

А. А. СИМОНЯН, Р. Б. БАДАЛЯН

ФЕРМЕНТАТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ФРАКЦИЙ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ АТФазы ПЕЧЕНИ ПТИЦ

Из печени кур выделены четыре различные фракции митохондриальной АТФазы. Эти фракции отличаются активностью как общей, так и $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, Mg^{2+} , Ca^{2+} и ДНФ-зависимых АТФаз. Выделенные белки митохондриальной АТФазы обладают различной термоллабильностью и оптимумом рН действия.

В наших предыдущих работах было показано, что активность как общей, так и $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, и Mg^{2+} -зависимых АТФаз (КФ 3.6.1.3) митохондриальной фракции печени куриного эмбриона постепенно возрастает с 13-го дня развития и до вылупления цыпленка [5, 6]. Максимальная активность фермента наблюдалась после вылупления 1- и 9—17-дневных цыплят. Исследованиями одновременно было обнаружено, что отдельные популяции митохондрий, выделенные дифференциальным центрифугированием, отличаются своей АТФазной активностью. Из полученных данных можно сделать вывод о гетерогенности АТФаз в различных митохондриальных популяциях. Представляло интерес выделение из печени кур различных фракций митохондриальной АТФазы и изучение их ферментативных особенностей.

Выделение, очистка и изучение биохимических особенностей АТФазы мышц, печени и других объектов служили предметом многих исследований [2—4, 10—12, 16, 17, 22]. Однако имеющиеся данные относительно свойств выделенных препаратов митохондриальных АТФаз довольно разноречивы. Третьяковым [8, 9] из печени крыс выделены высокоактивные препараты митохондриальной АТФазы, обнаруживающие ряд сходных свойств.

Однако вопрос об отдельных митохондриальных белках печени, обнаруживающих АТФазную активность, является дискуссионным. Некоторые авторы приводят данные о наличии в митохондриях не более одной АТФазы [18, 21, 22]. Существует и противоположное мнение [15, 23, 24]. Миллс и Кохран [15], применяя ионообменную хроматографию, выделили из препарата АТФазы четыре фракции, различающиеся по ряду ферментативных свойств.

Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение ферментативных свойств различных фракций митохондриальных белков печени кур, обладающих АТФазной активностью.

Материал и методика. После декапитации кур на холоду удалялась печень, очищалась от прилегающей жировой ткани и связок, гомогенизировалась (30 сек) тефлоновым гомогенизатором типа Поттера [20] в среде 0,25 М сахарозы—0,05 М трис-НС!

буфера (рН 7,4) в соотношении 1:9. Ядра и цитоплазматические обломки осаждались при 600 g (20 мин), а митохондрии—6000 g (20 мин). Осадок митохондрий промывался в среде выделения и вновь центрифугировался при 6000 g (20 мин). Морфологический контроль показал гомогенность, целостность и подвижность выделенных митохондрий.

Выделение митохондриальной АТФазы проводилось по несколько модифицированному нами методу Селвина [22]. Полученная фракция митохондрий суспензировалась в 3—5 мл 0,25 М ледяной сахарозы и 0,05 М трис-НСI буфера (рН 7,4) и тонкой струей, при постоянном перемешивании, добавлялось 100 мл ацетона, охлажденного до -30° . Суспензия хорошо перемешивалась на магнитной мешалке и отфильтровывалась через бумажный фильтр. Осадок высушивался в вакуум—эксикаторе в присутствии силикателя и использовался для экстракции АТФазы. Экстракция АТФазы проводилась в 0,05 М трис-НСI буфере (рН 7,4), с добавлением 1 мл буфера на 10 мг полученного ацетонового порошка (при постоянном перемешивании на магнитной мешалке). После экстракции растворимой АТФазы суспензия центрифугировалась при 16000 g 10 мин. Центрифугат выливался в мерный цилиндр, а осадок экстрагировался новой порцией буфера и вновь центрифугировался. Общий центрифугат высаливался сернокислым аммонием в течение часа при постоянном перемешивании на магнитной мешалке. Затем раствор центрифугировался при 16000 g (15 мин) и осадок разводился в 2—3 мл 0,05 М трис-НСI буфера (рН 7,4). Суспензия диализировалась при комнатной температуре против 3—5 л 0,05 М трис-НСI буфера при постоянном перемешивании магнитной мешалкой. После диализа раствор фермента использовался в опытах.

