

К. А. БАБАДЖАНЯН, Дж. А. ВАРДАНЯН

КОМПЛЕМЕНТАЦИЯ ГЕНОВ НЕКРОЗА И БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У ГИБРИДОВ ПШЕНИЦЫ

Комплементация генов некроза приводит к глубоким физиолого-биохимическим изменениям процессов жизнедеятельности растений.

Вопрос о биохимической природе некротических процессов гибридов пшеницы, тем более сравнительное изучение в норме и при наличии некротического генотипа, еще не привлекал внимания исследователей генетики гибридного некроза. Проблема о возможном влиянии некротического генотипа на нуклеиновый, белковый и углеводный обмен у летальных гибридов пшеницы в настоящей теме изучена только относительно преднекротического периода, т. е. в воздушно-сухих и смоченных в течение двадцати четырех часов семенах, а также в их зеленых ростках—до начала некроза.

Исследования были начаты с 1967 г. в Отделе генетики Арм. НИИЗ.

Материал и методика. Посредством кастрации и опыления мы получили комбинации Арандани × Гостианум 0237 и Гостианум 0237 × Лютесценс 1163. Эти гибриды являются строго некротическими. Их жизнь прекращается на ранних фазах онтогенеза вследствие отмирания листьев. Однако разница между этими гибридами значительна. У первого, как у межвидового летального гибрида, «некроз всегда проявляется раньше, носит более интенсивный характер, обладает большой разрушительной силой и приводит к более раннему летальному исходу, чем это бывает у внутривидовых гибридов» [5]. Ряд исследований [1, 5, 6] показал, что причина исключительной экспрессивности некроза у гибридов с участием *F. durum* заключается в том, что сорта этого вида являются носителями сверхсильного гена некроза (N_{e}^{st}).

В качестве контроля служили родительские формы этих гибридов.

Варианты опыта следующие: 1) сухие семена; 2) семена, смоченные в течение 24-х часов; 3) 3-; 4) 6-; 5) 9- и 12-дневные ростки. Зародыши ланцетом осторожно отделялись от эндоспермы.

Семена для остальных вариантов выращивали в чашках Петри на смоченной водопроводной водой фильтровальной бумаге.

Для определения нуклеиновых кислот зародыши и эндоспермы сухих и смоченных в течение 24-х часов семян гибридов и их родительских форм фиксировали в абсолютно обезвоженном ацетоне в холодильнике при температуре $+2^{\circ} \pm 1^{\circ}$. Материал для определения белков и углеводов фиксировали в аппарате Коха, доводили до воздушно-сухого состояния и измельчали в фарфоровой ступке для анализа. Навеску для определения активности ферментов амилазы и каталазы брали из свежего материала. Количество абсолютно сухих веществ определяли высушиванием навески муки в сушильном шкафу при температуре $105^{\circ} \pm 5^{\circ}C$ до постоянного веса. Общий азот определяли по методу Кьельдаля, белковый азот—по Бариштейну. Количество белкового азота при умножении на коэффициент 5,7 давало сумму белков. Количество углеводов (сахаров) определяли по методу Бертрана [7]. Все расчеты отмеченных показателей сделаны в процентах от абсолютно сухого веса муки и математически обработаны [8]. Активность фер-

мента каталазы определяли методом Баха и Опарина, суммарную активность амилазы— по И. Глазунову [4]. Количество нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) определяли методом Шнайдера [2] с модификацией лаборатории биохимии Арм. НИИЗ. Расчеты сделаны в процентах от ацетонного препарата. Аминокислотный состав выявляли методом бумажной хроматографии.

Результаты опытов и обсуждение. Данные о содержании нуклеиновых кислот представлены в табл. 1, 2 и 3.

Таблица 1

Содержание нуклеиновых кислот в зерне летального гибрида Арандани × Гостианум 0237 (% от ацетонного препарата), 1967 г.

Наименование	РНК		ДНК		РНК/ДНК	
	зародыши	эндосперма	зародыши	эндосперма	зародыши	эндосперма
Арандани	32,37 ±0,357	18,23 ±0,109	0,585 ±0,000	0,052 ±0,003	56,62	350
Арандани × Гостианум 0237	30,77 ±0,047	20,49 ±1,199	0,389 ±0,013	0,099 ±0,001	79,10	206
Гостианум 0237	28,54 ±1,131	13,19 ±1,450	0,709 ±0,002	0,023 ±0,008	40,25	573

Из данных табл. 1 следует, что в зародыше гибрида Арандани × Гостианум 0237, по сравнению с родительскими формами, заметно снизилось количество ДНК, а в эндосперме, наоборот, увеличились и ДНК, и РНК. Вследствие этого гибрид характеризуется наибольшей величиной отношения РНК/ДНК в зародыше и наименьшей— в эндосперме.

