

2. Диксон М., Узбб Э. Ферменты. М., 1966.
3. Дургарьян С. С., Мартиросов С. М. Биофизика, 25, 654, 1980.
4. Никольский Б. П., Матерова Е. А. Ионселективные электроды. Л., 1980.
5. Хачатрян А. Ж., Дургарьян С. С., Мартиросов С. М. Биофизика, 1986 (в печати).
6. Шлегель Г. Общая микробиология. М., 1972.
7. Bakker E. P., Harold F. M. J. Biol. Chem., 255, 433, 1980.
8. Berger E. A., Heppel L. A. J. Biol. Chem., 249, 24, 7747, 1974.
9. Bourd G. J., Martirosov S. M. Bioelectrochem. Bioenergetics, 10, 315, 1983.
10. Brey R. N., Beck J. C., Rosen B. P. Biochem. Biophys. Res. Commun., 83, 4, 1589 1978.
11. Brey R. N., Beck J. C., Rosen B. P. J. Biol. Chem., 255, 39, 1980.
12. Damadian R. J. Bact., 95, 113, 1968.
13. Damadian R. Biophys. J., 11, 39, 1971.
14. Durgaryan S. S., Martirosov S. M. Bioelectrochem. Bioenergetics, 5, 554, 1978.
15. Durgaryan S. S., Martirosov S. M. Bioelectrochem. Bioenergetics, 5, 561, 1978.
16. Durgaryan S. S., Martirosov S. M. Bioelectrochem. Bioenergetics, 5, 567, 1978.
17. Epstein W., Laimins L. Trends Biochem. Sci., 5, 21, 1980.
18. Epstein W., Schultz S. G. J. Gen. Physiol., 49, 2, 221, 1965.
19. Epstein W., Schultz S. G. In: Microbial Protoplasts, spheroplasts and L-form. Guze L. B., Baltimore, 1969.
20. Grinlaviene B., Chmelianskutte V., Grlntus L. Biochem. Biophys. Res. Commun. 56, 206, 1974.
21. Heefner D. I. Mol. Cell. Biochem., 11, 81, 1982.
22. Luria S. E. In: The Bacteria, Eds. Gunstalus J. C., Stanley R. J., N.-Y., 1960.
23. Lippman E. A., Topaly V. P. Biochem. Biophys. Acta, 163, 125, 1968.
24. Martirosov S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenergetics, 8, 605, 1981.
25. Martirosov S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenergetics, 11, 29, 1983.
26. Martirosov S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenergetics, 9, 459, 1982.
27. Martirosov S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenergetics, 13, 1955, 1984.
28. Martirosov S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenergetics, 13, 248, 1985.
29. Padan E., Zilberstein D., Rottenberg H. European J. of Biochem., 63, 533, 1976.
30. Powell E. O. Sci. Food. Agric., 1, 1963.]
31. Rhoads D. B., Waters F. B., Epstein W. J. Gen. Physiol., 67, 325, 1976.
32. Schultz S. G., Solomon A. K. J. Gen. Physiol., 45, 355, 1961.
33. Weiden P. Senior Thesis, Harvard College, 1963.

Ереванский государственный университет,  
кафедра биофизики

Поступило 15.XI 1985 г.

«Биолог. ж. Армения» г. XXXIX, № 3, 1986

УДК 577.23

## $\Delta\psi_{\text{H}}$ У РАЗЛИЧНЫХ БАКТЕРИЙ

А. А. ТРЧУНЯН, В. А. ТЕР-НИКОГОСЯН

Анаэробно выращенные *Escherichia coli* K-12 (*v*), *Salmonella typhimurium* LT-2 поддерживают  $\Delta\psi_{\text{H}}$  F около 150 мВ.  $\Delta\psi$  у дезэнергизованных бактерий и иле-мутантов *E. coli* AN 120, *S. typhimurium* TH-31 включает  $\text{DCC}^+$  — чувствительную компоненту. Глюкоза приводит к кратковременному увеличению  $\Delta\psi$  у диких типов бактерий, не обработанных EDTA. Аэробно выращенные бактерии и аэробные *Micrococcus lysodeikticus* имеют высокий  $\Delta\psi$ , соответствующий распределению  $\text{K}^+$  между клеткой и средой. Дыхательная цепь является, возможно, мощным генератором  $\Delta\psi$ , имеющего существенное значение для регуляции функций аэробных бактерий.