Для выделения отдельных фракций митохондриальной АТФазы линейный градиент трис-НСI буфера создавался по методу Петерсона и Хейслера [18]. Сбор фракций осуществлялся при помощи автоматического коллектора.

Определение активности препаратов АТФазы проводилось при 37° в среде, содержащей $MgCl_2$ —10 мМ (или $NaCl$ —100 + KCl —120, $CaCl_2$ —20 мМ, 2,4-динитрофенола—0,0005 М) в конечной концентрации, 0,2 мл полученного ферментного препарата и 4 мМ АТФ (Sigma). Объем доводился до 2 мл 0,05 М трис-НСI буфером (рН 7,4). Время инкубации 1 час. Реакция останавливалась добавлением 6 мл 5%-ой охлажденной ТХУ. Неорганический фосфат определялся по методу Лоури и Лопез с некоторыми видоизменениями [7, 13, 19]. Количество белка устанавливалось по методу Лоури и сотр. [14]. Данные обработаны статистически [1].

Результаты и обсуждение. Методом хроматографии на колонке ДЕАЕ-целлюлозы в линейном градиенте трис-НСI буфера полученный суммарный препарат АТФазы был распределен на 46 фракций. Оказалось, что АТФазная активность обнаруживается во всех фракциях элюата, однако наивысшей удельной активностью обладают четыре фракции, условно обозначенные нами как I, II, III и IV.

Из полученных результатов видно, что выделенные фракции обладают неодинаковой АТФазной активностью (табл. 1). Самой высокой АТФазной активностью обладает I фракция, затем II и IV. Во всех фракциях наивысшей активностью отличаются Mg^{2+} и Ca^{2+} -зависимые АТФазы. Низка активность $Na^+ + K^+$ и ДНФ-стимулируемых АТФаз. Интересно отметить, что добавленные неорганические катионы в отдельных ферментных препаратах неодинаково стимулируют АТФазную активность. Так, например, в присутствии ионов натрия и калия прирост активности фермента по сравнению с контролем повышается в 1,37, 1,07, 1,80 и 1,30 раза в I, II, III и IV фракциях соответственно. При добавлении ионов магния эти цифры составляют 14,0, 12,2, 15,4 и 9,8 соответственно. Аналогичное повышение активности фермента наблюдается также при добавлении ионов кальция (табл. 1).

Таблица 1

Влияние неорганических катионов и ДНФ на различные фракции митохондриальной АТФазы печени кур (Р в мкатамах/мг белка). $M \pm m$

Условия опыта	Фракции			
	I	II	III	IV
Инкубированный контроль (без добавления активаторов)	$0,66 \pm 0,04$ (4)	$0,52 \pm 0,04$ (4)	$0,12 \pm 0,01$ (4)	$0,28 \pm 0,03$ (4)
$Na^+ + K^+$	$0,91 \pm 0,04$ (4)	$0,56 \pm 0,02$ (4)	$0,21 \pm 0,01$ (4)	$0,36 \pm 0,01$ (4)
Mg^{2+}	$9,20 \pm 0,07$ (4)	$6,34 \pm 0,39$ (4)	$1,85 \pm 0,08$ (4)	$2,76 \pm 0,07$ (4)
Ca^{2+}	$5,41 \pm 0,10$ (4)	$4,46 \pm 0,30$ (4)	$1,03 \pm 0,07$ (4)	$1,58 \pm 0,01$ (4)
ДНФ	$0,96 \pm 0,12$ (4)	$0,41 \pm 0,02$ (4)	$0,22 \pm 0,04$ (4)	$0,28 \pm 0,05$ (4)

В присутствии ДНФ активность АТФазы в I и III фракциях несколько повышается по сравнению с контролем (без добавления активаторов). Однако во II и IV фракциях активность фермента почти не меняется.

Как видно из полученных данных, выделенные из митохондрий печени кур отдельные белковые фракции обладают неодинаковой АТФазной активностью и в различной степени стимулируются ионами Na, K, Mg, Ca, а также ДНФ.

В следующей серии опытов мы изучали влияние замораживания и оттаивания на активность различных фракций митохондриальной АТФазы. Замораживание выделенных фракций проводилось при -37° . Полученные результаты свидетельствуют о том, что при замораживании и оттаивании ферментных препаратов активность как Mg^{2+} , так и Ca^{2+} -зависимых АТФаз во всех выделенных фракциях несколько повышается (табл. 2).

