

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌԻ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ ИЗВЕСТИЯ

ԲԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ
БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

XV

ՀԱՏՈՐ-ТОМ

1962

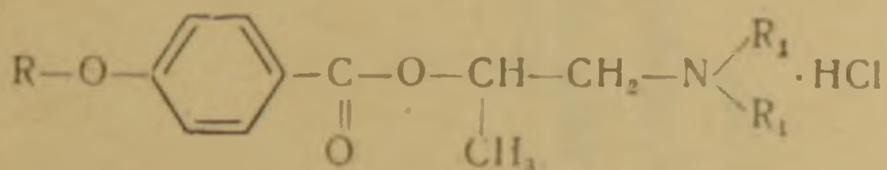
А. Л. МНДЖОЯН и В. М. САМВЕЛЯН

СВЯЗЬ МЕЖДУ ХИМИЧЕСКИМ СТРОЕНИЕМ
 И МЕСТНОАНЕСТЕЗИРУЮЩИМ ДЕЙСТВИЕМ СРЕДИ
 НЕКОТОРЫХ ПРОИЗВОДНЫХ ПАРА-АЛКОКСИБЕНЗОЙНЫХ
 КИСЛОТ

Сообщение I

В течение двух десятилетий пара-алкоксибензойные кислоты служили источником синтеза местноанестезирующих соединений. Было синтезировано большое количество соединений, изучены их анестетические свойства, однако ввиду того, что обнаруженные среди этих соединений анестезирующие вещества не полностью удовлетворяли потребности клиники, изучение этой группы соединений продолжается. В ранее опубликованных работах [1, 2, 3] нами изучалась связь между строением и местноанестезирующим действием в ряду α , β -диметил, γ -диалкиламинопропиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот.

В настоящей работе исследовался гомологический ряд сложных аминоэфиров пара-алкоксибензойных кислот со следующей общей формулой:



R_1 —диэтиловые и диметиловые радикалы.

R —метил, этил, пропил, изопропил, бутил, изобутил, амил, изоамил, гексил, изогексил, гептил, октил, бензил и фенэтиловые радикалы.

Данные по синтезу и физикохимическим показателям опубликованы в работах А. Л. Мнджояна и сотр. [4, 5].

М е т о д и к а

Способность соединений вызывать концевую анестезию исследовалась по общеизвестной методике Ренье. Исследовались 0,1; 0,25; 0,5 и 1% растворы препаратов. Способность веществ вызывать проводниковую анестезию изучалась путем определения времени сгибательного рефлекса декапитированной лягушки при погружении лапок в 0,25% раствор соляной кислоты. Фильтровальная бумага смачивалась раствором испытуемого соединения и накладывалась на седалищный нерв.

Для удобства изложения все соединения, в зависимости от значения радикала R_1 , разделены на две группы — диэтиламиновые и их диметиламиновые аналоги.

Результаты опытов

Концевая анестезия.— При изменении алкильного радикала в кислотной части молекулы меняется и местноанестезирующая активность изучаемых соединений. На рис. 1 представлены данные с 0,25% растворами, которые ближе к минимальным анестетическим концентрациям.

Среди α -метил, γ -диэтиламинопропиловых эфиров пара-алкоксибензойной кислоты соединение с метиловым радикалом в кислотной части не обладает анестетическими свойствами. Внесение этилового радикала придает соединению слабые анестезирующие свойства (Е. Р.=25). Внесение пропилового радикала значительно повышает анестетическую активность (Е. Р.=300). С дальнейшим удлинением углеродной цепочки от C_4 — C_6 анестетическая сила продолжает повышаться и достигает максимума у соединения с гексиловым радикалом (Е. Р.=820). Внесение гептилового радикала вместо гексилового резко снижает и даже полностью устраняет (диметилы) анестетическую активность (рис. 1). Внесение

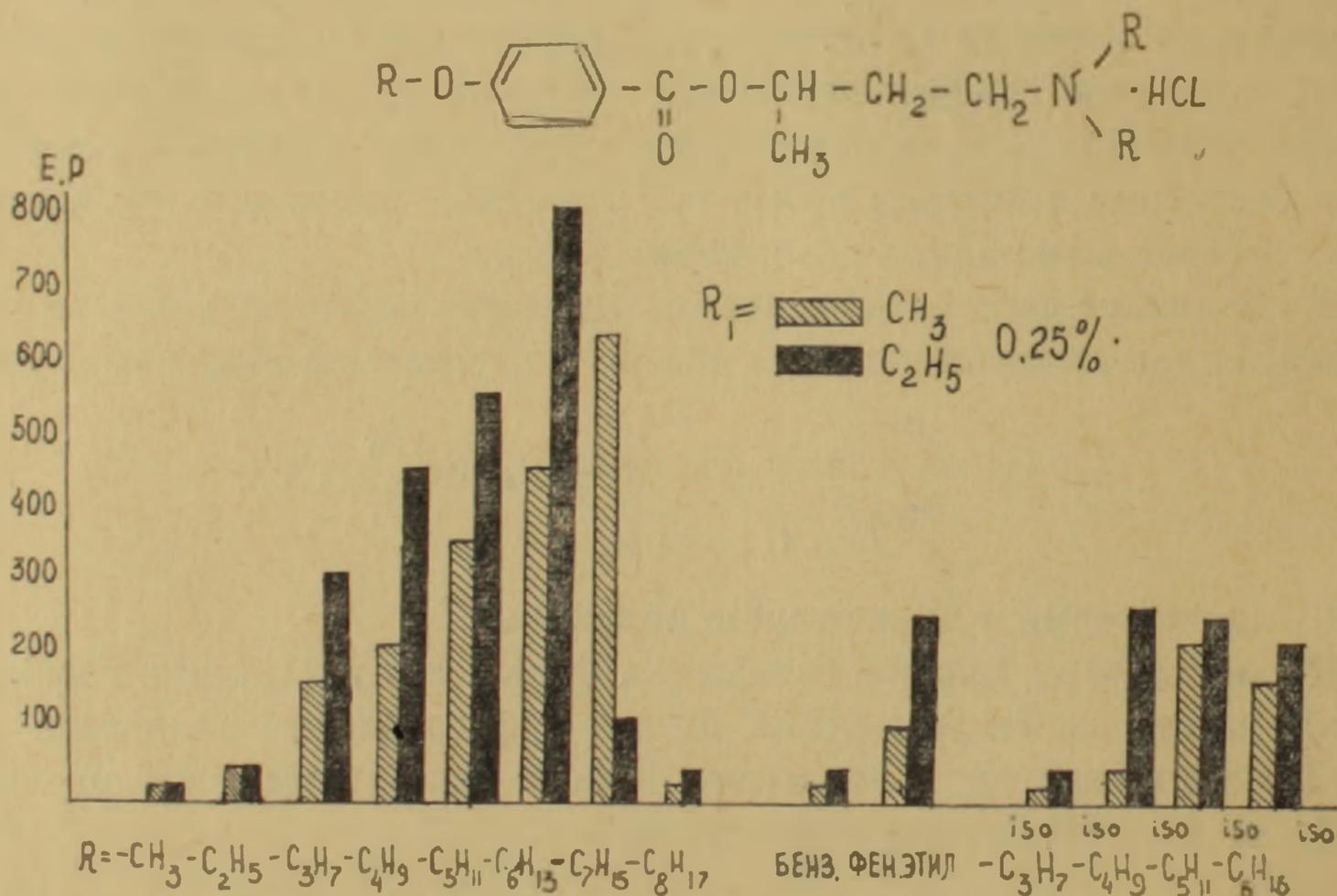


Рис. 1.

ароматических радикалов в положении R вновь придают соединениям анестетическую активность.

Среди тех же диэтиламиновых соединений с разветвленной углеродной цепочкой анестетическая сила у изобутила, изоамила и изогексила примерно одинакова (Е. Р.=210—250). Соединения, имеющие у азота в положении R_1 диметиламиновые радикалы, в целом, по способности вызывать анестезию намного слабее своих диэтиловых аналогов. Изменение активности примерно одинаково в обеих группах, только максимальной активностью среди диэтиловых соединений обладает препарат с гексиловым радикалом, а среди диметиловых — с гептиловым. Таким обра-

зом, активность как бы сдвигается на один углерод, возможно потому, что для анестетической силы имеют значение не только радикалы в кислотной части молекулы, но и спиртовой, т. е. главную роль играет длина всей молекулы в целом.

Среди изомеров диметиламиновых соединений наилучшие анестетические показатели получены у соединений с амиловым радикалом. Внесение бутилового радикала несколько понижает анестетические свойства.

Большинство соединений исследуемого гомологического ряда в 0,5% концентрациях и выше обладают раздражающим действием, что затрудняет точное определение величин анестетического действия. Раздражающее действие возрастает при утяжелении алкильных радикалов в кислотной части молекулы от бутила до гексила.

Проводниковая анестезия.— Среди диэтиламинных соединений (радикал R_1) с нормальным строением углеродной цепочки анестетические свойства появляются при внесении этилового радикала в спиртовую часть молекулы (радикал R). С дальнейшим удлинением углеродной цепочки анестетические свойства возрастают и достигают максимума у соединения с амиловым радикалом. Дальнейшее увеличение метиленовых групп ведет к ослаблению и исчезновению анестетических свойств. Соединения с гексиловым, гептиловым и октиловым радикалами не вызывают анестезии в течение 30 мин. Анестетические свойства вновь появляются при внесении ароматических радикалов, в основном фенэтилового. Почти такая же закономерность наблюдается среди диметиламиновых соединений (рис. 2).

