



общее происхождение. В аминокислотных последовательностях гомологичными можно считать лишь те участки, в которых аминокислотные остатки совпадают. Соответственно, показателем гомологичности двух аминокислотных последовательностей можно считать отношение совпадающих аминокислотных остатков к общему числу сопоставляемых пар. В литературе используются различные способы оценки гомологичности, которые учитывают также совпадение аминокислотных остатков, близких по структуре. По этому признаку предлагались различные способы разбиения аминокислот на группы. В нашей работе [1] использовано следующее разбиение:

1. Gly (G), Ala (A), Pro (P), 2. Val (V), Leu (L), Ile (I), 3. Ser (S), Thr (T), 4. Cys (C), Met (M), 5. Lys (K), Arg (R), His (H), 6. Asp (D), Glu (E), Asn (N), Gln (Q), 7. Phe (F), Tyr (Y), Trp (W).

В литературе [15] приводится несколько иное разбиение, в котором группы 1 и 3 объединены, а метионин отнесен не к группе 4, а к группе 2. Показателем гомологичности двух аминокислотных последовательностей нами [1] принималась величина:

$$C^{ак} = \frac{A + A_1}{K}, \quad (1)$$

где  $A$ —число совпадений аминокислотных остатков,  $A_1$ —число совпадений разных аминокислотных остатков, но принадлежащих к одной группе,  $K$ —число сравниваемых пар аминокислотных остатков, исключая позиции с пробелами (делециями).

Одним из механизмов эволюции генов является их соединение в более длинные цепочки. Нам предложена [11] схема эволюции генов, происходящих от общего предшественника, кодирующего  $N$ -аминокислотные остатки. В этой схеме, в « $k$ »-ом поколении, новые варианты генов образуются в результате присоединения генов « $k-1$ »-го поколения ко всем генам от 1 до « $k-1$ »-го поколения. В табл. 1 приведены расчи-

Таблица 1. Расчетные количества и предельные размеры генов по предложенной эволюционной схеме в первых 7 поколениях

$k$	$M_k$	$n_{\min}^k$	$n_{\max}^k$
1	1	$N$	$N$
2	1	$2N$	$2N$
3	2	$3N$	$4N$
4	7	$4N$	$8N$
5	56	$5N$	$16N$
6	2322*	$6N$	$32N$
7	28297332*	$7N$	$64N$

\* Для генов, кодирующих не более  $20N$  аминокислот.

танные по этой схеме количества возможных вариантов генов  $M_k$ , а также наибольшее и наименьшее число аминокислотных остатков  $n_{\max}^k = 2^{k-1} \cdot N$ ,  $n_{\min}^k = k \cdot N$  для первых 7 поколений.

Таблица демонстрирует стремительный рост числа вариантов генов. На этот костяк эволюции накладываются мутации, делеции и присоеди-

нение генов, а также элиминация в процессе отбора. На этой основе были рассмотрены ферменты, участвующие в энергетических процессах в клетках. Были взяты белки, кодируемые на митохондриальном геноме человека, структура которого полностью расшифрована [6], и ряд белков бактериального происхождения [1].

Циклическая ДНК митохондриального генома не содержит неинформативных участков. На ней кодируются все транспортные и рибосомальные РНК и на 13 участках—информационные РНК, определяющие дыхательные белки. Из них 5 были идентифицированы сразу (по аминокислотным последовательностям) как субъединицы I, II, III цитохромоксидазы, цитохром В и АТФ-аза 6. Остальные 8 идентифицированы значительно позднее, иммунологическими методами [9, 10] как 7 субъединиц НАДН-дегидрогеназного комплекса и АТФ-аза 8. Аминокислотные последовательности этих 8 белков сравнивались между собой, полностью или отдельными частями, и с различными бактериальными белками, содержащими в качестве активных групп железо-серные кластеры или флавиновую группировку.