Անաերոբ պայմաններում աճեցված *Escherichia coli* K-12 (1), *Salmonella typhimurium* LT-2 բակտերիաները պահպանում են  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}/F$  մաս 150 մՎ:  $\Delta\bar{\mu}$ ՝ ղեկնեղողացված բակտերիաների և *E. coli* AN 120, *S. typhimurium* TH-31 սոս-մասանաների մաս ունի ղեկնեղողացված կարրոդիմիդ-գլյուկոզ կոմպոնենտ, էթիլենդիամինտետրաբարեթախաթմիզով լմշակված բակտերիաների վայրի սիդերի մաս գլյուկոզան հանգեցնում է  $\Delta\bar{\mu}$ -ի կարճատև մեծացման: Անոբ պայմաններում աճեցված բակտերիաները և անոբ *Micrococcus lysodeikticus* ունեն բարձր  $\Delta\bar{\mu}$ , որի արժեքը համընկնում է բջջի և միջավայրի միջև  $\Delta K^+$ -ի բաշխմանը: Շնչառական շղթան հանդիսանում է  $\Delta\bar{\mu}$ -ի հզոր գեներատոր, որն անոբ բակտերիաների ֆունկցիաների կարգավորման համար ունի էական նշանակություն:

Anaerobically grown *Escherichia coli* K-12 (1), *Salmonella typhimurium* LT-2 have a proton-motive force  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}/F$  equal to 150 mV,  $\Delta\bar{\mu}$  of bacteria and of the unc-mutants *E. coli* AN 120, *S. typhimurium* TH-31 in the media without energy source has DCC-sensitive component. Glucose leads to the short-time increase of  $\Delta\bar{\mu}$  in wild types of bacteria, not treated with EDTA. Aerobically grown bacteria and aerobic *Micrococcus lysodeikticus* have the high  $\Delta\bar{\mu}$  which is in good conformity with the  $K^+$  distribution between the cells and a medium. Respiratory chain is powerful generator of  $\Delta\bar{\mu}$ , which has essential role for regulation of function in aerobic bacteria.

Ключевые слова: анаэробно и аэробно выращенные бактерии,  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ , мембранной потенциал, градиент pH, транспорт  $K^+$ .

Мембранная форма энергии —  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$ , постулированная Мэттеллом [19] в качестве энергетического посредника между дыхательной или фотосинтетической цепью мембраны и системой синтеза АТФ-и-АТФ-синтетазой и нашедшая экспериментальные подтверждения на бактериях [3, 4, 13], состоит из двух компонентов: электрического и химического:

$$\frac{\Delta\bar{\mu}_{H^+}}{F} = \Delta\psi + Z\Delta pH, \text{ где } Z = \frac{2,3RT}{F} \text{ или равен } 58,8 \text{ мВ при}$$

20° и 61,1 мВ при 37°С. Распределение энергии  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$  между двумя компонентами зависит от условий среды и потребностей клетки. При перенесении *E. coli*, поддерживающих нейтральный внутриклеточный pH, в кислую среду  $\Delta pH$  возрастает [20, 25]. Поглощение  $K^+$  у *E. coli*, вызывающее рассеяние  $\Delta\psi$ , приводит к повышению  $\Delta pH$  [1, 7].

$\Delta\bar{\mu}_{H^+}$  играет существенную роль в энергозависимых явлениях у бактерий. Он служит источником энергии для таких процессов, как синтез АТФ, трансгидрогеназные реакции, транспорт ряда ионов и веществ, подвижность клеток и другие [1, 3, 4, 13].

Определению и исследованию  $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$  у различных бактерий посвящена настоящая работа.

