունը տարբեր հյուսվածքներում բնորոշվում է նրա իզոֆերմենտների քանակական հարաբերությամբ:

Բազերի խաչաձևման հետևանքով հիբրիդների հյուսվածքներում փոփոխվում է ինչպես ԼՄՀ-ի տարբեր իզոֆերմենտների սինթեզի արագությունը, այնպես էլ նրա մակրոմոլեկուլի ստրուկտուրայի կայունությունը: Այսպիսով, հիբրիդիզացիոն թռչունների մոտ չի առաջանում նոր իզոֆերմենտների սինթեզ: Հավանական է, որ սպիտակուցների տեսակային առանձնահատկությունները և հեռավոր խաչաձևման ազդեցությունը պայմանավորված են նույն սպիտակուցների տարբեր մատչելիության քանակական հարաբերությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Багиян Э. М. Автореферат канд. диссерт. Ереван, 1970.
2. Багиян Э. М., Оганесян С. С., Чилингарян А. А. ДАН АрмССР, т. LII, 2, 101—106, 1971.
3. Волькенштейн М. В. Генетика, 4, 1966.
4. Волькенштейн М. В., Румер Ю. Б. Биофизика, XII, 1967.
5. Кусакина А. А. Цитология, 6, 4, 493, 1964.
6. Ушаков Б. П. Тезисы докл. Междунар. симпозиума по цитозологии. М.—Л., 78, 1963.
7. Цукеркандль Э., Полинг Л. Горизонты биохимии. М., 148, 1964.
8. Чилингарян А. А., Оганесян С. С., Саруханян Ж. Г., Тимошенко В. А. ДАН АрмССР, XII, 2, 96, 1966.
9. Чилингарян А. А. Зоол. сборник. Из-во АН АрмССР, XI, 1966.
10. Чилингарян А. А. Автореферат докт. диссерт. М., 1969.
11. Blanko A., Zinkham W. H., Kupchuk L. J. Exptl. Zool., 156, 137, 1964.
12. Bouck G. R., Ball R. C. J. Fish. Res. Board Canada, 25, 7, 1968.
13. Buruian L. M., Lerch M. Naturwissensch., 54, 91, 1967.
14. Giudice G., Mutolo V. Atti. Acad. Naz. Lincei Rend. Cl. Sci., 42, 4, 1967.
15. Hilgert I., Vojtiskova M. Eolia Biol., 5, 5, 1959.
16. Irvin M. R., Cole L. G. Exptl. Zool., 73, 85, 1966.
17. Khan M. G., Sâdi G. Acta Biocem. et biophys. Hung., 3, 4, 1968.
18. Law G. R. Y., Munro S. S. Science, 149, 3691, 1965.
19. Lush I. E., Cowey C. B., Knox D. J. Exptl. Zool. 171, 105, 1969.
20. Markert C. L., Holmes R. S. J. Exptl. Zool., 171, 85, 1969.
21. Miller W. G. Genetics, 41, 700, 1956.
22. Nance W. E., Claflin A., Smithies O. Science, 142, 1075, 1963.
23. Okl I., Olives W. T., Tunnell H. S. Nature, 203, 605, 1964.
24. Oosterlee C. C., Bouw G. Tidachz. Diergenosskunde, 89, 11, 1964.
25. Plummer D. T., Elliot B. A., Cooke K. B., Wilkinson J. H. Biochem. Jour., 87, 416, 1963.
26. Sevela M., Tovarek J. Cas. lek. ces., 98, 844, 1959.
27. Trayer J. P., Perry S. V. Bichern Ztshr, 345, 87, 1966.
28. Vojtiskova M. Cs. Biologie, 7, 194, 1958.
29. Vojtiskova M. Cs. Biologie, 7, 198, 1958.
30. Vojtiskova M. Nature, 181, 937, 1958.
31. Wieland T., Pfleiderer G., Rajewsky K. Naturforsch., 231, 434, 1960.
32. Winer A., Schwert G. W. Biol. Chem., 231, 1065, 1958.