Высказывалось предположение, что железо-серные кластеры являются самой простой электрон-транспортной группой, первой появившейся в процессе эволюции. Отмечается, что в процессе эволюции железо-серных белков происходила дупликация генов [14]. При оценке гомологичности считалось, что если  $C^{ak} \geq 0,3$ , то пара белков имеет достаточно близкого общего предка. Вероятность случайных соединений для белков рассматриваемой группы, как правило, колебалась в пределах  $0,17 \pm 0,03$ . Высокие показатели гомологичности установлены между белками, кодируемыми на митохондриальном геноме АТФ-азой 8, НД4L, НД1, НД2, НД3, НД4, НД5 между собой и отдельными их частями, а также между (АТФазой 8 и бактериальными ферредоксинами 8Fe-8S, НД4L и бактериальными ферредоксинами 4Fe-4S, НД1 и НД3 и бактериальными флаводоксинами, НД2 и фумаратредуктазой В бактерии *E. coli* (белок, близкий по структуре к сукцинат-дегидрогеназе митохондрий), НД5 и субъединицей А фумарат-редуктазы, НД4 и НАДН-дегидрогеназой *E. coli*. В последних трех случаях гомологичность подтверждается сопоставлением нуклеотидных последовательностей, данные о которых имеются в работах [6, 12, 13, 25]. Расчеты показали, что вероятности случайных совпадений нуклеотидов для этих последовательностей лежат, как правило, в пределах  $0,27 \pm 0,02$ . Гомологичными считались последовательности, для которых  $C^{nk} > 0,35$ .

Исходя из того, что митохондрии в значительной мере автономны (они размножаются вне зависимости от деления ядра), можно предположить, что на митохондриальном геноме кодируются еще два вида белков СОД и цитохрома С-типа. Возможно, что некоторые белки, кодируемые на митохондриальном геноме, приобретают другой смысл, если их карбоксильный и аминный концы поменяются местами. Тогда их аминокислотные последовательности можно сравнивать с аминокислотными последовательностями других белков в противоположных направлениях. Рассмотрим такую возможность для супероксиддисмутаз и цитохромов С-типа.

123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890

1 FE CHR. VIN. M--HELPAALPYEK--NAL--EPVJ--SAETIEYHYG?--?HQTYVNTLQ  
 2 FE CH T A--YZIPALPYAB--BAL--ZPHI--?A2TICFHYCK--HMAAYVMTY--?GLV Z=E NPM O  
 3 FE PS OVA A--FELPPLPYAH--DAL--GPHI--SKETLEYHCK--HNNTYVVNL--NMLVPC?--T-F B=O NPM M  
 4 FE E COLI S--FELPALPYAK--DAL--A-PHI--SAE?JEYHYCK  
 5 FE PH L A--FELPALPFA-M-NAL--EPHI--SOE?LZYHYCK--HHTYV?KLB-SI  
 6 FE DES D. G--FVLPDLPYAK--DAL--?PHI--SAHYDF?P?CK  
 7 FE PL B A--YTOPPLPFAK--DAL--EPY?M--AE?F  
 8 FE SP PL A--FELPSLPPDQ--DAL--ESSKMSANTLSYHCK--HMAAYVNL--MAAIZGT--BMAJ  
 9 MN RH S A--FVLPDLPYAN--DAL--AALGMMKEMTC--YHHDJ--HMKAYVDN--GMK IACT  
 10 MN TH AG PYPFKLPELGYP--YEAL--EPHIDARTME--HMKM--HMGAYVTNL--MAALE--KYPVL--GCAZV  
 11 MN E COLI S--YTLPSLPYA--YDAL--EPHFQKIME--HHTK--HMTYVNN--MAALE--SLPEFA-  
 12 MN B ST P--FELPALPYP--YDAL--EPKIDKEIMN--HHTK--HMTYVNTL--NAALEQH--PNL-O  
 13 MN MIT ЧЛ KHSLPDLPYD--YDAL--EPHIN--AQ:MGML?SK  
 14 MN MIT Ш KHSLPDLPYD--YDAL--EPHI--SAEIMOLH?SK  
 15 MN MIT AP KVTLPLDKWD--FGAL--[PY]--SQGIMEIHYV  
 16 CU/ZN ЧЛ. ATKA--UCVLKCD--GCVGCTINGEOKESNCPVKKV--GCS--IJK--L TEGLHQHFVHQFDQ  
 17 CU/ZN БК ATKA--UCVLKCD--GCVGCTIHFAK--GDT--VVV--TCS--IAC--L TEGDHGFVHQFDQ  
 18 CU/ZN ПМ ALKA--UCVLKCD--GCVHCVIHFEQOO--[GCPVVL--Q-F--IEC--L IKDGHGFVHQFDQ  
 19 CU/ZN AP VQA--VAVLKCD--AQVSCVVFEGA--SESE--P-I--VVSVE JAQNSPNAEROFHIKEFOD  
 20 CU/ZN PH L QDLTYKMTDQTC--MPV--CTI--ELSO--MYGVVVFIP--ELAD--L TPQMGHGFVHQNC-  
 21 NDH4 ЧЛ P-NLGLLIPSLHMF--MLTNERTFSPK--MNMIMHLE SQDQTFYHLYL--ATVLMMLC-  
 22 NDH4 MB P--BTLL[LP--IMMLAMLTERIHSPOL--N]MHNTLCKRGTI]HYMSYM--GT]IINIC-  
 23 NDH4 AMF P--MHMLP]P]LH--TMLTHERTHIPNIAHL--HEPTMCRQTLHFMVLSYS--ATLLQL--  
 24 NDH4 AP3 ESKLJLLNLPMLW--LLMLLYER IKCSSESVYVGSF--LKCHQSPSYLYLYA--AS--FFSLF-  
 25 NDH BAKT P--RI--VRNISQVLH--ML--GTWFCYQ--MLAIO--HM--RYLSIYVF--RA--IR--GE