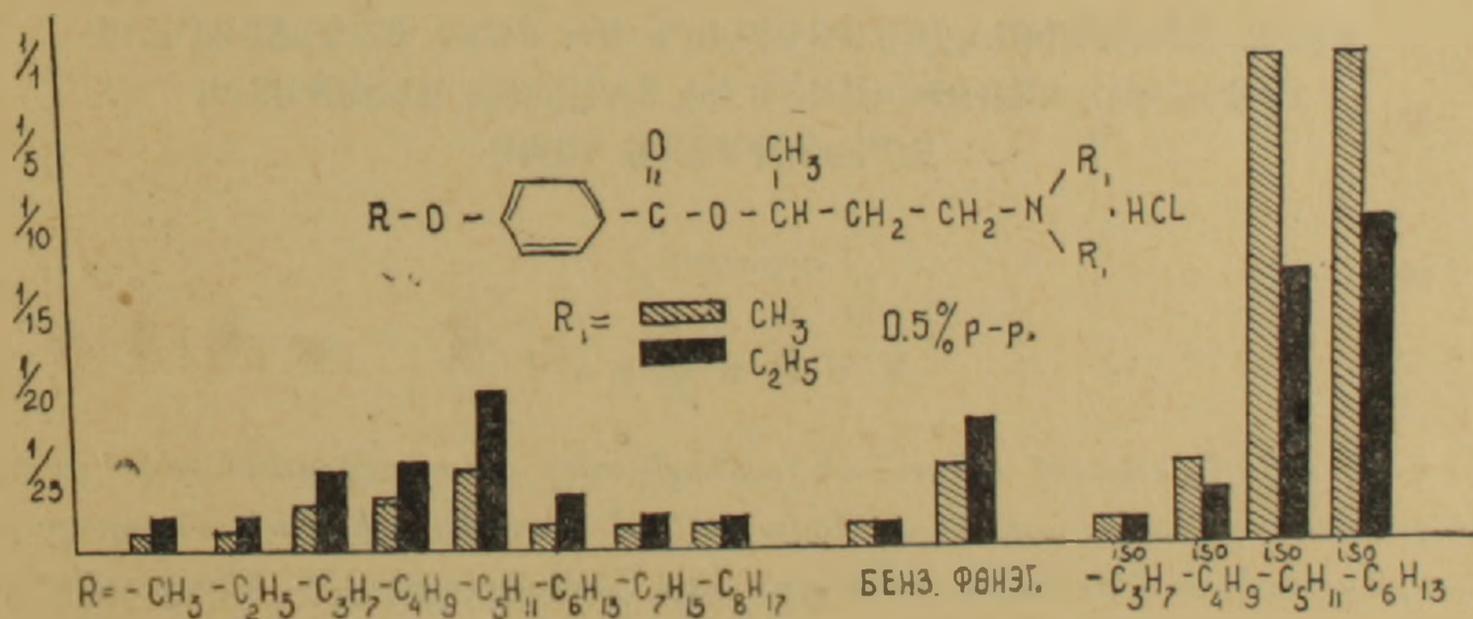


Рис. 2.

Среди соединений с разветвленной углеродной цепочкой возрастание анестетических свойств начинается с внесением изобутилового радикала вместо изопропилового и достигает максимума у изоамилового и изогексилового радикалов.

По способности вызывать проводниковую анестезию диметиламиновые соединения с разветвленной углеродной цепочкой намного активнее соответствующих диэтиловых аналогов (рис. 2).

В ы в о д ы

1. Изученные α -метил, γ -алкиламинопропиловые производные пара-алкоксибензойной кислоты обладают выраженным местноанестезирующим действием.

2. По способности вызывать концевую анестезию диэтиламиновые соединения активнее соответствующих диметиламиновых аналогов (радикалы R_1).

3. Среди диэтиламиновых производных с нормальной углеродной цепочкой максимального анестетического действия достигает соединение с гексиловым радикалом, а среди диметиламиновых соединений с гептиловым радикалом. В обоих случаях оптимальная величина анестетического эффекта зависит не только от радикала R в кислотной части молекулы, а от всей молекулы в целом.

4. По способности вызывать проводниковую анестезию диэтиламиновые и диметиламиновые соединения очень схожи, лишь у изомеров диметиламиновых соединений анестетическая активность выражена намного сильнее, чем у диэтиламиновых.

5. Большинство соединений изученного гомологического ряда раздражают конъюнктиву глаза кролика, вызывают гиперемию и слезотечение.

Институт тонкой органической химии
АН АрмССР

Поступило 20.VII 1962 г.

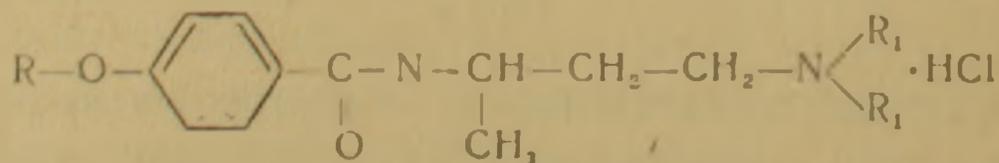
Ա. Լ. ՄԵՋՈՅԱՆ, Վ. Մ. ՍԱՄՎԵԼՅԱՆ

ՊԱՐԱ-ԱԼԿՈՔՍԻԲԵՆՉՈԱԹԹՈՒՆԵՐԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԱԾԱՆՑՅԱԸՆԵՐԻ ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԿԱԹՈՒՅՎԱԾՔԻ ԵՎ ՏԵՂԱԿԱՆ ԱՆԵՍԹԵՏԻԿ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ԿԱՊԸ

Հաղորդում I

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Նոր, ավելի ակտիվ տեղական անեսթետիկ հատկություններով օժտված պրեպարատներ հայտնաբերելու նպատակով ուսումնասիրված են պարա-ալկոքսիբենզոական թթուների ածանցյալներ հանդիսացող 28 միացություններ, հետևյալ կառուցվածքով՝



Ուսումնասիրության արդյունքները հնարավորություն են տալիս հանդելու հետևյալ եզրակացություններին.

1. Տեղական անեսթետիկ հատկությունների փոփոխությունները տեղի են ունենում այդ միացությունների մոլեկուլի փոփոխման հետևանքով թե՛ թթվային և թե՛ ամինոսպիրտային մասում:

2. Ընդհանրացված նորմալ ածխածնային շղթա ունեցող միացությունների մոտ մեթիլային խմբերի քանակի աճման հետ մեկտեղ, դիէթիլամինոածանցյալների դեպքում մաքսիմում անեսթետիկ ազդեցություն հանդես է բերում հեքսիլ ածանցյալը, իսկ դիմեթիլամինոածանցյալների դեպքում՝ հեպտիլ ածանցյալը:

3. Նորմալ ածխածնային շղթա ունեցող թե՛ դիէթիլ, թե՛ դիմեթիլ ածանցյալները քիչ են տարբերվում միմյանցից հազորդակցության անեսթետիկ հատկություններով:

4. Ճյուղավորված ածխածնային շղթա ունեցող միացությունների մոտ դիմեթիլամինոածանցյալներն ավելի ակտիվ են, քան դիէթիլամինոածանցյալները (որպես հազորդակցական անեսթետիկներ):

Ուսումնասիրված միացությունների մեծ մասն օժտված է աչքի լորձաթաղանթը գրգռելու հատկությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г. и Григорян М. Г. ДАН АрмССР, т. XVIII, 1, 1954.
2. Мнджоян А. Л. и Гюльбудагян Л. В. Известия АН АрмССР (естеств. науки), т. IX, 10, 1954.
3. Самвелян В. М. Известия АН АрмССР (биол. науки), т. XI, 1, 1958.
4. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г., Дохикян А. А. и Оганесян А. Н. ДАН АрмССР, XVIII, 1, 1954.
5. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г. и Дохикян А. А. ДАН АрмССР, XVIII, 2, 1954.

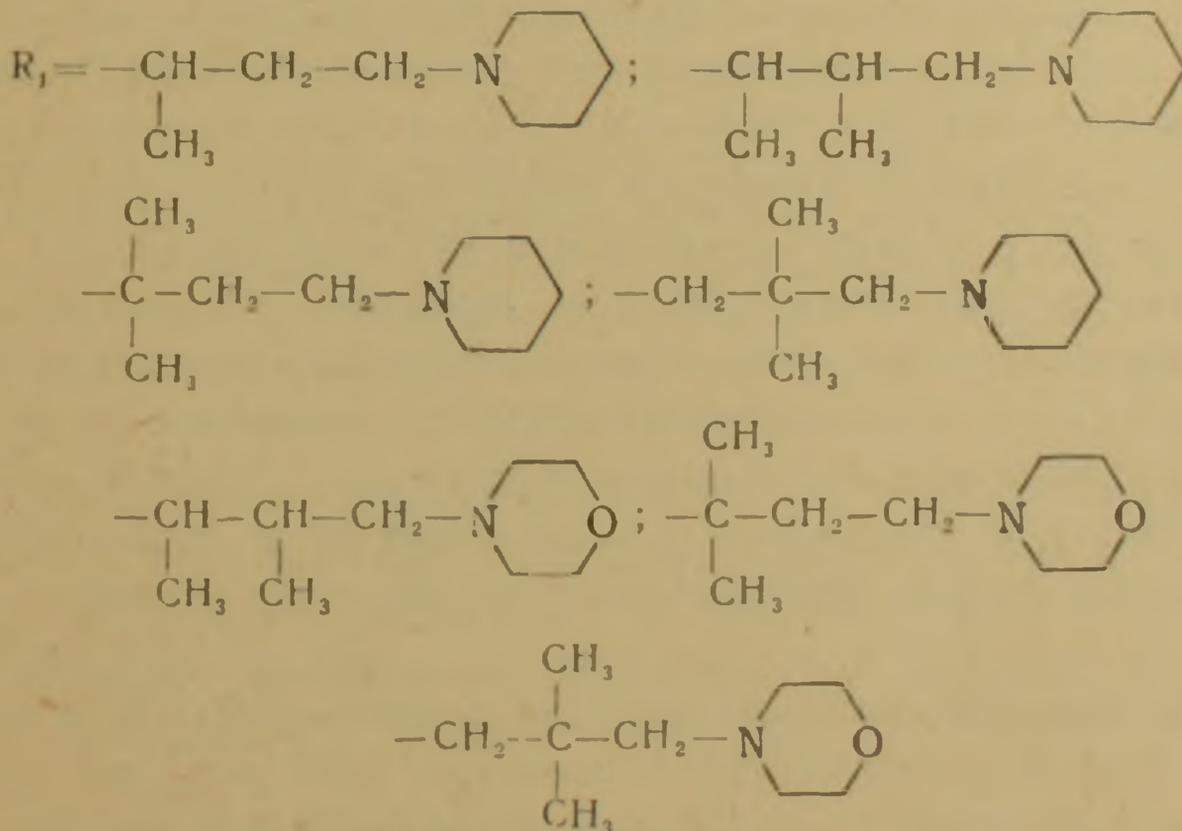
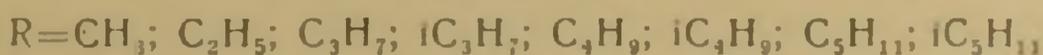
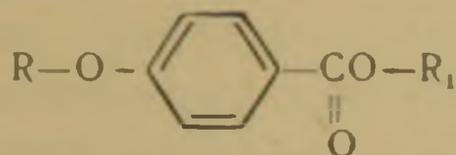
Н. Е. АКОПЯН, Р. Р. САФРАЗБЕКЯН, Р. Г. ПАРСАДАНЯН

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ
 ПИПЕРИДИНО- И МОРФОЛИНОАЛКИЛОВЫХ ЭФИРОВ
 ПАРА-АЛКОКСИБЕНЗОЙНЫХ КИСЛОТ

Представляемая работа является частью обширных исследований, посвященных синтезу и фармакологическому изучению аминоэфиров пара-алкоксибензойных кислот, проводимых в Институте тонкой органической химии АН АрмССР [1—6].