**Материал и методика.** Бактерии и реактивы. Краткое описание бактерий, использованных в работе, дано в табл. 1. Использовали стандартные буферные растворы (Radiometer, Дания), трие (Reanal, Венгрия), тетрафенилфосфоний (TRP+) бромистый (Chemapol, Чехословакия), N,N'-дициклогексилкарбодимид (DCC), салициловую кислоту (Sigma, США) и другие реактивы отечественного производства.

**Подготовка бактерий к эксперименту.** В анаэробных условиях бактерии выращивали в 800 мл пептонной среды с глюкозой [9] в 1-литровой колбе, в аэробных — в 150 мл солевой среды с сукцинатом [11] в 1-литровой колбе, непрерывно встряхиваемой. Росли в течение 16—22 ч при 37°. *M. lysodeikticus* выращивали в 150 мл солевой среды с глюкозой [23], в 1-литровой колбе, непрерывно встряхиваемой, при 28°. Бактерии обрабатывали этилендиаминтетрауксусной кислотой (EDTA) в концентрации 10 (*E. coli*) или 20 мМ (*S. typhimurium*, *M. lysodeikticus*, *L. salivarius*)

В остальном их подготовка к эксперименту не отличалась от ранее описанной [5, 9]. Титр бактерий определяли подсчетом колоний после высева на твердые среды, титр молочнокислых бактерий *L. salivarius*—методом предельных разведений. Размеры бактерий определяли с помощью микроскопа «Биолам» с окуляр-микрометром (ЛОМО).

Таблица 1. Краткая характеристика бактерий, использованных в работе

Бактерии	Генотип	Предоставлен	Литература
<i>E. coli</i> K-12 (λ)	дикий тип	Генетическим центром в Нью-Хейвене (США)	[9]
<i>E. coli</i> AN 120	мутант ипсА		
<i>S. typhimurium</i> LT-2	дикий тип	В. Сакаьяном (ИИТИ аминокислот, г. Ереван)	
<i>S. typhimurium</i> TN-31	мутант ипс	проф. Ф. Браггом (Британско-колумбийский университет, Ванкувер, Канада)	
<i>M. lysodeikticus</i> B-102	дикий тип	Всесоюзной коллекцией микроорганизмов (г. Москва)	
<i>L. salivarius</i> 3071	дикий тип	С. Тер-Казарьяном (Ереванский зоветинститут)	[22]

Величины  $\Delta\psi$  и  $\Delta pH$  рассчитывали по распределению ТРГ<sup>+</sup> и салициловой кислоты между клеткой и средой соответственно, определяемому с помощью соответствующих селективных электродов, изготовленных в Вильнюсском госуниверситете под руководством проф. И. Гринюса.

Распределение  $K^+$  между клеткой и средой рассчитывали как отношение внутриклеточной активности  $K^+$  к его содержанию в среде. Внутриклеточную активность  $K^+$  определяли по выходу  $K^+$  из бактерий после их обработки толуолом в концентрации 1–2 мкг/мл, определяемому с помощью  $K^+$ -селективного электрода.

Результаты подвергали статистической обработке.

**Результаты и обсуждение.** 1.  $\Delta\psi_{H^+}$  у анаэробно выращенных бактерий.  $\Delta\psi_{H^+}$  и перераспределение  $\Delta\psi$  и  $\Delta pH$ . Анаэробно выращенные *E. coli* K-12 (λ) и *S. typhimurium* LT-2 имеют  $\Delta\psi_{H^+}$  около 150 мВ. С увеличением pH среды от 4,9 до 7,5  $\Delta\psi$  и  $\Delta pH$  у *E. coli* изменяются от 72 и 90 мВ до 143 мВ и нуля соответственно (рис. 1 а),