Таблица 2

Влияние замораживания и оттаивания на различные фракции митохондриальной АТФазы печени кур (Р в мкатамах/мг белка). $M \pm m$

Активаторы	Фракции			
	I	II	III	IV
Mg^{2+}	$10,35 \pm 0,04$ (10)	$8,68 \pm 0,07$ (10)	$2,07 \pm 0,03$ (10)	$3,25 \pm 0,10$ (10)
Ca^{2+}	$6,00 \pm 0,08$ (10)	$4,63 \pm 0,07$ (10)	$1,28 \pm 0,07$ (10)	$2,25 \pm 0,06$ (10)

Температура замораживания -37° .

По данным Рэкера [4], препараты АТФазы, выделенные из сердечной мышцы быка, при охлаждении до 0° очень быстро теряют свою активность. В дальнейшем выяснилось, что в процессе хранения фермент постепенно теряет чувствительность к холоду. Например, свежий раствор АТФазы, выдержанный в течение 15 мин при 0° инактивировался на 80% по сравнению с контролем, в то время, как раствор двухдневной давности инактивировался в тех же условиях всего на 20%. Одновременно автором показано, что чувствительность к холоду в присутствии одновалентных анионов выше, чем при двухвалентных.

В отношении влияния низких температур на активность препаратов фермента наши данные расходятся с результатами, полученными Третьяковым [9] на фракциях АТФазы митохондрий печени крыс. В этих опытах при инкубации фракций АТФазы при 4° в течение 12 час. активность фермента понижается почти на 90%.

Представляло определенный интерес изучение влияния температурного фактора на активность фермента в различных его препаратах, выделенных из митохондрий печени кур. В этой серии опытов пробы с фракциями митохондриальной АТФазы подвергались в течение 10 мин термообработке при $45-100^{\circ}$. Результаты экспериментов показали, что различные фракции митохондриальной АТФазы неодинаково реагируют на высокие температуры среды. При 80° во всех фракциях фермент почти полностью инактивируется (табл. 3). При 70° АТФаза в различных фракциях не одинаково теряет часть своей активности. Так, например, активность Mg^{2+} -зависимой АТФазы в I фракции при 70° термообработке подавляется в 2,1 раза по сравнению с контролем (37°), во II фракции—3,4, в III—6,5, а в IV—всего в 2,5 раза (табл. 3). Как видно из приведенных данных, большей термоустойчивостью наделена АТФаза I фракции, а термолабильностью—фермент III фракции. Аналогичная картина влияния температурного фактора наблюдается при изучении активности Ca^{2+} -зависимой АТФазы в различных фракциях.

В следующей серии опытов исследовалось влияние рН на активность изолированных препаратов АТФазы. Опыты проведены в довольно широком диапазоне рН 6,5—9,0. Из данных, приведенных в табл. 4, видно, что $Na^{+} + K^{+}$ -зависимая АТФазная активность достигает максимума в интервале рН среды 6,5—7,4. При рН 7,8 активность фермента постепенно понижается и в I фракции при рН 9,0 уменьшается наполовину по сравнению с первоначальной, во II фракции активность фермента при рН 9,0 сокращается в 5,6 раза, по сравнению с рН 6,5, в III и IV фракциях активность фермента при рН 9,0 полностью исчезает.

Из результатов этой серии опытов видно, что как Mg^{2+} , так и Ca^{2+} -зависимые АТФазы имеют довольно широкий рН-оптимум активности (табл. 5 и 6). Высокая активность фермента при различных рН с небольшими отклонениями сохраняется во всех выделенных фракциях.

Интересные данные получены в отношении влияния рН на ДНФ-стимулируемую АТФазу в различных ферментных препаратах печени кур. В этих опытах высокая активность ДНФ-стимулируемой АТФазы

Таблица 3

Влияние температурного фактора на различные фракции митохондриальной АТФазы печени кур (Р в мкатомах/мг белка), $M \pm m$