Ранее было показано, что аминоэфиры пара-алкоксибензойных кислот обладают высокой биологической активностью [7—12]. Одно из соединений этого ряда, а именно хлоргидрат α,β -диметил- γ -диэтил-аминопропилового эфира пара-изобутоксibenзойной кислоты под названием ганглерон, и нашло широкое применение в клинике внутренних болезней.

В настоящей работе приведены фармакологические исследования пиперидино и морфолиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот, синтезированных в нашем институте [13]. Соединения имели следующее общее строение:



Изучено влияние хлоргидратов, йодметилатов и йодэтилатов исследуемых соединений на кровяное давление и дыхание наркотизированных кошек и их действие на холинореактивные системы как в

опытах на изолированных органах (прямая мышца живота лягушки и отрезок изолированной кишки кошки), так и в опытах на целом животном (кошка).

М е т о д и к а

На отрезке изолированной тонкой кишки кошки определялась способность аминоэфиров влиять на спонтанные сокращения и изменять сокращения кишки, вызываемые ацетилхолином. Использованы концентрации препаратов $1 \cdot 10^{-7}$ — $1 \cdot 10^{-6}$. Ацетилхолин применялся в концентрациях $1 \cdot 10^{-8}$ — $1 \cdot 10^{-7}$. Мышца погружалась в раствор препарата на 4 мин. Эти опыты были поставлены как отборочные.

В опытах на прямой мышце живота лягушки определялась способность препаратов изменять тонус мышцы и высоту ацетилхолиновых сокращений после 10 минутного воздействия. Высота ацетилхолиновых сокращений до воздействия препаратов принималась за 100%. Препараты изучались в разведениях $1 \cdot 10^{-7}$ — $1 \cdot 10^{-6}$.

В опытах на кошках обездвиженных дорико (гексенал) было изучено влияние пиперидино и морфолиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот на дыхание и уровень кровяного давления. Кровяное давление регистрировалось в общей сонной артерии, дыхание — посредством капсулы Маррея, соединенной с трахеей.

Для изучения влияния аминоэфиров на холинореактивные системы в условиях опыта на целом животном, определялась способность веществ изменять гипотензивный эффект, вызываемый раздражением блуждающего нерва и введением ацетилхолина, а также их влияние на гипертензивное действие коркония — дихолинового эфира корковой кислоты. Последний, как известно [14], обладает способностью возбуждать холинорецепторы симпатических ганглиев, мозгового слоя надпочечников и хеморецепторы каротидных клубочков. Блуждающий нерв раздражался на шее. Источником тока служил генератор прямоугольных импульсов. Препараты вводились в бедренную вену в дозах 0,1—3 мг/кг, а в части случаев и в меньших дозах.

Влияние на дыхание и кровяное давление. Хлоргидраты, йодметилаты и йодэтиллаты всех изученных пиперидино и морфолиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот вызывают более или менее выраженное понижение кровяного давления. Гипотензивное действие хлоргидратов отчетливое при введении их в дозах 1—3 мг/кг. Действие йодалкилатов проявляется в значительно меньших дозах — 0,1—1 мг/кг.

В ряду йодалкилатов при наличии в кислотной части эфира метокси и амилокси радикалов гипотензивное действие было несколько слабее, чем у соединений с прочими алкокси-радикалами.

Гипотензивное действие зависело также от строения аминоксипированного радикала. Соединения, содержащие α -метил- γ -N-пиперидинопропиловый и α , β -диметил- γ -N-пиперидинопропиловый радикалы, ока-

зались наиболее активными по гипотензивному действию (рис. 1, 3). Влияние на кровяное давление в ряду соединений, содержащих β, β -диметил- γ -N-пиперидинопропиловый радикал, гипотензивное действие было слабо выражено. Соединения с α, α -диметил- γ -N-пиперидинопропиловым радикалом занимали промежуточное положение.

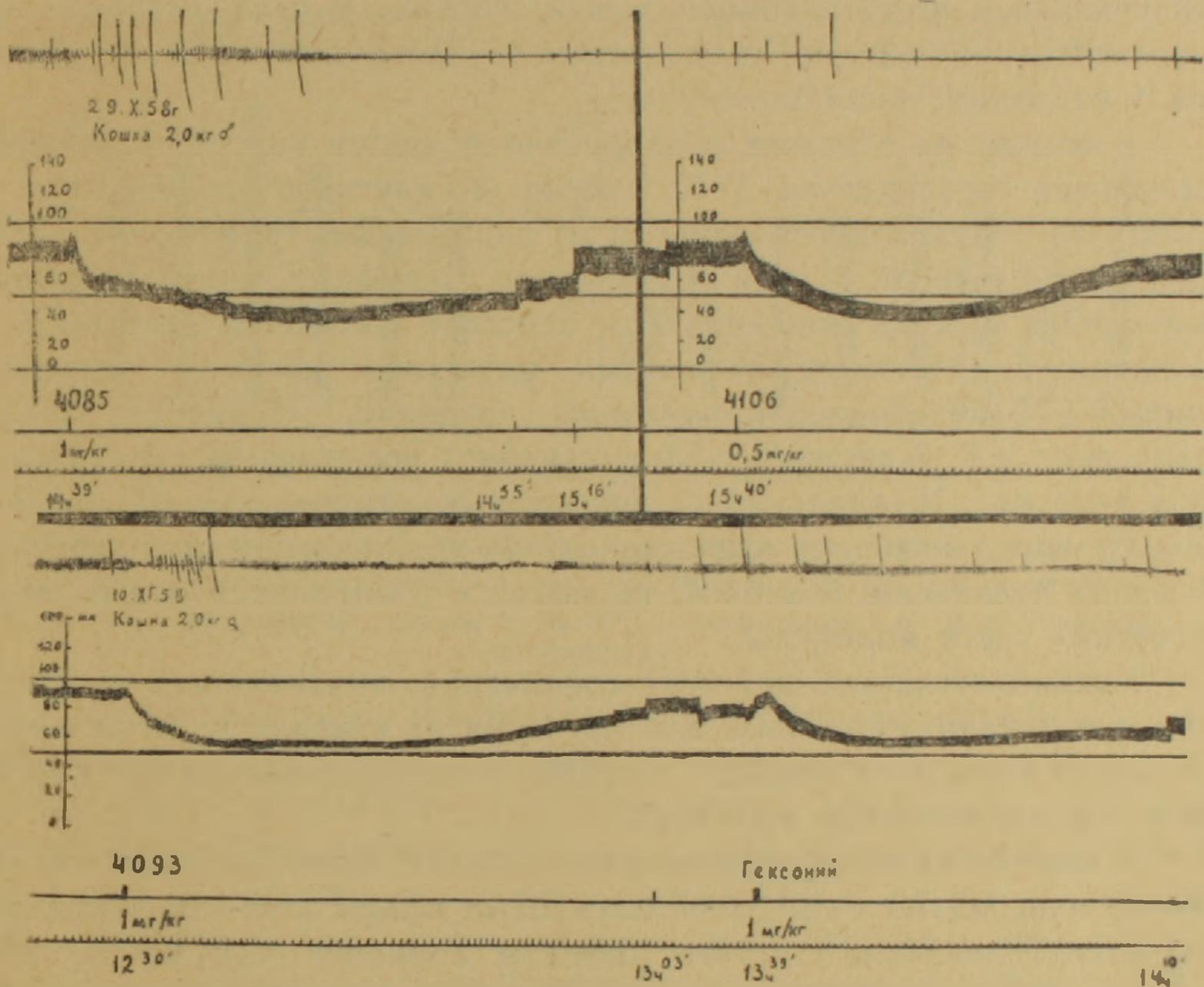


Рис. 1. Гипотензивное действие пиперидиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот в опытах на наркотизированной кошке. Регистрируется: дыхание, кровяное давление: а) гипотензивное действие препарата 4085 (йодэтилат α, β -диметил- γ -N-(пиперидино) пропилового эфира пара-этоксibenзойной кислоты); б) гипотензивное действие препарата 4106 (йодэтилат α -метил- γ -N-(пиперидино) пропилового эфира пара-изопропокси-бензойной кислоты); в) сравнение гипотензивного действия препарата 4093 (йодэтилат α -метил- γ -N-(пиперидино) пропилового эфира пара-пропоксибензойной кислоты) и гексония.

На дыхание наркотизированных кишек хлоргидраты пиперидино и морфолиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот в дозах 1—3 мг/кг существенного влияния не оказали. Йодметилаты и йодэтилаты в дозах, вызывающих значительное понижение кровяного давления (0,5—1 мг/кг), нередко оказывали угнетающее действие на дыхание.

Влияние на холинореактивные системы. Пиперидино и морфолиноалкиловые эфиры пара-алкоксибензойных кислот в опытах на прямой мышце живота лягушки в концентрации $1 \cdot 10^{-7}$ — $1 \cdot 10^{-6}$ пони-

жали или полностью предупреждали сокращения мышцы, вызванные ацетилхолином.

Была отмечена зависимость никотинолитического действия от строения как кислотной, так и аминоспиртовой части молекулы. Наиболее активными оказались соединения с α -метил и α , β -диметил- γ -N-пиперидино и морфолинопропиловым спиртом. В ряде случаев никотинолитическое действие усиливалось с удлинением алкокси радикалов в кислотной части молекулы.

В опытах на отрезках изолированной кишки кошки исследуемые соединения в разведении $1 \cdot 10^{-6}$ после 4-минутного воздействия не оказывали существенного влияния на спонтанные сокращения. Большинство соединений в этом разведении подавляло ацетилхолиновые сокращения отрезка кишки. Это действие особенно отчетливо у йодалкилатов. Наиболее активными оказались эфиры, содержащие α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловый радикал. Наименее активны соединения с β , β -диметил- γ -N(пиперидино) пропиловым радикалом. В ряду α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот наиболее выраженным M-холинолитическим действием обладают соединения с этокси, пропокси и изопропокси радикалами в кислотной части молекулы.