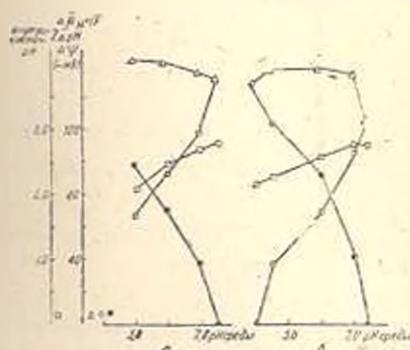


Рис. 1. Величины  $\Delta\psi_{H^+}$  у *E.* (Δ),  $\Delta\psi$  (○),  $\Delta pH$  (●) и внутриклеточного pH (□) при различных значениях pH среды у анаэробно выращенных *E. coli* K-12 (а) и *S. typhimurium* LT-2 (б). Бактерии отмыты в растворе EDTA и перенесены в экспериментальный раствор с осмотической 430 мОсМ, активность  $K^+$  0,96 мМ, концентрации ТРГ<sup>+</sup> и салициловой кислоты  $10^{-6}$  М и  $6 \times 10^{-5}$  М соответственно. Отклонения не выходят за пределы обозначений.

а у *S. typhimurium* с увеличением pH среды от 4,0 до 7,5 эти величины изменяются от нуля и 148 мВ до 124 мВ и нуля соответственно (рис. 1 б). При этом  $\Delta pH$  равен нулю при pH среды 7,55 для *E. coli* и 7,47 для *S. typhimurium*, что согласуется с данными, согласно которым при

pH среды 7,5  $\Delta$ pH на интактных бактериях и везикулах *E. coli* равно нулю [20, 21, 25]. Следует обратить внимание на то, что величина  $\Delta\mu_{H^+}$  у обоих видов бактерий постоянно держится на относительно постоянном уровне, хотя значения  $\Delta\psi$  и  $\Delta$ pH заметно отличаются (рис. 1).

Деэнергизованные бактерии имеют  $\Delta\psi$ . Важным является тот факт, что деэнергизованные как *E. coli* K-12 ( $\lambda$ ) и ипе-мутант *E. coli* AN 120, так и *S. typhimurium* LT2 и ипе-мутант *S. typhimurium* TH-31 имеют высокий  $\Delta\psi$ , устойчивый во времени и свидетельствующий о независимости этой величины от наличия источника энергии в среде. Более того, эта величина чувствительна к DCC: она уменьшается после введения его в среду (не показано). Наличие DCC-чувствительной компоненты  $\Delta\psi$  как у диких типов деэнергизованных бактерий, так и у ипе-мутантов с нефункционирующей  $H^+$ -АТФ-азой можно объяснить высказанным ранее предположением о том, что в мембранах бактерий имеются сквозные протонные каналы [16].

Влияние глюкозы на  $\Delta\psi$ . При введении глюкозы в среду как у *E. coli* K-12 ( $\lambda$ ) [10, 17, 18], так и у *S. typhimurium* LT-2 [5] наблюдается кратковременный DCC-чувствительный обмен  $2H^+$  клетки на один  $K^+$  среды с участием  $H^+$ -АТФ-азы и Tgk системы поглощения  $K^+$ . При этом установлено, что макроскопическая электронейтральность поддерживается благодаря секреции молочной кислоты в виде аниона [17].

Изменяется ли  $\Delta\psi$  при введении глюкозы и каким образом? Кратковременное увеличение  $\Delta\psi$  у *E. coli* при введении глюкозы наблюдали ранее [2, 12, 16]. Глюкоза приводит к кратковременному увеличению  $\Delta\psi$  у *E. coli* K-12 ( $\lambda$ ) и *S. typhimurium* LT-2, не обработанных EDTA (рис. 2, кр. 1, 2). Такой эффект совпадает во времени с перио-