У гибрида Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 также количество ДНК в зародыше уменьшается, а в эндосперме как ДНК, так и РНК увеличиваются. Соответственно увеличивается величина отношения РНК к ДНК в зародыше и, наоборот, уменьшается в эндосперме гибрида. Однако следует отметить, что уменьшение ДНК в зародыше межвидового гибрида, по сравнению с родительскими формами, происходит гораздо в большей мере, чем у внутривидового гибрида. Так, этот показатель в зародыше гибрида Арандани × Гостианум 0237 составляет 0,389% (табл. 1), т. е. уступает в этом отношении материнской форме на 0,196%, а отцовской—0,320%, тогда как у внутривидового гибрида (табл. 2) он составляет соответственно 0,123 и 0,155%.

Выявленная закономерность обнаруживается и в варианте, в котором семена гибрида Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 были смочены в течение 24-х часов (табл. 3).

Исследования Добротворцевой, Будницкой и Столетова [3] показали, что зародыши витального гибрида пшеницы по содержанию ДНК, РНК и белка занимают промежуточное положение между родительскими формами. Авторы находят, что наименьшим колебаниям по

Таблица 2

Содержание нуклеиновых кислот в зерне внутривидового летального гибрида Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 (% от ацетонного препарата), 1969 г.

Наименование	РНК		ДНК		РНК/ДНК	
	зароды-ши	эндо-сперма	зароды-ши	эндо-сперма	зароды-ши	эндо-сперма
Гостианум 0237	21,97 ±0,23	12,70 ±0,10	0,588 ±0,03	0,057 ±0,010	37,76	223,6
Гостианум 0237 × Лютесценс 1163	21,37 ±0,05	14,26 ±0,00	0,463 ±0,00	0,115 ±0,004	46,13	224,0
Лютесценс 1163	21,32 ±0,00	13,06 ±0,11	0,618 ±0,01	0,044 ±0,002	31,59	269,8

Таблица 3

Содержание нуклеиновых кислот в семенах летального гибрида Гостианум 0237 × Лютесценс 1163, смоченных в течение 24-х часов (% от ацетонного препарата), 1969 г.

Наименование	РНК		ДНК		РНК/ДНК	
	зароды-ши	эндо-сперма	зароды-ши	эндо-сперма	зароды-ши	эндо-сперма
Гостианум 0237	19,98 ±0,001	10,66 ±0,190	0,844 ±0,013	0,066 ±0,004	23,67	161,51
Гостианум 0237 × Лютесценс 1163	19,24 ±0,230	13,07 ±0,170	0,689 ±0,007	0,117 ±0,030	27,92	111,70
Лютесценс 1163	20,13 ±0,340	12,31 ±,24	1,002 ±0,017	0,056 ±0,001	20,89	219,80

Таблица 4

Содержание белка и сахаров в зерне летального гибрида Арандани × Гостианум 0237 (% от абсолютно сухого, веса зерна), 1967 г.

Наименование	Сухие вещества	Азот		Белок	Сумма сахаров	Моносахара	Сахароза
		общий	белковый				
Арандани	89,95 ±0,045	2,16 ±0,002	2,11	12,00	3,08 ±0,002	1,31 ±0,041	1,77
Арандани × Гостианум 0237	91,19 ±0,016	4,01 ±0,028	3,95	22,57	5,11 ±0,001	1,95 ±0,000	3,16
Гостианум 0237	89,93 ±0,024	2,12 ±0,002	2,00	11,55	3,15 ±0,003	1,30 ±0,032	1,85

содержанию белка и нуклеиновых кислот подвергаются зародыши пшениц.

Таким образом, можно заключить, что уменьшение количества ДНК в зародыше летального гибрида не является результатом гибридной спе-

цифики, а происходит под влиянием нарушения обмена у некротических гибридов пшеницы.

Из данных табл. 4 и 5 следует, что по всем показателям гибриды в значительной мере (примерно в полтора—два раза) превосходят родительские формы. Так, содержание белка в зерне гибрида Арандани × Гостианум 0237 составляет 22,57%, тогда как Арандани и Гостианум 0237 содержат 12 и 11,55% белка соответственно.

Содержание суммы сахаров, а также моно- и дисахаров у гибрида примерно в полтора раза выше, чем у родительских форм. Обилие основных запасных веществ в зерне гибрида приводит к высокому содержанию абсолютно сухих веществ. Такая же картина наблюдается и в отношении активности каталазы и амилазы (табл. 5). Суммарная активность амилазы у гибрида примерно в два раза превышает аналогичный показатель у сорта Арандани и в три раза у сорта Гостианум 0237.