Холинолитическое действие соединений, выявленное в опытах *in vitro*, послужили основанием для изучения их влияния на холинореактивные системы вегетативных ганглиев и центральной нервной системы в опытах на целом животном.

В опытах на наркотизированных кошках было показано, что изученные пиперидино и морфолиноалкиловые эфиры пара-алкоксибензойных кислот способны угнетать эффекты коркония как на дыхание, так и на кровяное давление. У хлоргидратов это действие проявляется при введении их в больших дозах, 1–3 мг/кг, и выражено слабо. Блокирующее действие йодалкилатов выражено значительно сильнее и наступает при введении их в дозах 0,5–0,05 и менее мг/кг веса (рис. 3). Для удобства сравнения были высчитаны (интерполированием) и выражены в отрицательных lg дозы, угнетающие гипертензивное действие коркония на 50%. В ряду пиперидино алкиловых эфиров наиболее выраженным ганглиоблокирующим действием обладают соединения, содержащие α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловый радикал (рис. 2). В этом ряду соединений видна зависимость силы ганглиоблокирующего действия от длины алкокси радикала у бензойного кольца. Йодалкилаты эфиров параэтокси, парапропокси и пара-изопропоксибензойных кислот обладают наибольшим блокирующим действием на симпатические ганглии, возбуждаемые корконием. В соединениях с прочими аминоспиртами зависимость силы действия от строения кислотной части менее отчетлива.

В ряду морфолинопроизводных наибольшим ганглиоблокирующим действием обладают соединения с α , β -диметил- γ -N-(морфолино) пропиловым спиртом (соединения с α -метил пропиловым спиртом не

были синтезированы). В группе морфолиновых производных судить о влиянии изменения радикала R — в кислотной части на силу ганглио-блокирующего действия не представлялось возможным, так как были синтезированы только бутокси и изобутокси производные.

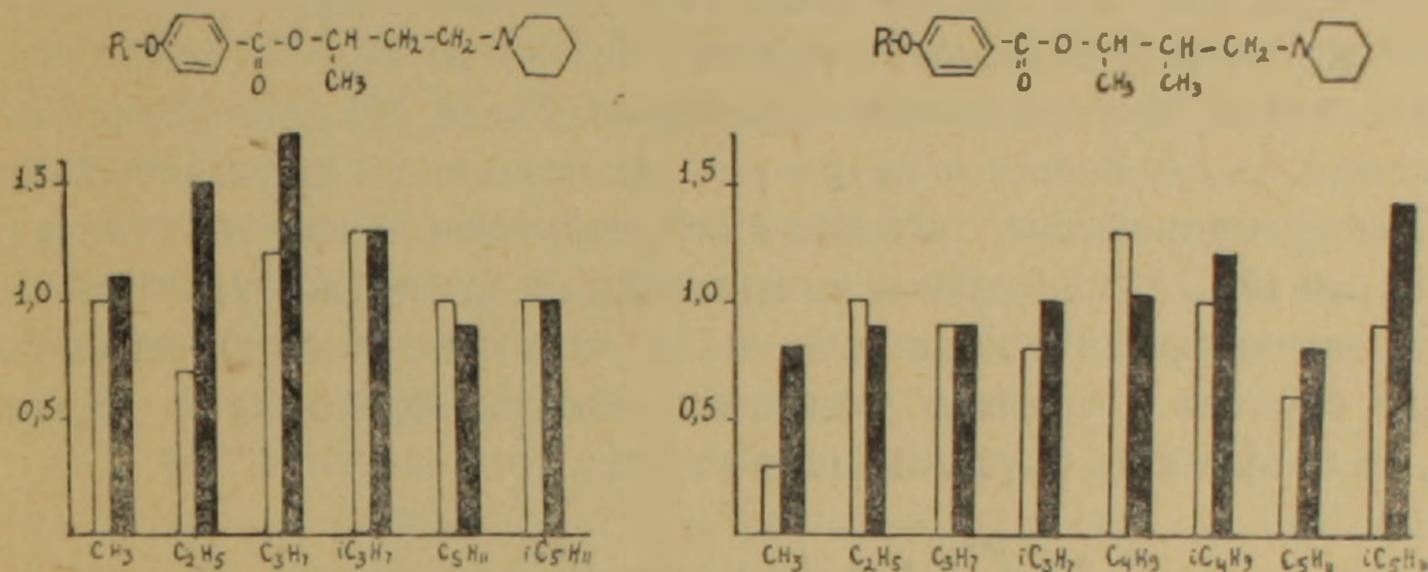


Рис. 2. Влияние α -метил и α, β -диметил- γ -N-пиперидиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойной кислоты на гипертензивное действие коркония. По оси абсцисс значение радикала R в кислотной части молекулы. Не зачерненные столбики йодметилаты, черные—йодэтиллаты. По оси ординат: дозы препаратов, уменьшающие эффект коркония на 50%, выраженные в отрицательных логарифмах.

С целью выяснить, действительно ли угнетение эффектов коркония вызвано нарушением проведения в симпатических ганглиях, или же этот эффект обусловлен адренолитическим действием исследуемых аминоэфиров, было изучено влияние одного из наиболее активных соединений на эффекты коркония и адреналина в одном и том же опыте. Оказалось, что в дозах, подавляющих эффекты коркония на дыхание и кровяное давление, препарат не оказывает видимого влияния на эффекты адреналина (рис. 3).

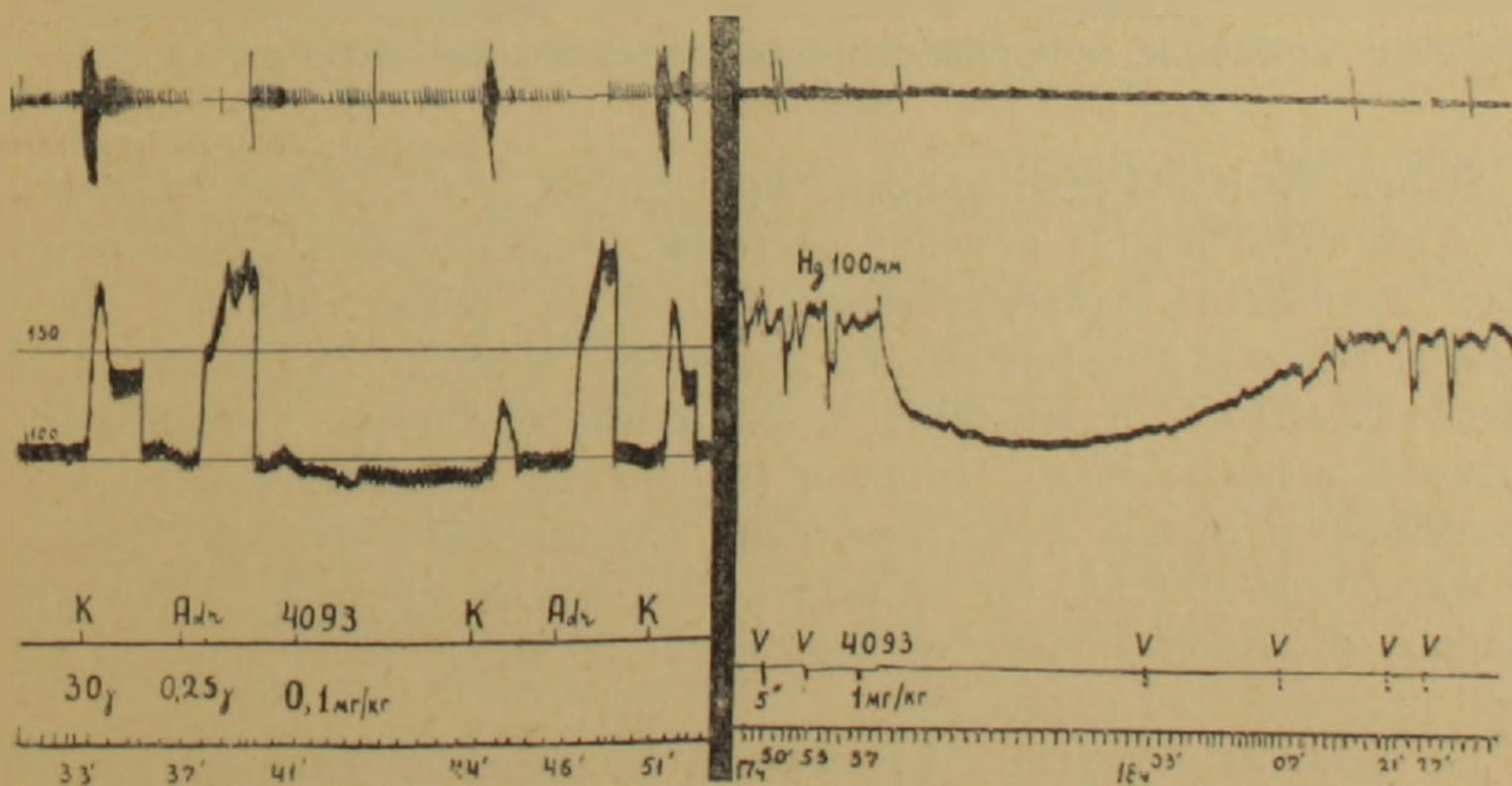


Рис. 3. Влияние препарата 4093 (йодметилат α -метил- γ -N(пиперидино)пропилового эфира пара-пропоксибензойной кислоты: а) на эффекты коркония и адреналина; б) на эффекты раздражения периферического конца блуждающего нерва.

Пиперидиноалкиловые и морфолиноалкиловые эфиры пара-алкоксибензойных кислот в изученных нами дозах не изменяют гипотензивное действие ацетилхолина. В дозах 0,1—3 мг/кг большинство соединений уменьшает гипотензивное действие блуждающего нерва. У хлоргидратов это действие наблюдается при введении их в дозах 1—3 и более мг/кг, а йодалкилатов в дозах 0,1—1 мг/кг. По способности угнетать эффекты блуждающего нерва наиболее активны йодалкилаты соединений, содержащих α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловый радикал. При сравнении доз, вызывающих угнетение эффектов блуждающего нерва на 50% с дозами, вызывающими такое же угнетение гипертензивного эффекта коркония, легко заметить (рис. 4), что в большинстве случаев препараты угнетают эффекты коркония в меньших дозах, чем эффекты блуждающего нерва.