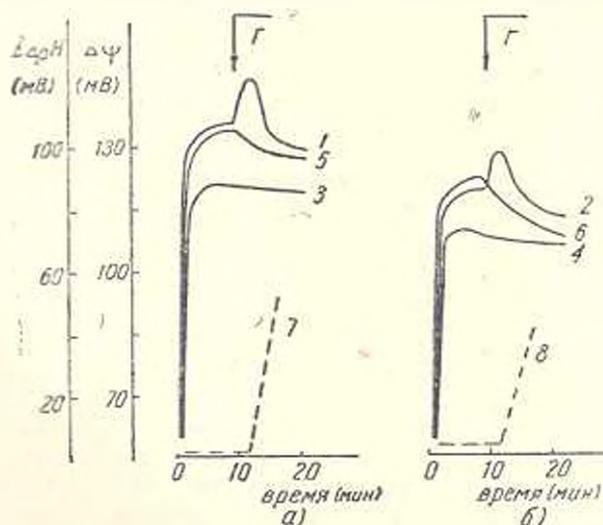


Рис. 2. Влияние глюкозы на  $\Delta\psi$  (сплошные кривые) и  $\Delta$ pH (пунктир) у анаэробно выращенных *E. coli* K-12 (а) и *S. typhimurium* LT-2 (б). Бактерии отмыты в дистиллированной воде (1—1) или растворе EDTA в концентрации 10 (5,7) или 20 мМ (6,8) и перенесены в экспериментальный раствор, активность  $K^+$  0,96 мМ, концентрации  $TRP^+$  и салициловой кислоты  $10^{-6}$  М и  $6 \times 10^{-5}$  М соответственно, pH 7,6; DCC (3, 4) в концентрации  $2,5 \times 10^{-4}$  М. глюкоза введена (стрелка) в концентрации 10 мМ.

дом работы  $H^+$ -АТФ-аза [17, 18] и не наблюдается в присутствии DCC (рис. 2, кр. 3, 4). Значит, энергозависимый механизм, обменивающий  $2H^+$  клетки на один  $K^+$  среды, способен к генерации высоких значений  $\Delta\psi$ , но в коротком интервале времени, после чего наблюдается падение этого показателя, более выраженное у *S. typhimurium* (рис. 2, кр. 1, 2). У бактерий, обработанных EDTA, глюкоза уменьшает величину  $\Delta\psi$  (рис. 2, кр. 5, 6), хотя энергозависимый обмен  $2H^+$  на  $K^+$  — сохраняется. В то же время возрастает  $\Delta pH$  (рис. 2). Падение  $\Delta\psi$  после его кратковременного увеличения при введении глюкозы в среду связано, по-видимому, с перераспределением энергии  $\Delta\bar{\mu}_H$  и увеличением  $\Delta pH$  при обмене  $2H^+$  клетки на один  $K^+$  среды. Оно может быть обусловлено и усиленной секрецией молочной кислоты в виде аниона, в том числе после обработки бактерий EDTA.

2.  $\Delta\psi$  у аэробно выращенных бактерий. Аэробно выращенные бактерии имеют большую величину  $\Delta\psi$ , чем анаэробно выращенные. Величина  $\Delta\psi$ , определенная в различных лабораториях, колеблется от 120—125 [7, 15] до 180—200 мВ [6, 14] для *E. coli* и от 110 до 150 мВ для *S. typhimurium* [24]. И это не случайно, ибо  $\Delta\psi$  сильно зависит от условий роста бактерий, ионной силы раствора, содержания  $K^+$  в среде и других факторов. Высказано предположение, что величина  $\Delta\mu_H$  у аэробных бактерий может быть выше, чем у анаэробных [14].

Аэробно выращенные *E. coli* K-12 ( $\lambda$ ) и *S. typhimurium* LT-2 имеют заметно больший  $\Delta\psi$ , чем анаэробно выращенные (табл. 2).  $\Delta pH$  у

Таблица 2. Величины  $\Delta\psi$  и каллиевый равновесный потенциал у различных бактерий. Бактерии отмыты в дистиллированной воде и перенесены в экспериментальный раствор с осмотической силой 570 мосМ, глюкоза в концентрации 10 мм, pH 7,6, TPP<sup>+</sup> в концентрации  $10^{-4}$  М. Каллиевый равновесный потенциал рассчитан из распределения  $K^+$  между клеткой и средой по уравнению Нернста. Количество экспериментов 6. Отклонения даны как стандартные.