Температура термообработки	Mg-зависимая АТФаза				Ca-зависимая АТФаза			
	ф р а к ц и и				ф р а к ц и и			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
37°	$9,61 \pm 0,08$ (4)	$9,16 \pm 0,34$ (4)	$2,16 \pm 0,02$ (4)	$3,57 \pm 0,05$ (4)	$5,77 \pm 0,13$ (4)	$4,54 \pm 0,01$ (4)	$1,29 \pm 0,05$ (4)	$2,09 \pm 0,06$ (4)
45°	$8,73 \pm 0,10$ (4)	$8,82 \pm 0,31$ (4)	$1,88 \pm 0,18$ (4)	$3,69 \pm 0,09$ (4)	$5,44 \pm 0,07$ (4)	$4,85 \pm 0,14$ (4)	$1,22 \pm 0,04$ (4)	$1,94 \pm 0,08$ (4)
50°	$7,78 \pm 0,10$ (4)	$6,20 \pm 0,26$ (4)	$2,07 \pm 0,02$ (4)	$3,28 \pm 0,08$ (4)	$5,34 \pm 0,14$ (4)	$3,54 \pm 0,09$ (4)	$1,24 \pm 0,04$ (4)	$2,48 \pm 0,09$ (4)
60°	$7,96 \pm 0,02$ (4)	$6,66 \pm 0,22$ (4)	$1,28 \pm 0,01$ (4)	$2,52 \pm 0,06$ (4)	$3,66 \pm 0,11$ (4)	$3,06 \pm 0,16$ (4)	$0,78 \pm 0,07$ (4)	$1,15 \pm 0,07$ (4)
70°	$4,51 \pm 0,07$ (4)	$2,72 \pm 0,23$ (4)	$0,33 \pm 0,07$ (4)	$1,43 \pm 0,03$ (4)	$3,14 \pm 0,08$ (4)	$1,73 \pm 0,26$ (4)	$0,11 \pm 0,01$ (4)	$0,49 \pm 0,05$ (4)
80°	$0,07 \pm 0,03$ (4)	$0,08 \pm 0,05$ (4)	0 (4)	0 (4)	$0,18 \pm 0,02$ (4)	$0,56 \pm 0,06$ (4)	0 (4)	0 (4)
100°	0 (4)	$0,08 \pm 0,001$ (4)	0 (4)	0 (4)	$0,05 \pm 0,001$ (4)	$0,08 \pm 0,001$ (4)	0 (4)	0 (4)

Время инкубации 1 час при 37°.

Время термообработки 10 мин.

Таблица 4

Влияние рН среды на различные фракции митохондриальной
Na⁺ + K⁺-зависимой АТФазы (Р в мкатамах/мг белка), М±m

рН	Ф р а к ц и и			
	I	II	III	IV
6,5	1,70±0,01 (4)	0,56±0,03 (4)	0,26±0,04 (4)	0,32±0,01 (4)
7,0	1,76±0,10 (4)	0,51±0,06 (4)	0,21±0,01 (4)	0,27±0,01 (4)
7,4	1,00±0,06 (4)	0,51±0,04 (4)	0,19±0,01 (4)	0,21±0,001 (4)
7,8	0,99±0,03 (4)	0,37±0,05 (4)	0,08±0,01 (4)	0,02±0,001 (4)
8,0	1,16±0,02 (4)	0,13±0,001 (4)	0,03±0,001 (4)	0,04±0,001 (4)
8,5	0,82±0,02 (4)	0,13±0,001 (4)	0,03±0,001 (4)	0,06±0,001 (4)
9,0	0,80±0,01 (4)	0,10±0,001 (4)	0 (4)	0,03±0,001 (4)

Таблица 5

Влияние рН на различные фракции митохондриальной
Mg²⁺-зависимой АТФазы (Р в мкатамах/мг белка), М±m

рН	Ф р а к ц и и			
	I	II	III	IV
6,5	10,59±0,36 (4)	6,74±0,10 (4)	1,49±0,02 (4)	2,69±0,02 (4)
7,0	10,07±0,40 (4)	7,23±0,30 (4)	1,52±0,04 (4)	2,97±0,01 (4)
7,4	10,07±0,40 (4)	7,23±0,30 (4)	1,60±0,07 (4)	2,73±0,04 (4)
7,8	9,67±0,18 (4)	8,36±0,04 (4)	1,70±0,01 (4)	3,01±0,01 (4)
8,0	9,51±0,17 (4)	8,33±0,10 (4)	1,80±0,10 (4)	2,95±0,02 (4)
8,5	9,35±0,11 (4)	8,14±0,04 (4)	1,80±0,10 (4)	2,63±0,01 (4)
9,0	9,27±0,16 (4)	6,83±0,03 (4)	1,70±0,05 (4)	2,98±0,01 (4)

отмечается в I фракции при рН 6,5—7,0 (табл. 7). При рН 7,4 активность фермента снижается, при рН 9,0 она в 2,7 раза меньше, чем при рН 6,5. Во II фракции подавление активности фермента наблюдается при рН 7,0. Более широкий диапазон действия ДНФ-стимулируемой АТФазы отмечается в III фракции.