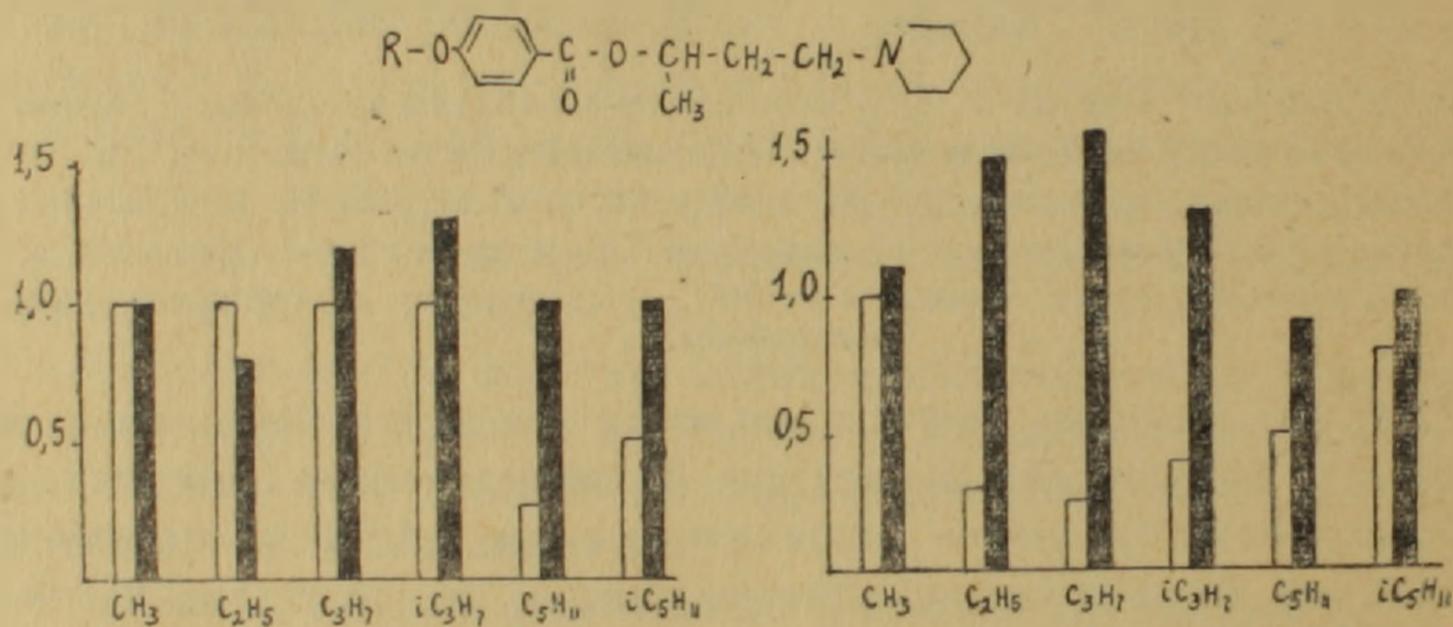


Рис. 4. Влияние α -метил- γ -N-(пиперидино)пропиловых эфиров пара-алкоксибензойной кислоты на гипертензивный эффект коркония и гипотензивный эффект блуждающего нерва. По оси ординат—дозы препаратов, уменьшающие эффекты коркония, и на 50% выраженные в отрицательных логарифмах. По оси абсцисс—значение радикала R в кислотной части молекулы. Незачерненные столбики влияние на эффект блуждающего нерва, черные—влияние на эффект коркония.

Далее было изучено влияние препаратов на холинореактивные структуры центральной нервной системы. Испытывалась противосудорожная активность хлоргидратов в опытах на белых мышах весом 18—22 г. Были использованы две различные модели судорожных состояний. Судороги вызывались холиномиметическими веществами—никотином и ареколином. Никотин (основание) вводился мышам внутрибрюшинно в дозе 6 мг/кг. Ареколин (бромистоводородный) вводился подкожно в дозе 0,3 мг на мыш. Изучаемые препараты (6 соединений) вводились подкожно в дозе 10—30 мг/кг за 10 мин. до введения никотина или ареколина.

Ни одно из изученных соединений не оказывало влияния на никотиновые и ареколиновые судороги.

Итак, пиперидино и морфолиноалкиловые эфиры пара-алкоксибензойных кислот обладают способностью понижать кровяное давление наркотизированных кошек и оказывать Н-холинолитическое действие

как в опытах на изолированных органах, так и в опытах на наркотизированных кошках. Особенно отчетливо блокирующее действие препаратов на Н-холинорецепторы поперечно-полосатой мышцы (прямая мышца живота лягушки) и вегетативных ганглиев, причем, препараты в первую очередь блокируют симпатические ганглии.

В опытах на мышах было показано, что изученные препараты не действуют на „Н“ и „М“-холинореактивные структуры центральной нервной системы.

Для расширения наших представлений о характере действия препаратов был поставлен ряд дополнительных опытов. Была изучена токсичность ряда соединений из числа наиболее активных. Опыты ставились на белых мышах. Изучаемые вещества вводились подкожно. DL_{50} , высчитанные методом суммации Беренса, приведены в табл. 1.

С целью выяснить, не обусловлено ли гипотензивное действие изучаемых препаратов их влиянием на М-холинорецепторы сердца и сосудов, один из наиболее активных соединений йодметилат- α -метил- γ -N-(пиперидинопропиловый эфир пара-пропоксибензойной кислоты (препарат 4063) был изучен в опыте на атропинизированной кошке. Атропин в дозах, полностью блокирующих эффекты ацетилхолина, не оказывал видимого влияния на гипотензивное действие препарата 4093. Влияние препарата на уровень кровяного давления, очевидно, не связано также с ослаблением сердечной деятельности; в опытах на изолированном сердце лягушки небольшое уменьшение амплитуды сердечных сокращений наблюдалось только после воздействия препарата в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$.

В опытах на сосудах изолированного уха кролика было показано, что препарат 4093 при перфузии через сосуды в разведениях $1 \cdot 10^{-7}$ — $1 \cdot 10^{-8}$ значительно суживает их.

Таким образом, можно думать, что гипотензивное действие препарата в основном обусловлено его угнетающим влиянием на симпатические ганглии.

При сравнении на одном и том же животном гипотензивного действия препарата 4093 (йодметилат α -метил- γ -N-(пиперидино пропиловый эфир пара-пропоксибензойной кислоты), с действием известного ганглиоблокирующего вещества — гексония, оказалось, что препарат 4093 по глубине и по длительности понижения давления не уступал гексонию (рис. 1).

Способность препарата вызывать значительное понижение кровяного давления и блокировать проведение в симпатических ганглиях послужили основанием для изучения его влияния на уровень кровяного давления кроликов в условиях хронического опыта. Наблюдение проводилось на 2 кроликах. Кровяное давление измерялось методом Короткова в общей сонной артерии, выведенной в кожный лоскут. За 3 месяца до начала опыта, введением питуитрина методом А. А. Белоус [15], у кроликов была вызвана экспериментальная гипертония: кровяное давление равнялось 160—170 мм (исходное дав-

Таблица 1

Токсичность некоторых пиперидиноалкиловых эфиров
пара-алкоксибензойных кислот

№	Ф о р м у л а	ЛД ₅₀ подкожно мг/кг
4082		31
4085		42
4093		52
4105		74
4106		49
4107		131
4120		82
4121		75
3441		75
4133		55

ление 95—100 мм) ртутного столба. Контрольными измерениями в течение 4 дней был установлен исходный фон. Препарат вводился внутримышечно в течение 5 дней по 5—10 мг/кг. В этих дозах он понижал давление на 20—30 мм, но это действие кратковременное, давление достигало исходной высоты на следующий день введения.

В ы в о д ы

1. Изучение ряда пиперидино- и морфолиноалкиловых эфиров пара-алкоксибензойных кислот показало, что характерными особенностями препаратов являются способность понижать кровяное давление и блокировать Н-холинорецепторы прямой мышцы живота лягушки и вегетативных ганглиев. В подавляющем большинстве случаев препараты в первую очередь блокируют симпатические ганглии, а с увеличением дозы и парасимпатические.

2. Хлоргидраты исследуемых эфиров значительно уступают йодалкилатам и по гипотензивному, и по холинолитическому действию.

3. Отмечается зависимость силы действия препаратов от строения как спиртовой, так и кислотной части молекулы. Соединения, содержащие α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловый радикал в спиртовой части оказались наиболее активными и по ганглиоблокирующему и по гипотензивному действию. В этом ряду соединений гипотензивное и ганглиолитическое действие достигают максимума у соединений с этокси, пропокси и изопропокси радикалами в кислотной части молекулы.

На примере одного из активных соединений — 4093 (йодметилат- α -метил- γ -N-(пиперидино) пропиловый эфир пара-пропоксибензойной кислоты) было показано, что гипотензивное действие препаратов, очевидно, обусловлено блокадой симпатических ганглиев.

В условиях хронического опыта на кроликах с экспериментальной гипертензией препарат 4093 понижал кровяное давление, но действие его было кратковременным.

Институт тонкой органической химии
АН АрмССР

Поступило 25.I 1961 г.