123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890

11 MLPVEELITKLDGLPADKHT--VLRRNACGHANNSLFWKQKKTITLQ--GDLKA--AIERD  
 12 NMSLEELBNLEALPESIRTA--VRNNGCGHANNSLFWITLSPNCCGCEPTGELAD--A]NKK  
 16 NTGCTSAOPHFNPLSKKHGCPK--DEERHVGD--LGNVADKNOVA]V--DJVD--P]L]GL  
 17 NTAGCTSAOPHFNPLSKKHGCPK--DEERHVGD--LGNVADKNOVADNS--JED--SVISL  
 18 NTGCTTACQHFNPLSKKHGCPK--DEERHVGD--LGNVADENKQADVD--MKD--SVISL  
 19 ATGCTVAGPHFNPFKHTGAPT--DEVRHVGD--MGNVMTDFNGVAKQ--GF--KD--RLIKL  
 20 --S--CASIGOHYDFEHTNKHGFPWTDNNGCD--LPALFVSAKGLATNPV--LA--P--RL  
 21 --TL--LLT--I--NSWS--FTTVLVS--LEC--LLNIT--PPLALNAL SALL--HWFAMLPLLTQ  
 22 --ML--IIT--FNSWS--FLSHTI--FLEC--MLNIS--PPLALNAL SALL--HWFAMLPFVHQ  
 23 D--TL--IIT--MSSXN--FLATMIT--IEC--MWNPS--PPLANNALNSII--HWTCMLPLIJE  
 24 --SLM--IMS--IW--SWS--VISNLLS--IEC--LLMLT--PRAAMNA--SSLI--FWMLTMAPFPM  
 25 --IM--MSCR--TLNOMLSQ--VTSFNS--LSVLS--GHDKYQV--NK--LPXGN--MOALINN  
 130 140 150 160 170 180  
 11 FQ--SVDNFK--A--EFEKAA--ASRFQ--SCH--ALLVLKCDKLA--VV--STANGDSEI HCEAIS  
 12 FQ--SFTAFK--DEFESKAA--ACRFQ--SCH--ALLVNNCELE--IT--STPNDEPIM--E--  
 16 SCEYS]IIO--RTMUYVEKPPDDLQRCGNEESTKTCGNACSRACCVIC]I--AK  
 17 SOKSIIIG--RTLYVMEKADDLQKCGNEESTKTCGNACSRACCVI]O]I--AG  
 18 SCNHS]IG--RTMUYVEKODDLQKCGNEESTKTCGNACSRACCV]I]AP  
 19 ]GPTBVVC--RSUVIACODDLQKCD]E]E]S]K]TCGNACPRACCV]I]G]I]T]N  
 20 TLI--ELK--HAINIHACGDMH--SDMPKALGCGGARVACCV]O  
 21 LQD--SLJHRS--HIREYNSN--ALCFLLSSTLGHAIML I--VACT--FSWPTG--IL I--ATVVL  
 22 LORANI--MTRS--HIREYNSN--ALCFLLSSTLGHAIML--MTACH--FSWPTG--IMS--A--JVL  
 23 LCR--SLLARS--HIREYSYKALCCLASHTLGDSTMLIM--ACTLAAMPOTNKC--AS]VL  
 24 LCR--N]LMERS--GLREYSVN--ALCFLOSSCLGHAIML TYS--GCLC--WYTM--TL]CA--LVI  
 25 MA--CT--AM--GHAQAQR--PV--FGCEPRPCEA--C--DCIAYIDPDHIT--L TPEVUJ J-LGNIRNTEL  
 190 200 210 220 230  
 11 QA--SQ--P]ILC--LDVWEHAYYLKFNRRPDIYKEFW--NVVNUDCALA--RF--A--AK  
 12 O--KT--P]ILC--LDVWEHAYYLKFNRRPEYIAAFW--NVVNUDCV--L--KRYSEAKAK  
 21 AMHSVSSYATLSKI DT--QR--LCISSTM--IMC--WLELILF--PYA--MYKTI PDL I 451-249  
 22 AMHSVSSYATLSKLD T--QR--LCISSTM--IMC--WLELILF--PYA--MYKTI PDL I 451-249  
 23 GMBVSSYATLSKLD T--QR--LCISSTM--IIG--WLELILF--PYALEKMS--PSL T 452-249  
 24 GMBVSSYATLAKI DT--R--LCVLS--M--LVGCVLBSISW--VFS--YK--L--NML 440-240  
 25 QQ--IDKLPDAK]I--GAAVYMLDAS]I--Y--EGDM--THLCEEASTVMTG]I]VR--V 427-242