Таблица 6

Влияние pH на различные фракции митохондриальной Ca^{2+} -зависимой АТФазы (Р в мкатомах/мг белка), $\text{M} \pm \text{m}$

pH	Ф р а к ц и и			
	I	II	III	IV
6,5	$6,22 \pm 0,10$ (4)	$3,72 \pm 0,06$ (4)	$1,11 \pm 0,04$ (4)	$2,05 \pm 0,03$ (4)
7,0	$6,20 \pm 0,20$ (4)	$3,68 \pm 0,08$ (4)	$0,95 \pm 0,07$ (4)	$1,71 \pm 0,03$ (4)
7,4	$5,79 \pm 0,26$ (4)	$4,14 \pm 0,05$ (4)	$1,00 \pm 0,10$ (4)	$1,80 \pm 0,02$ (4)
7,8	$5,56 \pm 0,17$ (4)	$4,33 \pm 0,10$ (4)	$1,00 \pm 0,10$ (4)	$1,93 \pm 0,05$ (4)
8,0	$5,50 \pm 0,09$ (4)	$4,30 \pm 0,08$ (4)	$1,31 \pm 0,20$ (4)	$2,16 \pm 0,11$ (4)
8,5	$5,72 \pm 0,05$ (4)	$4,21 \pm 0,08$ (4)	$1,11 \pm 0,04$ (4)	$2,02 \pm 0,02$ (4)
9,0	$5,63 \pm 0,17$ (4)	$4,01 \pm 0,10$ (4)	$1,13 \pm 0,05$ (4)	$1,88 \pm 0,01$ (4)

Таблица 7

Влияние pH на различные фракции митохондриальной ДНФ-зависимой АТФазы (Р в мкатомах/мг белка), $\text{M} \pm \text{m}$

	Ф р а к ц и и			
	I	II	III	IV
6,5	$2,59 \pm 0,20$ (4)	$1,38 \pm 0,03$ (4)	$0,26 \pm 0,001$ (4)	$0,54 \pm 0,001$ (4)
7,0	$2,52 \pm 0,24$ (4)	$0,89 \pm 0,04$ (4)	$0,22 \pm 0,03$ (4)	$0,80 \pm 0,01$ (4)
7,4	$1,91 \pm 0,19$ (4)	$0,90 \pm 0,03$ (4)	$0,26 \pm 0,01$ (4)	$0,56 \pm 0,011$ (4)
7,8	$1,55 \pm 0,17$ (4)	$0,80 \pm 0,01$ (4)	$0,26 \pm 0,001$ (4)	$0,51 \pm 0,01$ (4)
8,0	$1,34 \pm 0,02$ (4)	$0,57 \pm 0,01$ (4)	$0,29 \pm 0,001$ (4)	$0,39 \pm 0,001$ (4)
8,5	$0,99 \pm 0,04$ (4)	$0,47 \pm 0,02$ (4)	$0,25 \pm 0,005$ (4)	$0,22 \pm 0,003$ (4)
9,0	$0,94 \pm 0,07$ (4)	$0,32 \pm 0,01$ (4)	$0,26 \pm 0,001$ (4)	$0,20 \pm 0,001$ (4)

Таким образом, как видно из результатов исследований, АТФазы, стимулируемые двухвалентными ионами, имеют более широкий pH-оптимум активности. Действие $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, а также ДНФ-зависимых АТФаз проявляется в кислой или нейтральной средах. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что выделенные из печени кры-

сы ферментные препараты тоже гидролизуют АТФ в широком диапазоне значений рН [8].

На основании совокупности полученных данных можно заключить следующее. Четыре различные фракции митохондриальной АТФазы, выделенные из печени взрослых кур, отличаются между собой активностью как общей, так и $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, Mg^{2+} , и ДНФ-зависимых АТФаз. Эти фракции отличаются также своей термолабильностью и оптимумом действия рН. Полученные результаты позволяют предположить, что выделенные белки митохондриальной АТФазы печени кур по своим ферментативным и физико-химическим свойствам отличаются между собой.

Институт биохимии
АН АрмССР

Поступило 29.V 1974 г.