Ե. Ե. ՀԱԿՈՐՅԱՆ, Ռ. Ռ. ՍԱՅՐԱԶԲԵՆԿՅԱՆ, Ռ. Գ. ՓԱՐՍԱԴԱՆՅԱՆ

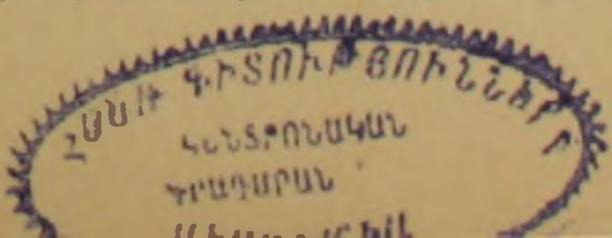
ՊԱՐԱ-ԱԼԿՈՔՍԻԲԵՆՉՈՒԱԿԱՆ ԹԹՈՒՆԵՐԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՊԻՊԵՐԻԴԻՆՈ-ԵՎ
ՄՈՐՓՈԼԻՆՈՒԿԻ ԷՍԹԵՐՆԵՐԻ ԶԱՐՄԱԿՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԲՆՈՒԹԱԳԻՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Պարա-ալկոքսիրենդոական թթվի պիպերիդինո- և մորֆոլինոալկիլ էսթերների առումնասիրությունը ցույց տվեց, որ այդ նյութերը օժտված են հիպոթենզիկ և Ն-խոլինոլիտիկ հատկություններով:

Նյութերի ճնշող մեծամասնությունը առաջին հերթին բլոկադայի է ենթարկում սիմպատիկ և ապա, դրզան ավելացնելու դեպքում, պարասիմպատիկ հանգույցները:

Ուսումնասիրված նյութերի յոգալիլիտաների թե՛ հիպոթենզիկ և թե՛ Ն-խոլինոլիտիկ ազդեցությունը ավելի ցայտուն է քան քլորհիդրատներինը:



Ֆարմակոլոգիական ազդեցությունը փոփոխվում է ինչպես սպիրտային, այնպես և թթվային մասի փոփոխման զուգահեռ:

Առաջիկ ակտիվ նյութերից մեկի պարա-ալկոքսիբենզոական թթվի α -մեթիլ- γ -N (պիպերիդին) պրոպիլ էսթերի յոզմեթիլատի (N 4093) ուսումնասիրությունը ցույց տվեց, որ հիպոթենդիվ ազդեցությունը, ըստ երևույթին պայմանավորված է սիմպատիկ հանգույցների բլոկադայով:

Թրոնիկ փորձի պայմաններում N 4093 պրեպարատը կարճատև իջեցնում էր ճազարների արյան ճնշումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г., Дохикян А. А. и Оганесян А. Н. ДАН АрмССР, 18, 1, 1954.
2. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г., Дохикян А. А. ДАН АрмССР, 18, 2, 39—43, 1954.
3. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г. и Григорян Г. Т. ДАН АрмССР, 18, 3, 75—78, 1954.
4. Мнджоян А. Л., Мнджоян О. Л. и Бабиян Н. А. ДАН АрмССР, 18, 4, 105—110, 1954.
5. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г. и Оганесян А. Н. ДАН, 24, 3, 105—117, 1957.
6. Мнджоян А. Л. и Африкян В. Г. Синтез ганглерона и некоторых его аналогов, Ереван, АН АрмССР, 1959.
7. Акопян Н. Е. Диссертация, Ереван, АН АрмССР, 1954.
8. Акопян Н. Е. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки) 11, 1, 67—75, 1958.
9. Акопян Н. Е., Самвелян В. М. Фармакология и токсикология, 21, 5, 38—43, 1958.
10. Самвелян В. М. Диссертация, Ереван, АН АрмССР, 1954.
11. Самвелян В. М. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), 19, 1, 59—65, 1958.
12. Самвелян В. М. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), 11, 10, 87—94, 1958.
13. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г., Бадалян В. Е., Мартиросян Ю. О. ДАН АН АрмССР, 27, 4, 243—248, 1958.
14. Дардымов И. В. и Рыболовлев Р. С. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 40, 11, 41, 1955.
15. А. А. Белоус. Фармакология и токсикология, 17, 3, 10—13, 1954.

В. М. АВАКЯН

К ВОПРОСУ ПОИСКОВ СИМПАТОЛИТИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ ТИПА БРЕТИЛИУМА

В 1959 г. было установлено, что бензилчетвертичные аммониевые соединения оказывают уникальное действие на симпатическую нервную систему: они блокируют реакцию различных органов на раздражение постганглионарных симпатических нервов, не уменьшая действия адреналина [1]. Это свойство было максимально выражено у бромэтилата* и п-толуолэтилсульфоната ортобромбензилдиметиламина, которые под названием бретилиум и дарентин применяются при лечении гипертонической болезни [3, 4, 5].

Дальнейшие поиски более активных и высокоизбирательных препаратов нового типа действия как за рубежом [6], так и у нас [7, 8] велись в основном в ряду соединений, четвертичная аммониевая группа которых присоединена к бензольному кольцу. Для выяснения вопроса, является ли бензольное кольцо необходимым элементом для проявления симпатолитической активности, нами были изучены симпатолитические свойства шести соединений, которые по химическому строению отличались от бретилиума тем, что вместо ортобромбензольного фрагмента содержали алкилзамещенные фурановую и бензофурановую кольцевые системы.

Методика опытов

Опыты проводились на 23 кошках, наркотизированных внутрибрюшинным введением гексенала в дозе 100 мг/кг.

Продольным разрезом по средней линии вскрывалась кожа шеи. Между двумя лигатурами перерезались венозные сосуды, соединяющие обе наружные яремные вены. Затем, по всей длине шеи с двух сторон обнажались нервномышечные пучки, состоящие из общей сонной артерии, блуждающего нерва, симпатического нерва и внутренней яремной вены. В нижней части трахеи вставлялась трехходовая трубка. Выше трахеальной трубки трахея и пищевод перерезались между двумя лигатурами. Предварительно перерезав сосуды, идущие от сонных артерий к пищеводу и гортани, отделяли эти органы от подлежащих тканей и, отворачивая их в сторону головы, обеспечивали, таким образом, доступ к постганглионарному стволу симпатического нерва. Обычно после перерезки длинной мышцы головы, расположенной на передней

* Согласно решения фармакологического комитета АМН СССР это соединение под названием «Орнид» проходит клиническое испытание на больных гипертонической болезнью [2].

поверхности тел шейных позвонков, постганглионарный ствол симпатического нерва обнажается на расстоянии 5—7 мм, вполне достаточном для подведения погружных платиновых электродов. Затем в центральный конец левой язычной артерии вставлялась металлическая канюля-игла для ретроградных введений испытуемых препаратов. Такую же канюлю вводили в бедренную вену.

Кровяное давление регистрировалось ртутным манометром в сонной артерии, дыхание — капсулой Маррея, соединенной с трахеотомической трубкой. Для предотвращения свертывания крови в систему артериальной канюли вводился гепарин в дозе 0,2 мг. С помощью рычажка Энгельмана (1 : 10) регистрировались сокращения мигательной перепонки левого глаза, вызванные внутривенным введением L-адреналина битартарата (10 μ г на животное) и супрамаксимальным раздражением прямоугольными электрическими импульсами постганглионарного ствола симпатического нерва. Частота импульсов равнялась 20 герцам, напряжение 10—18 вольтам в амплитудном значении, длительность — 0,1 миллисекунде. Продолжительность раздражения варьировалась в пределах 4—8 секунд. Если испытуемый препарат обладал сильным парасимпатомиметрическим свойством, мешающим проведению опыта, за 30 минут до начала наблюдения внутривенно вводился атропин в дозе 2 мг/кг.

Опыт проводился по следующей схеме. После получения минимум двух одинаковых контрольных реакций на раздражение симпатического нерва и на введение L-адреналина, в язычную артерию ретроградно вводился испытуемый препарат, растворенный в 0,5 мл физиологического раствора. В период введения препарата на общую сонную артерию накладывался зажим Дифенбаха.

Затем через определенные промежутки времени проверялась реакция мигательной перепонки на адреналин и на раздражение нерва. Действие каждого препарата было проверено в опытах на 3—5 кошках.

Использованные препараты и растворы. Испытуемые препараты синтезированы в химических лабораториях ИТОХ [9, 10, 11]. Синтез бретилюма осуществлен во втором секторе гетероциклических соединений ИТОХ А. А. Арояном. Все препараты, будучи четвертичными аммониевыми солями, хорошо растворялись в физиологическом растворе. Гепарин производства фирмы Гедеон Рихтер (Венгрия), атропин-коммерческий, L-адреналин битартарат производства Украинского института экспериментальной эндокринологии (Харьков). В целях предупреждения быстрого разложения L-адреналина, его растворы (1 : 10,000) хранились в черных склянках на льду.

Результаты экспериментов

Полученные результаты приведены в виде таблицы. Из таблицы видно, что через 30 минут после внутриартериального введения иодэтилата 5-метилфурфурилдиметиламина в дозе 3 мг/кг, наступает уменьшение

Симпатолитическое действие аналогов бретилюма, содержащих алкилзамещенные фурановую и бензофурановую кольцевые системы

№ препарата	Химическое строение	Уровень нервного блока в %-ном отношении к контрольным сокращениям		ЕД ₅₀ в мг/кг через 2 ч. после введения	Реакция мигательной перепонки на в/в введение адrenalина		Повышение тонуса века после введения препаратов в % ⊙	Действие препарата на кровяное давление		
		Доза препарата в мг/кг через 30 мин. после введения препарата	через 2 ч.		через 30 мин. после введения препарата	через 2 ч.		Понижение давления в мм рт. столба	длительность действия в минутах	
1		3*	20	44	3,2	+	++	30	50	40
		5*	60	82		++	++	30	35	30
		10	100	животное пало				100	80	
2		3*	0	35	4,3	-	-	0	50	5
		10	100	100				100	60	50
		15*	77	100		++	++	25	80	60
3		5	-11	0	<30	+	+	0	60	25
		10	-28	-43		+	+	0	55	40
		20*	27	20		-	-	0	50	40
		30	20	15		-	-	0	75	30
		30	17	10		-	-	0	85	25
4		2	40	58	1,4	+	-	50	25**	2
		5	57	100		++	+	60	70**	10
		15	65	100		++	++	75	110**	15
5		4	60	55	7,6	-	-	100	10	5
		5*	0	40		++	+	0	30**	3
		7*	0	38		++	+	25	30**	3
6		10	0		<30	-	-	0	50	10
		15	15	0		-	-	0	30	30
		20*	20	0		-	-	0	50	30
бретилюм		30	18	0		-	-	0	60	65
		1	23	36	1,2	++	++	0	40**	2
		1	45	50		+	+	20	10	2
3	100	100	+	+		80	30	<60		
		5	100	100		+	++	70	20	<60

* животное атропинизировалось

** повышение кровяного давления в мм рт. столба

+ превосходит контрольную реакцию

++ превосходит контрольную реакцию более чем в два раза

- уступает контрольной реакции

⊙ за 100% принято сокращение века, вызванное супрамаксимальным раздражением постганглионарного ствола симпатического нерва.

сокращения мигательной перепонки, по сравнению с контрольным, на 20%. Через 2 часа величина реакции мигательной перепонки на электрическое раздражение постганглионарного ствола симпатического нерва становится меньше контрольной почти в два раза.