Рис. 1. Сопоставление аминокислотных последовательностей супероксид-дисмутаз (FE, MN, CU/ZN), [8, 18, 19, 21, 22] с С-концевыми участками НАДН дегидрогеназ (ND) [6, 7, 11, 20, 25]. Ряды 1—10, 13—15—только начальные N-концевые участки. Для С-концевых участков НАДН-дегидрогеназ (ряды 21—25) приведены номера сравниваемых остатков аминокислот. Сокращения: Chr. vin. — Chromatium vinosum, Ch. T. — Chlorobium thiosulphatophilum, Ps. ova — Pseudomonas ovalis, Ph. L. — Photobacterium leiognathi, Des. D. — Desulphovibrio desulphuric, Sp. PI — Spirulina platensis, Pl. B — Plectonoma borianum, Rh. S. — Rhodospirillum rubrum, Th. Ag. — Thermus agnatus, B. St. — Bacillus stearothermophilus, ЧЛ — цианобактерия, ЦП — цианобактерия, ДР — дрожжи, БК — бык, ПМ — плеваша, МШ — мышшь, АМФ — амфибия, ДРЗ — дрожофила.

СОД нейтрализуют супероксидные радикалы  $O_2^-$ , образующиеся в системе электронного транспорта дыхательной цепи митохондрий и обладающие широким диапазоном токсичности [5]. Бактериальные СОД состоят из двух одинаковых субъединиц, содержащих около 200 аминокислотных остатков, между которыми расположен атом Mn либо Fe. В митохондриях эукариот имеется Mn-СОД, состоящая из 4 субъединиц. В цитоплазме клеток эукариот содержится Cu/Zn-СОД, состоящая из одной белковой цепочки с присоединенными к ней атомами Cu и Zn. Она кодируется в ядерном геноме—у человека в 21 хромосоме [17]. Аминокислотные последовательности Fe- и Mn-СОД близки между собой, но существенно отличаются от таковых для Cu/Zn-СОД [8, 19].

На рис. сопоставляются аминокислотные последовательности различных СОД [18, 19, 21, 22] и НАДН-дегидрогеназ (бактериальной и компоненты митохондриального НАДН-дегидрогеназного комплекса (НД4). Для сравнения берется участок НАДН-дегидрогеназ, расположенный на карбоксильном конце, и сопоставляется с последовательностями СОД в противоположном направлении—от карбоксильного конца к аминоному. На ЭВМ были рассчитаны показатели гомологичности. Их усредненные значения по группе одинаковых белков представлены в табл. 2. Для Fe-СОД и Mn-СОД в некоторых случаях известны

Таблица 2. Средние показатели гомологичности между аминокислотными последовательностями супероксиддисмутаза и НАДН-дегидрогеназ

Белок	Номера остатков	Число в группе	НД	Cu,Zn	Fe	Mn бакт.	Mn мит.
НД	150—250	5	0,37	0,27	0,30	0,33	0,35
Cu,Zn-СОД	1—150	5	0,27	0,69	0,26	0,28	0,37
Fe-СОД	1—55	8	0,30	0,26	0,71	0,60	0,57
Mn-СОД бакт.	1—200	2	0,33	0,29	—	0,75	—
Mn-СОД бакт.	1—60	4	0,31	0,31	0,60	0,7	0,52
Mn-СОД мит.	1—70	3	0,35	0,37	0,57	0,52	0,9