Таблица 5

Активность амилазы и каталазы зерна летального гибрида Гостианум × Лютесценс 1163, 1967 г.

Наименование	Суммарная активность амилазы, мг мальтозы в 100 мг муки	Активность каталазы, мг H ₂ O ₂ за 1 час
Арандани	347 ± 0,707	34 ± 0,017
Арандани × Гостианум 0237	576 ± 0,875	50 ± 0,029
Гостианум 0237	200 ± 0,816	34 ± 0,012

Данные о содержании сухих веществ и общего азота в зерне и в зеленых ростках летальных гибридов пшеницы, полученные нами за 1969 год, приведены в табл. 6 и 7. Из табл. 6 видно, что наибольшее количество сухих веществ содержит зерно гибрида Арандани × Гостианум 0237, а в семенах этого же гибрида, смоченных в течение 24-х и 72-х часов, оно резко снижается, тогда как в 6-, 9- и 12-дневных ростках этот показатель остается на сравнительно высоком уровне.

Гибрид Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 в этом отношении почти не отличается от своих родительских форм.

Данные табл. 7 показывают, что в большинстве случаев с увеличением возраста ростков увеличивается общее количество азота и что наивысший процент азота во всех вариантах опыта имеет гибрид Арандани × Гостианум 0237, в этом отношении почти в два раза превосходящий родительские формы. Гибрид Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 по содержанию общего азота также превосходит родительские формы, но в значительной мере уступая межвидовому гибриду Арандани × Гостианум 0237.

Данные об активности ферментов каталазы и амилазы приведены в табл. 8 и 9. Согласно данным табл. 8, наивысшую активность каталазы во всех вариантах опыта имеет гибрид Арандани × Гостианум 0237. Гибрид Гостианум 0237 × Лютесценс 1163 в сухом и смоченном в течение 24-х часов зерне в этом отношении почти не отличается от родительских

Таблица 6
Содержание абсолютно сухих веществ у летальных гибридов пшеницы
(%), 1968 г.

Наименование	Варианты опыта					
	в семенах		возраст ростков по дням			
	воздуш- но-сухие	смочен- ные 24 часа	3	6	9	12
Арандани	91,2 ±0,026	65,21 ±0,026	44,33 ±0,064	26,64 ±0,180	17,53 ±0,000	14,36 ±0,010
Арандани × Гострианум 0237	93,4 ±0,034	44,98 ±0,028	35,58 ±0,095	27,07 ±0,034	21,84 ±0,075	15,00 ±0,082
Гострианум 0237	91,5 ±0,052	64,60 ±0,089	45,98 ±0,028	19,96 ±0,023	15,36 ±0,030	12,23 ±0,060
Гострианум 0237 × × Лютесценс 1163	92,6 ±0,067	64,65 ±0,042	48,34 ±0,075	18,25 ±0,034	16,2 ±0,156	10,57 ±0,810
Лютесценс 1163	92,28 ±0,093	65,99 ±0,027	44,33 ±0,057	17,39 ±0,000	14,99 ±0,041	13,32 ±0,062

Таблица 7
Содержание общего азота у летальных гибридов пшениц (% от абсолютно
сухого веса зерна), 1968 г.

Наименование	Варианты опыта					
	воздуш- но-сухие	смоченные 24 часа	возраст ростков по дням			
			3	6	9	12
Арандани	2,57 ±0,013	2,77 ±0,012	2,89 ±0,096	3,34 ±0,018	3,25 ±0,068	3,77 ±0,051
Арандани × × Гострианум 0237	3,58 ±0,004	4,49 ±0,010	4,62 ±0,002	4,34 ±0,000	4,10 ±0,036	4,50 ±0,004
Гострианум 0237	2,39 ±0,043	2,48 ±0,007	2,45 ±0,012	3,07 ±0,002	3,19 ±0,000	4,08 ±0,038
Гострианум 0237 × × Лютесценс 1163	2,96 ±0,015	2,95 ±0,007	2,85 ±0,048	3,38 ±0,010	3,92 ±0,022	4,32 ±0,000
Лютесценс 1163	2,65 ±0,021	2,74 ±0,004	2,81 ±0,003	2,27 ±0,000	3,29 ±0,023	3,89 ±0,060

форм, и только трех- и шестидневные ростки его по активности каталазы заметно превосходят родительские формы.

Чрезвычайно высокая активность фермента каталазы у межвидового гибрида Арандани × Гострианум 0237, по-видимому, есть защитная реакция растений против вредного действия веществ перекисной природы, образовавшихся в необычных дозах в организме гибрида. Из табл. 8 видно также, что и по активности амилазы гибрид Арандани × Гостриа-

нум 0237 намного опережает все остальные варианты опыта, т. е. здесь идет усиленное разложение крахмала на более низкомолекулярные углеводы.