Однако реакция мигательной перепонки на L-адреналин под действием препарата не только не уменьшается, но и значительно увеличивается. Следовательно, уменьшение реакции мигательной перепонки на электрическое раздражение, наступающее после введения препарата, обуславливается не блокадой адренорецепторов века, а непосредственным угнетающим влиянием препарата на симпатический нерв. Таким образом, препарат проявляет свойства, характерные для симпатолитиков нового типа действия бретилюма и ТМ-10. При повышении дозы испытуемого препарата (5 мг/кг и 10 мг/кг) это действие становится более наглядным (рис. 1). Пользуясь методом интерполирования, было подсчи-

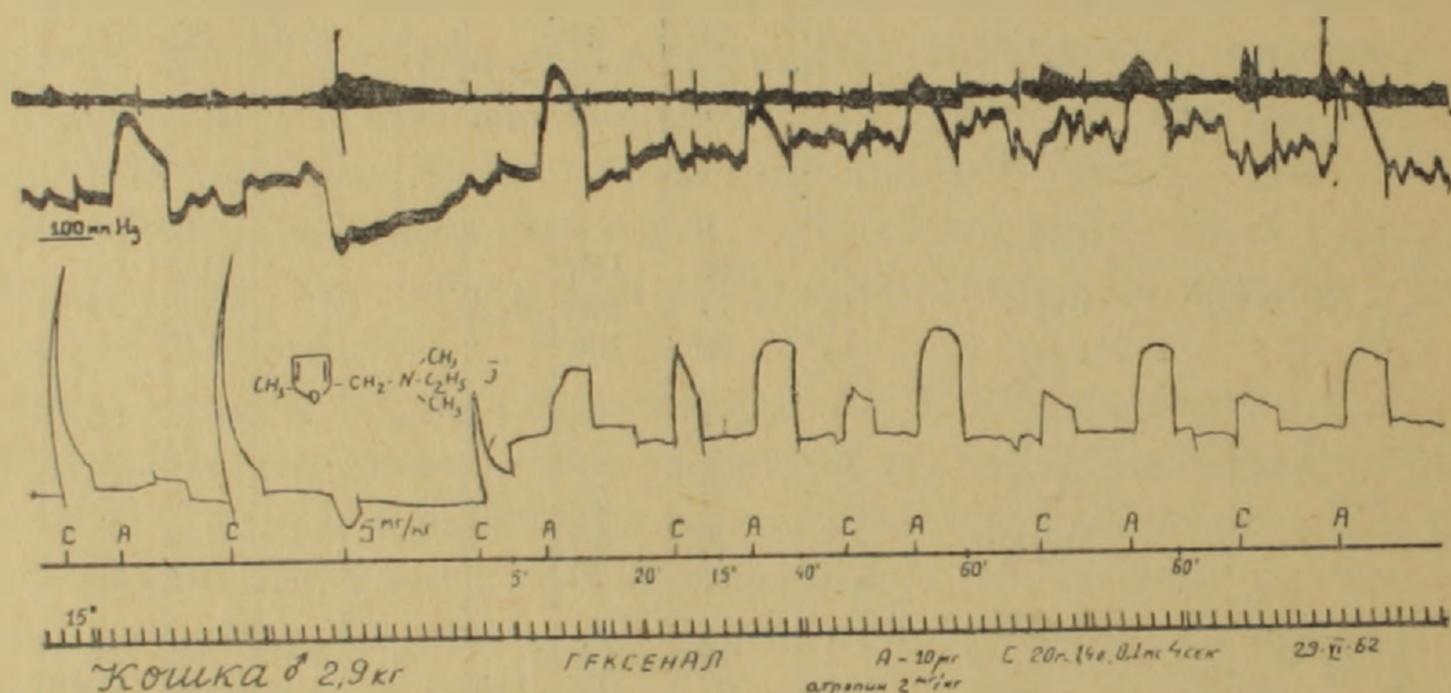


Рис. 1. Опыт на наркотизированной кошке (вес 2,9 кг). Сверху вниз: запись дыхания, кровяного давления, тонуса мигательной перепонки, отметки внутриартериального введения иодэтилата 5-метилфурфурилдиметиламина в дозе 5 мг/кг, раздражения постганглионарного ствола симпатического нерва (С), внутривенного введения L-адреналина битартрата в дозе 10 мкг (А) и отметки времени (15 сек.).

тано, что через 2 ч. после введения, иодэтилат 5-метилфурфурилдиметиламина вызывает 50% уменьшение реакции мигательной перепонки на электрическое раздражение постганглионарного ствола симпатического нерва (ED_{50}) в дозе 3,2 мг/кг.

Если ввести в молекулу этого препарата дополнительную метильную группу в четвертом положении, то получается соединение, которое также проявляет четкое бретилюмоподобное действие: ED_{50} иодэтилата 4,5-диметилфурфурилдиметиламина равняется 4,3 мг/кг. При изменении структуры первого представителя изученного ряда путем замены метильного радикала в пятом положении фуранового кольца этильным наблюдается сильное уменьшение симпатолитического действия: иодэтилат 5-этилфурфурилдиметиламина в дозе 30 мг/кг приводит к уменьшению реакции мигательной перепонки на раздражение симпатического нерва всего на 20%.

Иодэтилат 2,3-дигидробензофурфурилдиметиламина вызывает 50% уменьшение реакции мигательной перепонки на раздражение симпатического нерва в дозе 1,4 мг/кг. Следует отметить, что использованный в качестве контроля бромэтилат ортобромбензилдиметиламина (бретилюм) оказывает аналогичное действие в дозе 1,2 мг/кг (рис. 2 и 3 и таблица).

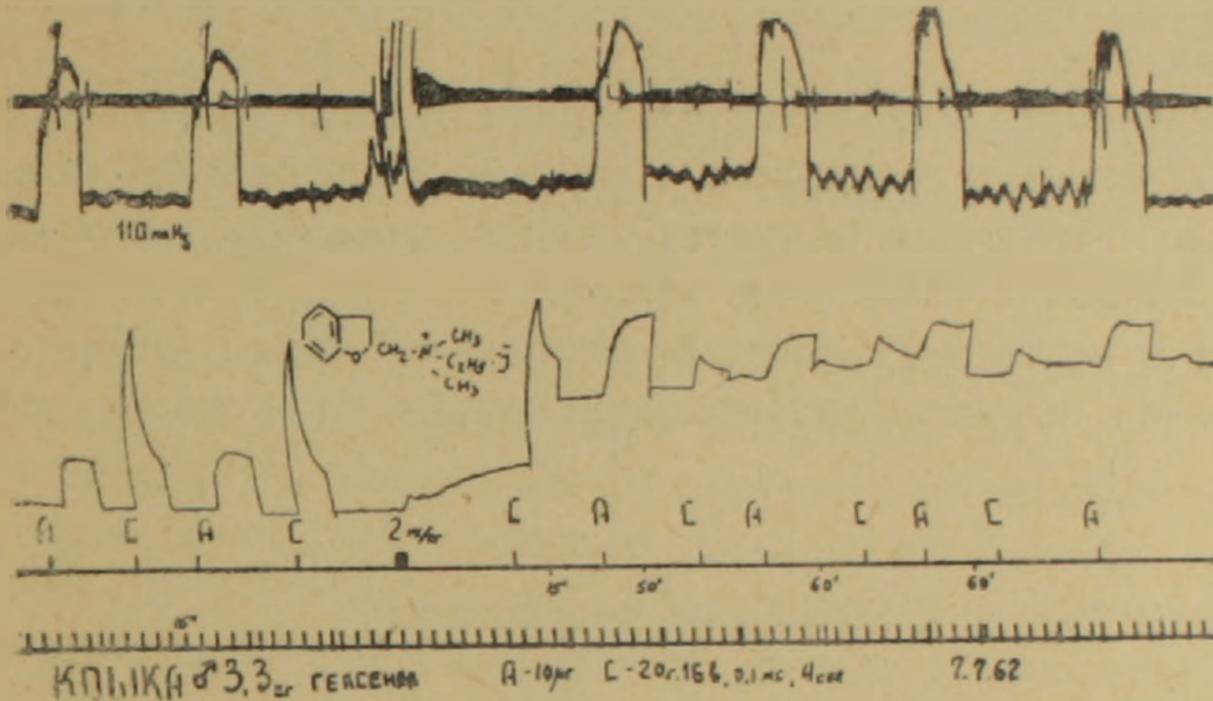


Рис. 2. Опыт на наркотизированной кошке (вес 3,3 кг). Симпатолитическое действие иодэтилата 2,3-дигидробензофурфурилдиметиламина, введенного внутривенно в дозе 2 мг/кг. Обозначения те же, что и на рис. 1.