Ա. Ա. ՄԻՄՈՆՅԱՆ, Թ. Բ. ԲՈՒԱԶԱՆ

ԹԹՉՈՒՆՆԵՐԻ ԼՅԱՐԴԻ ՄԻՏՈՔՈՆԴՐԻԱԼ ԱՏՖԱՊԱՅԻ ՏԱՐԲԵՐ ՖՐԱԿՑԻԱՆԵՐԻ ՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ներկա աշխատանքում մենք նպատակահարմար համարեցինք հավի լյարդից անջատել միտոքոնդրիալ ԱՏՖազայի առանձին ֆրակցիաներ և ուսումնասիրել նրանց ֆերմենտային հատկությունները: Հավի լյարդի միտոքոնդրիաների ացետոնային փոշու ջրալուծ ԱՏՖազայի էքստրակցման, ամոնիում սուլֆատով նրա աղացման, դիալիզման և այնուհետև սյունային քրոմատոգրաֆիայի եղանակով ստացվել են ԱՏՖ-ները ինտենսիվ հիդրոլիզելու հատկությամբ օժտված շորս տարբեր ֆրակցիաներ: Այդ ֆրակցիաներում ուսումնասիրվել են ինչպես ընդհանուր, այնպես էլ անօրգանական տարբեր կատիոններով (Na , K , Mg , Ca) և ԴՆՖ-խթանվող ԱՏՖազաների ակտիվությունը: Հետազոտվել են սառեցման և հալեցման, ջերմային գործոնի, ինչպես նաև միջավայրի ջրածին իոնների խտության ազդեցությունը միտոքոնդրիալ ԱՏՖազայի տարբեր ֆրակցիաների հիդրոլիտիկ հատկության վրա:

Հետազոտություններից պարզվել է, որ հավի լյարդի միտոքոնդրիաներից անջատված շորս պատրաստուկներն իրարից տարբերվում են ինչպես ընդհանուր, այնպես էլ անօրգանական տարբեր կատիոններով խթանվող ԱՏՖազային ակտիվությամբ: Սառեցումը և հալեցումը, բարձր ջերմաստիճաններում թերմոմշակումը, ինչպես նաև միջավայրի ջրածին իոնների տարբեր կոնցենտրացիաները տարբեր ազդեցություն ունեն անջատված միտոքոնդրիալ ԱՏՖազայի առանձին ֆրակցիաների վրա: Ստացված արդյունքները հիմք են տալիս պնդելու, որ հավի լյարդի միտոքոնդրիաներից անջատված ԱՏՖազային տարբեր ֆրակցիաները իրենց ֆերմենտային հատկություններով իրարից զգալիորեն տարբերվում են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Закутинский Д. И., Селиванова Л. И. Биологическая оценка препаратов для профилактики и лечения лучевой болезни, 97, 1960.
2. Казакова Т. Б., Нейфах С. А. В сб.: Химия и обмен углеводов. М., 272, 1965.
3. Поглазов Б. Ф., Волкова А. И., Зотин А. Н. Цитология, 5, 3, 338, 1963.
4. Рэкер Э. Биоэнергетические механизмы, М., 1967.
5. Симонян А. А. Некоторые стороны энергетического обмена в онтогенезе кур, Ереван, 1970.
6. Симонян А. А. Автореф. докт. диссерт., Ереван, 1973.
7. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи, М., 1962.
8. Третьяков А. В. Цитология, 14, 6, 739, 1972.
9. Третьяков А. В. Цитология, 14, 7, 906, 1972.
10. Bemies J., Bryant G., Argos J., Argos M. J. mol. biol., 33, 299, 1968.
11. Bulos B., Racker E. J. Biol. Chem., 243, 2901, 1968.
12. Conover T., Barany M. Biochim. biophys. acta. 127, 235, 1966.
13. Lowry O. H., Lopez J. A. J. Biol. Chem., 162, 421, 1946.
14. Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Biol. Chem., 193, 265, 1951.
15. Mills R., Cochran D. Comp. biochem. physiol., 20, 919, 1967.
16. Ohnishi T., Ohnishi T. J. Biochem. (Japan), 51, 380, 1962.
17. Peterson T. Biochem. biophys. res. comm., 12, 492, 1963.
18. Peterson T., Heisler Ch. Biochem. biophys. res. comm., 12, 492, 1963.
19. Pell J. L., Loughman B. C. Biochem. J., 65, 709, 1957.
20. Potter V. R., Elvehjem C. A. J. Biol. Chem., 114, 2, 495, 1936.
21. Pullman M., Penefsky H., Datta A., Racker E. J. Biol. Chem., 235, 3322, 1960.
22. Selwyn M. Biochem. J., 195, 279, 1967.
23. Vallejos R., Slater E. Biochim. biophys. acta, 143, 441, 1967.
24. Vallejos R., Berg V. D., Slater E. Biochim. biophys. acta., 153, 503, 1968.