Таблица 8
Активность каталазы, мг H_2O_2 за 1 час (от абсолютно сухой навески), 1968 г.

Наименование	Варианты опыта			
	в семенах		в ростках	
	воздуш- но-сухие	смоченные в течение 24-х час.	3-х дневные	12-и дневные
Арандани	32±0,310	18±0,260	81±0,000	136±0,000
Арандани × Гостианум 0237	91±0,590	57±0,300	184±0,800	567±1,450
Гостианум 0237	46±0,310	24±0,210	107±0,000	139±0,000
Гостианум 0237 × Лютесценс 1163	40±0,310	23±0,420	183±0,380	266±0,000
Лютесценс 1163	24±0,160	15±0,210	55±0,000	184±2,366

Таблица 9
Активность амилазы, мг мальтозы в 100 мг абсолютно сухой муки, 1968 г.

Наименование	Варианты опыта			
	в семенах		возраст ростков по дням	
	сухие	смоченные 24 часа	3	12
Арандани	279±0,400	528±0,900	576±1,45	552±5,1
Арандани × Гостианум 0237	323±0,850	642±1,900	629±0,300	688±2,100
Гостианум 0227	236±0,730	402	494±0,000	372±0,000
Гостианум 0237 × Лютесценс 1163	268±0,170	423	449±1,400	681±0,360
Лютесценс 1163	279±0,330	440±2,100	372±2,1	594±0,000

Результаты хроматографического анализа по содержанию аминокислотного состава гибридов и их родительских форм приведены на рис. 1—4. Из рис. 1 видно, что сухие семена межвидового гибрида Арандани × Гостианум 0237 по сравнению с родительскими формами отличаются значительно высоким содержанием разных аминокислот, и в частности такими физиологически важными, как, например, цистин и цистеин, играющих большую роль в обмене веществ в качестве источника серы и восстанавливающих агенты, α - и β -аланины, серин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, а также аргинин, имеющих большое значение для обмена веществ у растений и животных. Семена гибрида богаты также треонином, который является незаменимой аминокислотой, триптофаном, присутствие которого тесно связано с образованием в организме растений витамина РР.

Аналогичная картина наблюдается в семенах, смоченных в течение 24-часов (рис. 2). Этого не наблюдается уже в 3-дневных ростках (рис. 3). Здесь имеет место лишь небольшое преобладание в содержании α -аланина, а по содержанию остальных аминокислот гибрид почти не



Рис. 1. В сухих семенах. I—Арандани, II—Арандани×Гостианум 0,237, III—Гостианум 0237, IV—Гостианум 0,237×Лютесценс 1163, V—Лютесценс 1163, 1—цистин и цистеин, 2—лизин, 3—аспарагин, 4—аргинин, 5—Аспарагиновая к-та, 6—серин, 7—глицин, 8—глутаминовая кислота, 9—треонин, 10— α -аланин, 11— β -аланин, 12—пролин, 13— β -аминомасляная к-та, 14—тирозин, 15—триптофан, 16—валин и метионин, 17—фенилаланин, 18—лейцин и изолейцин.