Бактерии	$\Delta\psi$ —мВ	Активность $K^+$ в среде, мм	Распреде- ление $K^+$ между клет- кой и средой	Каллиевый равновесный потенциал, мВ
Аэробно выращенные:				
<i>E. coli</i> K—12 ( $\lambda$ )	169±3	0.51±0.05	721±73	175±2
<i>S. typhimurium</i> LT—2	165±4	0.19±0.00	584±50	169±3
Анаэробно выращенные:				
<i>E. coli</i> K—12 ( $\lambda$ )	132±4	0.43±0.00	2529±118	108±2
<i>S. typhimurium</i> LT—2	110±4	0.15±0.00	2464±161	207±4

этих бактерий при pH среды 7,7 равен нулю. При этом нами учтен тот факт, что аэробно выращенные бактерии несколько уступают по своим размерам анаэробно выращенным (табл. 3). Такой вывод подтверждается и тем, что  $\Delta\psi$  у анаэробных *L. salivarius* равен 125±4 мВ и меньше, чем у аэробных *M. lysodeikticus*, у которых он равен 180±2 мВ. Если принять, что основными генераторами  $\Delta\psi$  у анаэробно выращенных бактерий являются  $H^+$ -АТФ-аза и, возможно, сквозные протонные

или другие каналы, а у аэробно выращенных — дыхательная цепь, то на основании полученных данных можно утверждать, что дыхательная цепь генерирует  $\Delta\psi$  большой величины, используемый для различных процессов. Если для синтеза молекулы АТФ  $H^+$ -АТФ-синтеазой тре-

Таблица 3. Размеры бактерий, выращенных в анаэробных и аэробных условиях. Размеры определены после перенесения бактерий в экспериментальный раствор с осмотичностью 430 мосМ. Количество изменений 25. Отклонения даны как стандартные.

Бактерия	Длина $\times 10^{-4}$ см	Ширина $\times 10^{-4}$ см	Объем клет- ки $\times 10^{-12}$ см <sup>3</sup>	Внутриклеточный объем $\times 10^{-12}$ см <sup>3</sup>
<i>E. coli</i> K-12 ( $\lambda$ )				
анаэробно выращенные	1.9 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.0	1.23 $\pm$ 0.07	0.86 $\pm$ 0.05
аэробно выращенные	1.9 $\pm$ 0.1	0.9 $\pm$ 0.0	1.02 $\pm$ 0.06	0.71 $\pm$ 0.04
<i>S. typhimurium</i> LT-2				
анаэробно выращенные	2.4 $\pm$ 0.1	0.9 $\pm$ 0.0	1.33 $\pm$ 0.07	1.00 $\pm$ 0.05
аэробно выращенные	1.6 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.0	0.99 $\pm$ 0.07	0.75 $\pm$ 0.05

буется около 50 кДж энергии [3, 4], то указанная величина  $\Delta\psi$  свидетельствует о том, что при синтезе АТФ у аэробных бактерий через  $H^+$ -АТФ-синтеазу переносится, скорее всего, три  $H^+$ .

$\Delta\psi$  и распределение  $K^+$  между клеткой и средой. Величина  $\Delta\psi$  у аэробно выращенных *E. coli* K-12 ( $\lambda$ ) и *S. typhimurium* LT-2 хорошо совпадает с катионным равновесным потенциалом, рассчитанным из распределения  $K^+$  между клеткой и средой (табл. 2). Величина  $\Delta\psi$  у анаэробно выращенных бактерий заметно ниже катионного «равновесного» потенциала (табл. 2). Иными словами,  $\Delta\psi$  у аэробных бактерий служит, возможно, источником энергии для поглощения и накопления  $K^+$  в клетке.

Роль  $\Delta\psi$  в синтезе АТФ, постулированная Митчеллом и доказанная множеством экспериментальных данных [3, 4, 13], и использование его в качестве источника энергии для различных процессов, в частности транспорта  $K^+$ , могут лежать в основе феномена высоких значений этого показателя у аэробных бактерий.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Драчев А. Л., Маркин В. С., Скулачев В. П. Биологические мембраны, 1, 453—477, 1984.
2. Дургарьян С. С., Мартыросов С. М. Биофизика, 25, 469—472, 1980.
3. Николс Д. Дж. Биоэнергетика. Введение в хемисмотическую теорию 190, М., 1985.
4. Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. 202, М., 1972.
5. Трчинян А. А., Тер-Никогосян В. А., Мартыросов С. М. Биофизика, 31, 1986 (в печати).
6. Bakker E. P. Biochim. Biophys. Acta, 681, 474—483, 1982.
7. Bakker E. P., Mangerich W. E. Biochim. Biophys. Acta, 730, 379—386, 1983.
8. Butlin J. D., Cox G. B., Gibson F. Biochem. J., 124, 75—81, 1971.