лишь короткие участки аминокислотных последовательностей, начиная с аминоного конца, и в этих случаях сопоставление неполное. Как и следовало ожидать, наибольшая гомологичность наблюдается между белками внутри одной и той же группы. Она несколько ниже между группами Mn-СОД и Fe-СОД, самая низкая между Cu/Zn-СОД и другими супероксиддисмутазами. У НАДН-дегидрогеназ наибольшая степень гомологичности наблюдается с митохондриальной Mn-СОД, это подтверждает предположение о родстве этого участка этих белков митохондриальным Mn-СОД.

В дыхательной цепи митохондрий имеются два вида цитохромов С-типа: цитохром  $C_1$ , передающий электрон от комплекса II к комплексу III, и цитохром  $C_1$ , входящий в комплекс II. Цитохром С поступает в митохондрии из цитоплазмы. На митохондриальном геноме скорее всего может кодироваться цитохром  $C_1$ . На рис. 2 дано сопоставление аминокислотных последовательностей цитохромов С-типа, принадлежащих бактериям ( $C_2, C_3, C_5, C_{355}, C_{551}$ ), водорослям (F), митохондриям ( $C, C_1$ ), и белков НД 6—компонентов НАДН-дегидрогеназы, кодируе-



Таблица 3. Результаты расчетов на ЭВМ показателей гомологичности для рассматриваемых белков

Число белков в группе	5	1	1	7	3	1	2	1	6
Белок	НДБ	C <sub>1</sub>	C <sub>1</sub>	C	C <sub>2</sub>	Г	C <sub>55</sub>	C <sub>5</sub>	C <sub>5,1</sub>
НДБ	0.66	0.39	0.19	0.27	0.21	0.28	0.24	0.27	0.28
C <sub>1</sub>	0.39	X	0.24	0.31	0.25	0.34	0.29	0.32	0.34
C <sub>1</sub>	0.19	0.24	X	0.24	0.21	0.20	0.24	0.22	0.15
C	0.27	0.30	0.24	X	0.75	0.54	0.35	0.35	0.47
C <sub>2</sub>	0.21	0.25	0.21	0.54	X	0.38	0.32	0.27	0.41
Г	0.28	0.33	0.20	0.41	0.38	X	0.41	0.37	0.51
C <sub>55</sub>	0.24	0.29	0.24	0.35	0.32	0.41	X	0.53	0.39
C <sub>5</sub>	0.27	0.32	0.22	0.35	0.27	0.37	0.53	X	0.42
C <sub>5,1</sub>	0.28	0.34	0.15	0.47	0.41	0.51	0.39	0.42	X

сохранился лишь в двух из пяти белков НДБ (мышь и амфибия), и у тех же двух второй цистеиновый остаток замечен на метионин. В остальных трех случаях в первом положении цистеин заменен на циклические аминокислоты, а во втором положении — на лейцин. Такая деформация показывает, что белок, выполняющий функции цитохрома C<sub>1</sub>, мог синтезироваться на митохондриальном геноме на начальном этапе биологической эволюции, когда митохондрия была самостоятельным организмом, а потом, с потерей самостоятельности, нужда в собственном цитохроме C<sub>1</sub> отпала, и характерный для цитохромов набор аминокислотных остатков изменился в результате мутаций.

Митохондриальный геном обычно не рассматривается как мишень при воздействии ионизирующей радиации на клетку и организм. Нам рассмотрена возможность роли митохондриального генома как мишени при радиационном мутагенезе [2].

Основанием для этой концепции служат результаты популяционной генетики [4], которые можно перенести на популяции митохондрий в клетке. После облучения может возникнуть клетка с определенной мутацией в геноме одной из митохондрий. Процессом усугубления первичного повреждения можно считать борьбу за существование между потомками поврежденной (примитивной) митохондрии и потомками нормальных. Отбор может произойти в пользу первых и, следовательно, к познанию в клетке только дефектных митохондрий с пораженной энергетикой, что характерно для раковой клетки.