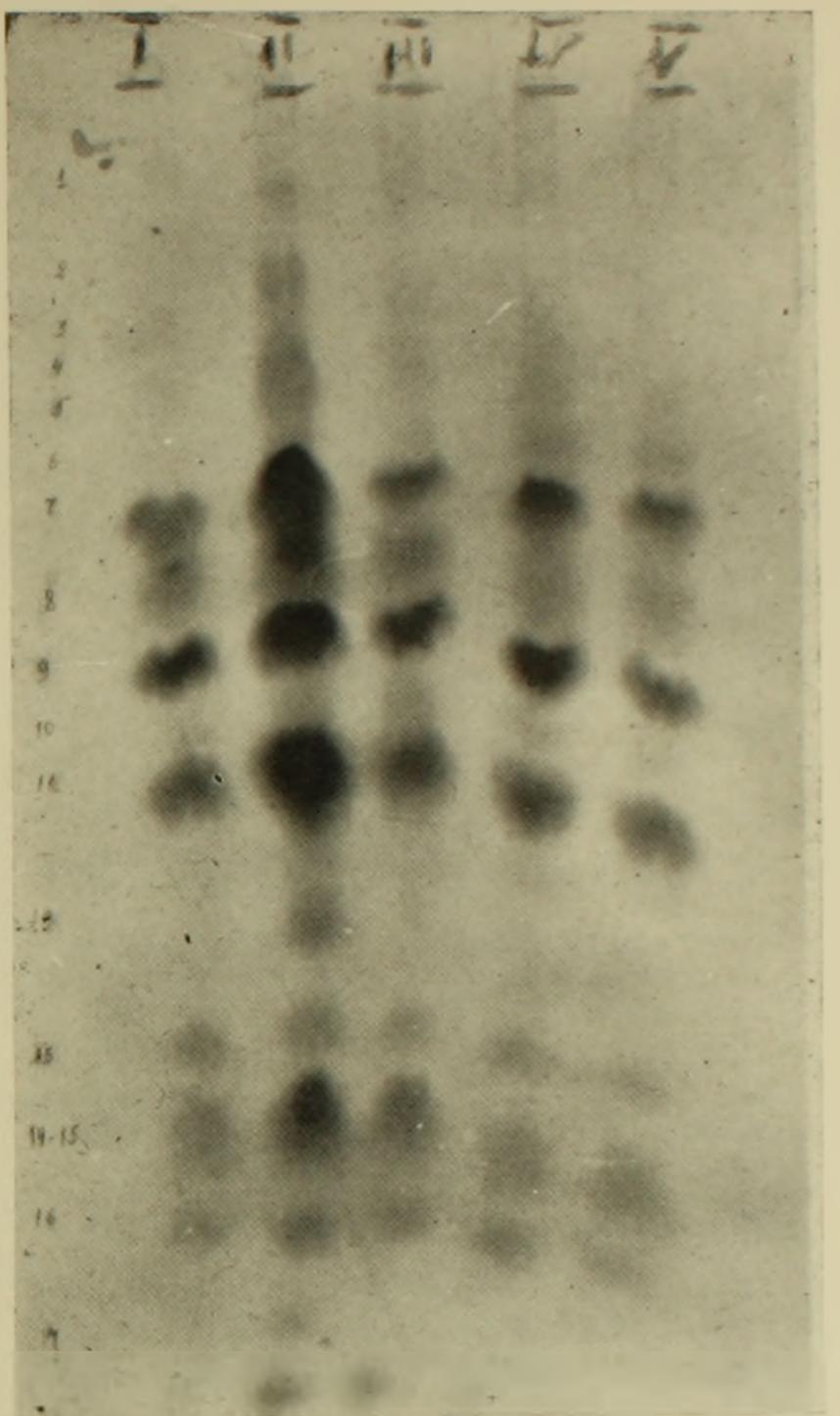


Рис. 2. В семенах, смоченных в течение 24-х часов. I—Арандани, II—Арандани×Гостианум 0237, III—Гостианум 0237, IV—Гостианум 0,237×Лютесценс 1163, V—Лютесценс 1163, 1—цистин и цистеин, 2—лизин, 3—аспарагин, 4—аргинин, 5—аспарагиновая к-та, 6—серин, 7—глицин, 8—глутаминовая к-та, 9—треонин, 10— α -аланин, 11— β -аланин, 12—пролин, 13— γ -аминомасляная к-та, 14—лейцин и изолейцин.