9. Durgaryan S. S., Martirosou S. M. Bioelectrochem. Bioenerg., 5, 554—560, 1978.
10. Durgaryan S. S., Martirosou S. M. Bioelectrochem. Bioenerg., 5, 567—573, 1978.
11. Epstein W., Klm B. S. J. Bacteriol., 108, 639—644, 1971.
12. Grinluviene B., Chmellianskalle V., Grinius L. Biochem. Biophys. Res. Commun., 56, 206—213, 1974.
13. Harold F. M. Curr. Top. Bioenerg., 6, 152—222, 1977.
14. Kashket E. Biochemistry, 21, 5534—5538, 1982.
15. Kashket E. FEBS Lett., 154, 343—346, 1983.
16. Martirosou S. M., Petrosian L. S., Trchounian A. A., Vartanian A. G. Bioelectrochem. Bioenerg., 8, 613—620, 1981.
17. Martirosou M. S., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenerg., 8, 25—32, 1981.
18. Martirosou S. M., Trchounian A. A. Bioelectrochem. Bioenerg., 8, 605—611, 1981.
19. Mitchell P. Nature, 191, 144—149, 1961.
20. Padan E., Zilberstein D., Rottenberg H. Eur. J. Biochem., 63, 533—541, 1976.
21. Ramos S., Schuldiner S., Kaback H. R. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 74, 1892—1897, 1976.
22. Rogosa M., Hansen P. A. Intern. J. System. Bacteriol., 21, 177, 1971.
23. Ryabova I. D., Gorneva G. A., Ovchinnikov Yu. A. Biochim. Biophys. Acta, 401, 109—118, 1975.
24. Shiori J., Taylor B. L. J. Biol. Chem., 259, 10983—10988, 1984.
25. Zilberstein D., Agmon V., Schuldiner S., Padan E. J. Biol. Chem., 257, 3687—3691, 1982.

Երևանский государственный университет

Поступило 15.XI 1985 г.

УДК 575.12:581.162.32

## О МНОЖЕСТВЕННЫХ АЛЛЕЛЯХ ЛОКУСА S

А. М. АГАДЖАНИЯ

Высказывается точка зрения, согласно которой в процессе возникновения и развития самосовместности в результате последовательного мутационного изменения гена самонесовместности в направлении  $S_1 \rightarrow S_1' \rightarrow S_2$  серия множественных аллелей, свойственная исходному состоянию гена  $S_1$ , в общем сохраняется для гена  $S_1'$  и, в меньшей степени, для гена  $S_2$ . Существование множественных аллелей постулируется и для гаметофитных факторов, обнаруженных у некоторых автофертильных видов. Перекрестное размножение самосовместных популяций осуществляется на основе избирательности оплодотворения, определяемой различиями в экспрессивности серии аллелей самофертильности.

Արտահայտվում է տեսակետ այն մասին, որ ինքնանեամատենչելիության գենի մասին-  
նական լուսազդին փոփոխությունների արևացում ( $S_1 \rightarrow S_1' \rightarrow S_2$ ) S գենի նախնական  
փրակին բնորոշ բազմալիզությունը հիմնականում պահպանվում է  $S_1'$  և ավելի քան  $S_2$   
գենի համար նեֆազդում է, որ բազմալիզության շարքը հասնել է նաև որոշ ինքնաֆերտիլ  
տեսակներում բացահայտված զամեստֆիտային ֆակտորներին։ Ինքնաֆերտիլ տեսակների խո-  
չանկ բազմացումը տեղի է ունենում բնորոշական բեղմնավորմամբ, որը պայմանավորվում է  
ինքնանեամատենչելիության ալելների տարբեր էքսպրեսիվությամբ։