Поступило 26.VI 1989 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Береговская Н. Н., Савич А. В. Биополимеры и клетка. 4, 238, 1988.
2. Береговская Н. Н., Савич А. В. I Всесоюз. радиобiol. съезд. Тез. докл., 4, 812, 1989.
3. Тильфеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977.
4. Тильфеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотова Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973.
5. Фридрих И. В. и др.: Свободные радикалы в биологии. М., 1, 273, 1979.

6. Anderson S., Bankler A. T., Barrell B. C., de Bruijn M. L. H., Coulson A. R., Drotin J., Eperon I. C., Nierlich D. P., Roe B. A., Sanger F., Schreier R. H., Smith A. J. H., Staden B., Young I. D. *Nature*, 299, 457, 1981.
7. Bibb M. J., Van Elten R. A., Wright C. T., Walberg M. W., Clayton D. A. *Cell*, 26, 167, 1981.
8. Brock Ch. R., Walker J. E. *Biochemistry*, 19, 2873, 1980.
9. Chomin A., Cleer M. W. J., Ragan C. I., Riley M., Doolittle R. F. *Science*, 234, 614, 1986.
10. Chomin A., Ragen C. J., Matsunaga Yagi A., Hatefi Y., Doolittle R. F., Attardi G. *Nature*, 314, 592, 1985.
11. Cleary D. O., Wolstenbalme D. R. *J. of Molecular evol.*, 22, 252, 1985.
12. Cole S. T. *Eur. J. Biochem.*, 122, 479, 1982.
13. Cole S. S., Grundström T., Jaurin B., Robinson J. J., Weiner J. H. *Eur. J. Biochem.*, 126, 211, 1982.
14. Comrak R. *Chemica scripta*, 21, 87, 1983.
15. Dayhoff M. O., Barker W. C., Hunt L. T. In: "Methods in Enzymology, \*AP\*", 524, New York, 1983.
16. Dikerson R. E., Timkovich R., Alanassy R. J. *J. Mol. Biol.*, 100, 473, 1976.
17. Feaster W., Kwok L., Epstein Ch. *Amer. J. Human Genet.*, 29, 563, 1977.
18. Hartis J. I., Auffret A. D., Northop P. D., Walker J. E. *Eur. J. Biochem.* 106, 297, 1980.
19. Jabach I. R., Farh D. J., Kerschesteiner D. A., Deutch H. V. *Biochemistry*, 19, 2310, 1980.
20. Roe B. A., Ma D.-P., Wilson R. K., Wong F.-H. *J. Biol. Chem.*, 260, 9759, 1985.
21. Steinman H. M. *J. Biochem.*, 253, 8708, 1978.
22. Steinman H. M., Hill R. L. *PNAS USA*, 70, 3725, 1973.
23. Voordouw G., Brenner S. *Eur. J. Biochem.*, 159, 347, 1986.
24. Wakabayashi S., Matsubara H., Kin Ch. H., Kawai K., King T. E. *Bioch. Biop.*, Res. Communication, 97, 1548, 1980.
25. Yong I. E., Roger B. L., Campbell H. D., Jaworsky A., Shau D. C. *Eur. J. Biochem.*, 116, 165, 1981.

Поступило 26.VI 1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 9—10. (42). 1989 г.

УДК 575.224:582.282.23

## ВЛИЯНИЕ СОСТАВА СРЕДЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ЧАСТОТУ СПОНТАННОГО МУТИРОВАНИЯ ДРОЖЖЕЙ

В. Л. КОРОГОДИНА, В. И. КОРОГОДИН, И. В. СИМОНЯН\*, Ч. ФАЯСИ\*\*

Объединенный институт ядерных исследований, Дубна,  
\* Ереванский физический институт, ГКАЭ СССР, Ереван,  
\*\*Институт биофизики АН ВНР, г. Сегед

Քայլ է արված, որ տարբեր միջավայրերի *Saccharomyces cerevisiae* խմորանկերի ուներսիան դեպի պրոտոտրոֆություն սեղի է ունենում տարբեր արագություններով: Աննդամիջավայրում անհրաժեշտ մետաբոլիտի կոնցենտրացիայի փոքրացմանը զուգընթաց մեծանում է ուներսիայի հաճախականությունը ըստ տվյալ զենի: Այդ փոփոխությունը լոկուսային ուներսիայի համար ավելի է արտահայտված, քան՝ սուպրասոսային:

It was shown that in *Saccharomyces cerevisiae* yeasts reversions to prototrophy occur with different rates on different media. With a decrease