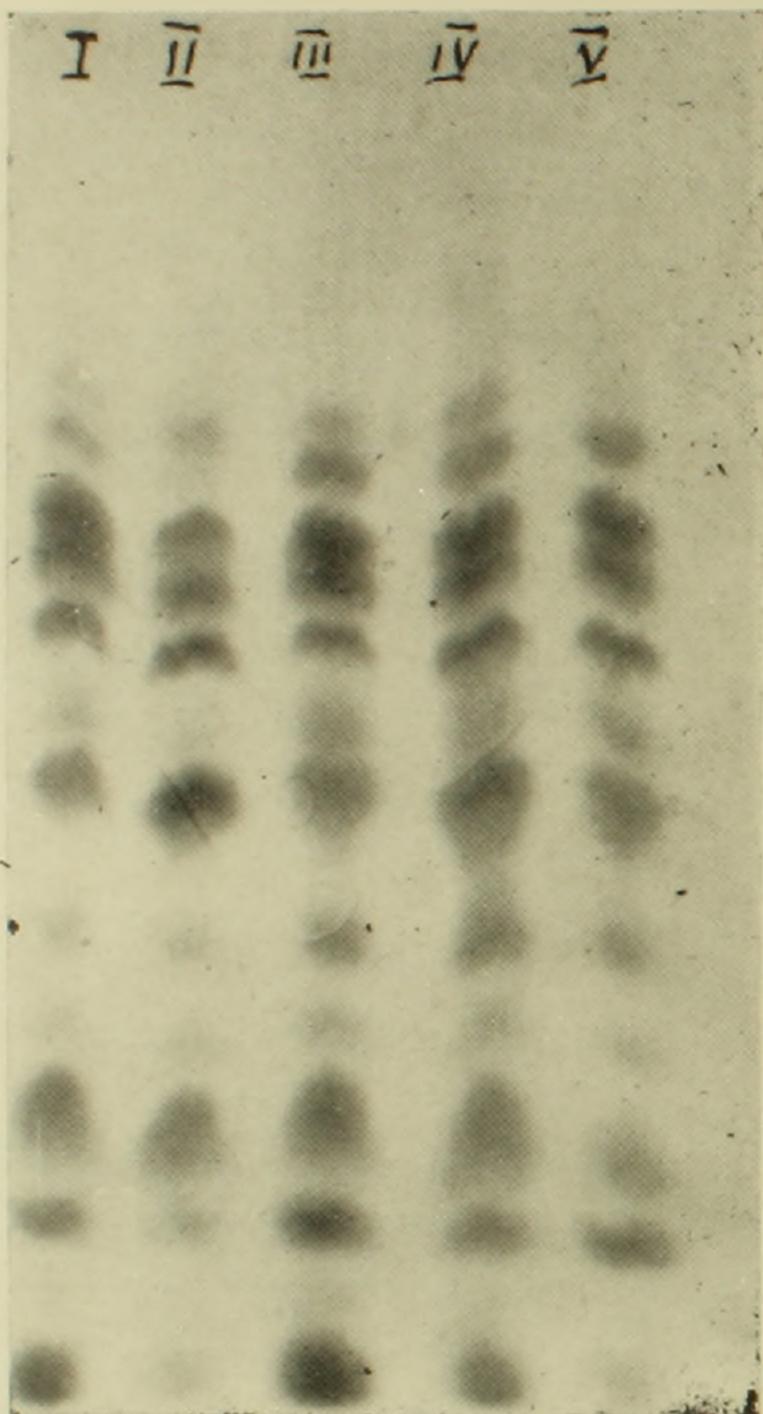


Рис. 3. Трехдневные ростки. I—Арандани, II—Арандани×Гостианум 0237, III—Гостианум 0237, IV—Гостианум 0237×Лютесценс 1163, V—Лютесценс 1163, 1—цистин и цистеин, 2—лизин, 3—аспарагин, 4—аргинин, 5—аспарагиновая к-та, 6—серин, 7—глицин, 8—глутаминовая к-та, 9—треонин, 10— α -аланин, 11— β -аланин, 12—пролин, 13— γ -аминомасляная к-та, 14—тирозин, 15—триптофан, 16—валин и метионин, 17—фенилаланин, 18—лейцин и изолейцин.

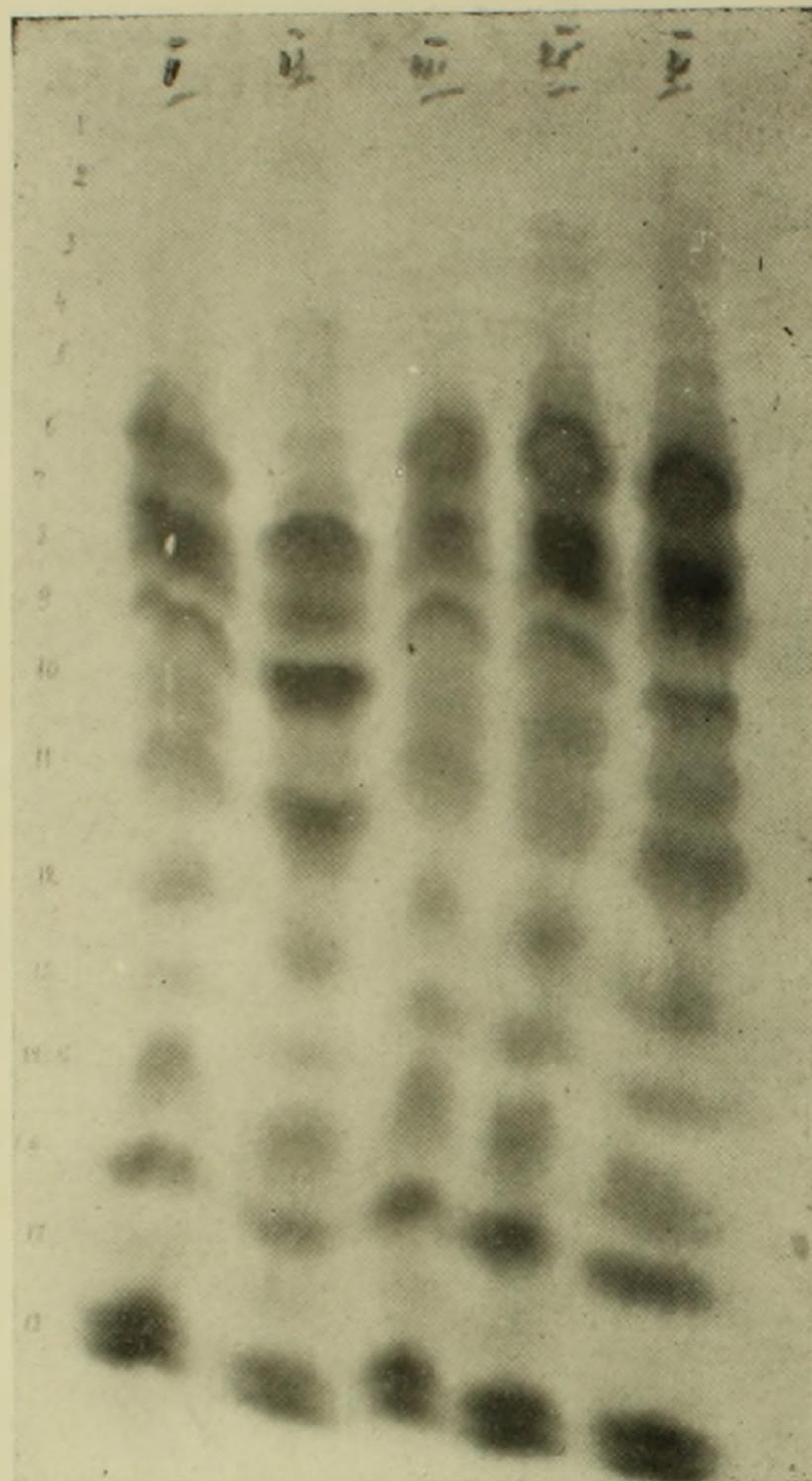


Рис. 4. Шестидневные ростки. I—Арандани×Гостианум 0237, II—Гостианум 0237, IV—Гостианум 0237×Лютесценс 1163, V—Лютесценс 1163, 1—цистин и цистеин, 2—лизин, 3—аспарагин, 4—аргинин, 5—аспарагиновая к-та, 6—серин, 7—глицин, 8—глутаминовая к-та, 9—треонин, 10— α -аланин, 11— β -аланин, 12—пролин, 13— γ -аминомасляная к-та, 14—тирозин, 15—триптофан, 16—валин и метионин, 17—фенилаланин, 18—лейцин и изолейцин.

отличается от родительских форм. Более того, он значительно уступает родительским формам по содержанию лейцина и изолейцина. У 6-дневных ростков (рис. 4) гибрид превышает родительские формы по содержанию α -аланина и пролина. По остальным аминокислотам он практически не отличается от родительских форм. В сухих семенах внутривидового гибрида Гостианум 0237 \times Лютесценс 1163 несколько преобладает содержание серина и глутаминовой кислоты, а по остальным аминокислотам гибрид почти не отличается от родительских форм. В содержании аминокислотного состава семян, смоченных в течение 24-х часов, а также 3- и 6-дневных ростков между гибридом Гостианум 0237 \times Лютесценс 1163 и его родительскими формами существенных различий не наблюдается.

Таким образом, наши данные показывают, что как у межвидового, так и внутривидового гибридов с некротическим генотипом закономерно нарушается пропорциональность ДНК и РНК в зародышах и в эндосперме семян, таким образом, что первые обедняются нуклеиновыми кислотами, а вторые—обогащаются. Наши данные показывают также, что комплементация генов некроза проявляется задолго до наступления фенотипической фазы в период оплодотворения и первых фаз формирования зиготы.

Межвидовой летальный гибрид пшеницы Арандани \times Гостианум 0237 отличается исключительно высокой активностью ферментов амилазы и каталазы. В результате ферментативного баланса и обменных процессов клетки в зерне и в молодых ростках его накапливается необычно большое количество белков, аминокислот и углеводов.

Некротические процессы, приводящие к смещению нуклеиновых кислот в зародыше и в эндосперме, а также к высокой активности ферментов амилазы и каталазы в зерне и в ростках, у межвидового летального гибрида Арандани \times Гостианум 0237 происходят значительно интенсивнее, чем у внутривидового летального гибрида Гостианум 0237 \times Лютесценс 1163. Кроме этого, зерно Арандани \times Гостианум 0237 по сравнению с родительскими формами содержит в два раза больше общего азота и белка, тогда как внутривидовой гибрид Гостианум 0237 \times Лютесценс 1163 по содержанию общего азота не превышает родительские формы больше, чем на один процент.

3- и 12-дневные ростки внутривидового летального гибрида Гостианум 0237 \times Лютесценс 1163, как и межвидового летального гибрида Арандани \times Гостианум 0237, по сравнению с родительскими формами отличаются исключительно высокой активностью фермента каталазы, что является признаком защитной реакции против вредного действия веществ перекисной природы, образовавшихся при нарушениях обменных процессов в организме растений при неблагоприятных внутренних условиях для данного генотипа.

Կ. Հ. ԲԱԲԱԶԱՆՅԱՆ, Զ. Ա. ՎԱՐԴԱՆՅԱՆ

ՆԵԿՐՈՋԻ ԴԵՆԵՐԻ ԿՈՄՊԼԵՄԵՆՏԱՑԻԱՆ ԵՎ ԲԻՈՔԻՄԻԱԿԱՆ
ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՑՈՐԵՆԻ ՀԻՔՐԻԴՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրության արդյունքները ցույց են տվել, որ ցորենի միջտեսակային և ներտեսակային նեկրոտիկ հիբրիդների մոտ խախտվում է ՌՆԹ-ի և ԴՆԹ-ի համաչափությունը: Հիբրիդի սաղմում պակասում է ԴՆԹ-ի քանակը, իսկ էնդոսպերմում ավելանում է ինչպես ԴՆԹ-ի, այնպես էլ ՌՆԹ-ի քանակը: Տվյալները ցույց են տալիս նաև, որ նեկրոզի գեների կոմպլեմենտացիայի ազդեցությունը իհայտ է գալիս շատ վաղ, նախքան ֆենոկրիտիկ ֆազայի սկսվելը, բեղմնավորման և զիգոտային ձևավորման շրջանում:

Ցորենի միջտեսակային լետալ հիբրիդ Արանդանի X Հոստիանում 0237-ը աչքի է ընկնում ֆերմենտներ ամիլազայի և կատալազայի անսովոր բարձր ակտիվությամբ: Ֆերմենտատիվ բալանսի և բջիջում նյութափոխանակության պրոցեսների խախտման շնորհիվ այդ հիբրիդի հատիկում և ծիլերում կուտակվում են մեծ քանակությամբ սպիտակուցներ, ածխաջրեր և այլ մետաբոլիտներ: Այս երևույթը, ինչպես նաև նուկլեինաթթուների տեղաշարժման պրոցեսը առավել ուժգնորեն է տեղի ունենում միջտեսակային հիբրիդի՝ Արանդանի X Հոստիանում 0237-ի մոտ, քան դա նկատվում է ներտեսակային լետալ հիբրիդի՝ Հոստիանում 0237 X Լյուտեսցենս 1163-ի մոտ:

Բացի այդ, Արանդանի X Հոստիանում 0237 հիբրիդի հատիկը իր ծնողական ձևերի համեմատությամբ երկու անգամ ավել ընդհանուր ազոտ և սպիտակուց է պարունակում, մինչդեռ ներտեսակային հիբրիդ Հոստիանում 0237 X Լյուտեսցենս 1163—ընդհանուր ազոտի պարունակությամբ ծնողական ձևերին պերազանցում է ամենաշատը մեկ տոկոսով: Սակայն վերջինս 3 և 12 օրակա ծիլերի, ինչպես և Արանդանի X Հոստիանում 0237-ի մոտ՝ ծնողական ձևերի համեմատությամբ աչքի է ընկնում կատալազ ֆերմենտի արտակարգ բարձր ակտիվությամբ: Հստ երևույթին, դա բույսի պաշտպանական ռեակցիան է՝ նրա մեջ նյութափոխանակության խախտման հետևանքով առաջացած և նրա համար թունավոր, մեծ քանակությամբ պերօքսիդային նյութերի դեմ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бабаджанян Г. А. Биологический журнал Армении, XXIII, 11, 1970.
2. Левидсон Дж. Биохимия нуклеиновых кислот. М., 1968.
3. Добротворцева В. Г., Будницкая Е. В., Столетов В. Н. С/х биология, 11, 3, 1967.
4. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. М., Мурри И. К. Методы биохимического исследования растений. М.—Л., 1952.
5. Саркисян Н. С., Бабаджанян Г. А., Мкртчян А. А. Биологический журнал Армении, XXIV, 8, 1971.
6. Саркисян Н. С., Мкртчян А. А., Бабаджанян Г. А. Биологический журнал Армении, XXIV, 4, 1971.
7. Плашков Б. П. Практикум по биохимии растений, 1968.
8. Федоров А. И. Методы математической статистики в биологии и опытно-деловом деле. Алма-Ата, 1967.