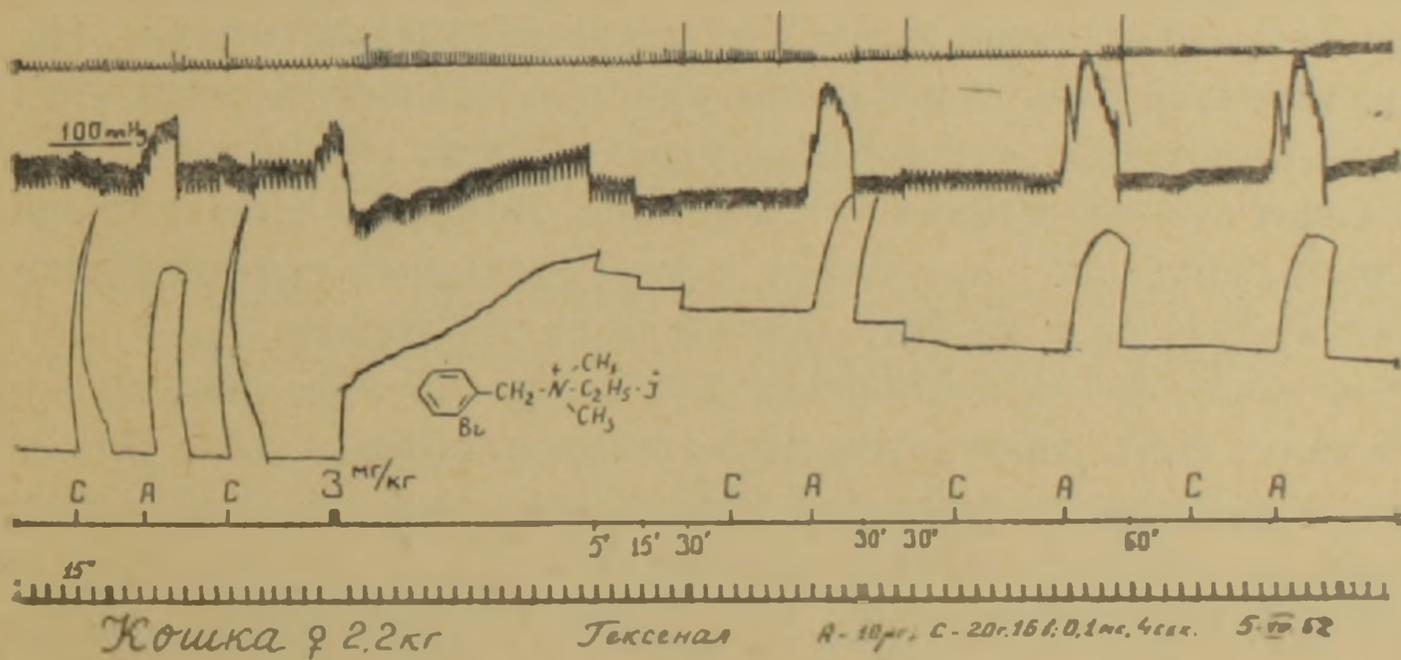


Рис. 3. Опыт на наркотизированной кошке (вес 2,2 кг). Симпатолитическое действие бромэтилата ортобромбензилдиметиламина (бретилюм), введенного внутривенно в дозе 3 мг/кг. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Как видно из таблицы, изменение структуры иодэтилата 2,3-дигидробензофурфурилдиметиламина путем окисления гидрофуранового кольца до фурана приводит к значительному понижению симпатолитической активности.

Последующим изменением структуры путем введения метильного радикала в третье положение бензофурановой системы получается препарат, который даже в дозе 30 мг/кг не оказывает заметного симпатолитического действия.

Изложение фактического материала было бы неполным, если бы мы не указали на два обстоятельства.

1. В изученном ряду соединения, обладающие симпатолитической активностью, вызывают значительное повышение исходного тонуса мигательной перепонки. Иодэтилаты 5-метилфурфурилдиметиламина и 3-метилбензофурфурилдиметиламина практически лишены симпатолитического действия и на тонус мигательной перепонки не оказывают существенного влияния.

2. Не отмечается параллелизма между симпатолитической и гипотензивной активностью препаратов. Например, иодэтилат 2,3-дигидробензофурфурилдиметиламина обладает сильной симпатолитической активностью, но вызывает повышение кровяного давления, в то время, как иодэтилат 3-метилбензофурфурилдиметиламина лишен симпатолитического действия и вызывает значительное понижение кровяного давления.

Обсуждение результатов

Создание бретилиума, ТМ-10* и других четвертичных аммониевых соединений, обладающих удивительной способностью избирательно блокировать реакции на раздражение постганглионарного ствола симпатического нерва, значительно расширило наше представление о механизме передачи импульсов в этой части вегетативной нервной системы. По гипотезе, выдвинутой Берном и Рандом, при прохождении нервных импульсов вблизи окончаний постганглионарных волокон симпатического нерва происходит высвобождение ацетилхолина, который в свою очередь вызывает высвобождение адреналина и норадреналина, осуществляющих медиацию импульсов с нервных окончаний на эффекторы.

В настоящее время накопилось достаточно данных, доказывающих существование этого дополнительного ацетилхолинового звена [14]. Установление симпатолитического действия бретилиума и ТМ-10, имеющих структурное сходство с ацетилхолином, не только служит косвенным подтверждением новой гипотезы, но и намечает пути синтеза оригинальных симпатолитических соединений, весьма перспективных с точки зрения их клинического применения.

Однако по настоящее время поиски новых соединений типа бретилиума ведутся в основном в узком ряду бензилчетвертичных аммониевых солей. В доступной нам литературе было найдено только одно указание о том, что в очень больших дозах препарат фурамон, четвертичная аммониевая группа которого присоединена к фурановому кольцу, оказывает симпатолитическое действие [15].

Изученные нами соединения можно рассматривать как производные

* Симпатолитические свойства бромида холинового эфира 2,6-ксиленола (ТМ-10) установлены в отделе фармакологии Лидского университета [12, 13].

бретилюма, содержащие вместо ортобромбензольного фрагмента алкил-замещенные фурановую и бензофурановую циклические системы.

Приведенный материал, конечно, является недостаточным для решения сложных вопросов связи химического строения и симпатолитического действия. Однако он позволяет сделать несколько общих выводов:

1) в изученном ряду соединений малейшее изменение химического строения становится причиной очень больших колебаний симпатолитической активности. Интересно отметить, что в ряду бензилчетвертичных аммониевых соединений незначительные структурные изменения также приводят к катастрофическим сдвигам активности [1]. Это значительно затрудняет целенаправленные поиски активных симпатолитических препаратов;

2) отдельные представители изученного ряда обладают значительной симпатолитической активностью. Например, иодэтилат 2,3-дигидро-бензофурфурилдиметиламина по блокирующему действию на функцию постганглионарного ствола шейного симпатического нерва приближается к бретилюму. Это указывает на целесообразность поисков симпатолитиков нового действия и в ряду четвертичных аммониевых соединений, содержащих различные гетероциклические системы.

Институт тонкой органической химии
АН АрмССР

Поступило 31.VII 1962 г.

Վ. Մ. ԱՎԱԴՅԱՆ

**ԲՐԵՏԻԼԻՈՒՄԻ ՏԻՊԻ ՍԻՄՊԱՏՈԼԻՏԻԿ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆ ՈՒՆԵՑՈՂ
ՆՈՐ ՄԻԱՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՍՏԵՂԾՄԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋԸ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկա աշխատությունն ամփոփում է նուրբ օրգանական քիմիայի ինստիտուտում սինթեզված 6 նոր միացությունների սիմպատոլիտիկ հատկությունների ուսումնասիրման արդյունքները: Ըստ քիմիական կառուցվածքի այդ միացությունները բրետիլիումից տարբերվում են նրանով, որ օրթոբրոմբենզոլային հատվածի փոխարեն պարունակում են ալկիլփոխարկված ֆուրանի ու բենզոֆուրանի օղակներ:

Նարկոզի տակ գտնվող կատունների մոտ ուսումնասիրվել է միացությունների ազդեցությունը աչքի թարթող թաղանթի կծկումների վրա, որոնք առաջացվել են I-ադրենալինի ներերակային սրսկումով և սիմպատիկ նյարդի կոհանգուցային հատվածի էլեկտրական գրգռումով:

Պարզվել է, որ ուսումնասիրված միացություններից մի քանիսը, բրետիլիումի նման, օժտված են սիմպատիկ նյարդային սիստեմը արգելակելու ընդունակությամբ: Ընդ որում, նրանք չեն փոքրացնում I-ադրենալինի գրգռող ազդեցությունը թարթող թաղանթի վրա:

Ստացված արդյունքները հիմք են տալիս եզրակացնելու, որ հետերոցիկլեր պարունակող շորրորդային ամոնիումական միացությունները հետաքրքրություն են ներկայացնում սիմպատոլիտիկ ազդեցությամբ օժտված նոր պրիպարատների ստեղծման տեսակետից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Boura A. L. A., Copp F. C. a. Green A. F. Nature, 4688, 70—71, 1959.
2. Симон И. Б. и Введенский В. П. Медицинская промышленность СССР, 7, 10—14, 1961.
3. Boura A. L. A., Green A. F. и др. Lancet (Lond.), 7089, 17—21, 1959.
4. Somers K. Brit. Med. J. 5282, 911—916, 1962.
5. Hodge J. V. a Smirk F. H. Am. Heart J. 60, 4, 539—544, 1960.
6. Boura A. L. A., Coker G. G. и др. Nature, 4717, 77—78, 1960.
7. Халимова К. М. Материалы IX Всесоюзной фармакологической конференции, Свердловск, 285—286, 1961.
8. Розовская Е. С. и Симон И. Б. Там же, стр. 217—219.
9. Мнджоян А. Л., Африкян В. Г. и Дохикян А. А. Известия АН АрмССР, (химические науки), 14, 4, 369—375, 1961.
10. Мнджоян А. Л. и Калдрикян М. А. Известия АН АрмССР (химические науки), 13, 1, 55—61, 1960.
11. Мнджоян А. Л. и Калдрикян М. А. Известия АН АрмССР (химические науки), 13, 5, 365—371, 1960.
12. Hey P. a. Willey G. L. Brit. J. Pharmacol. 9, 471—475, 1954.
13. Exley K. A. Brit. J. Pharmacol. 12, 297—305, 1957.
14. Burn J. H. Brit. Med. J. 5240. 1623—1627, 1961.
15. Comer M: S. a. Dipalma J. R. Arch. int. Pharmacodyn. 131, 3—4, 368—377, 1961.

Г. Г. БАТИКЯН, Д. П. ЧОЛАХЯН

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЦЕССА
ОПЛОДОТВОРЕНИЯ КУКУРУЗЫ В УСЛОВИЯХ РАЙОНА КАМО
АРМЯНСКОЙ ССР

Исследования, проведенные в последние годы [1, 2, 3, 12], выявили характер влияния специфичных почвенно-климатических условий высокогорных районов Армянской ССР на кукурузе, где эта культура, хорошо приспособившись, дает богатую и ценную силосную массу. Цветение и опыление растений кукурузы проходят нормально, т. к. температура и влажность воздуха в период цветения, т. е. в июле и августе, благоприятны, особенно для ранне- и среднеспелых сортов. Однако, наряду с этим, необходимо отметить, что тогда, когда на Араратской равнине даже летний посев кукурузы дает прекрасный урожай початков, в высокогорном районе Камо только некоторые из раннеспелых сортов дают початки, зерна которых иногда доходят до восковой или изредка, в благоприятные годы, до полной спелости.

Для выяснения причины такого явления еще в 1955 г. нами были проведены некоторые эмбриологические исследования [4, 5, 6]. Целью исследований было выяснить: 1) когда и как происходит процесс оплодотворения у ранне-, средне- и позднеспелых сортов кукурузы в условиях высокогорного района Камо; 2) как влияет развитие репродуктивных органов на эмбриологические процессы кукурузы. Для этого после изоляции были опылены пестичные цветки сортов кукурузы Воронежская 76, Белозерная 10, Лиминг, Стерлинг, Северокавказская желтозерная 1 и Рисовая 645 и зафиксированы семяпочки через определенное время фиксации, начиная с 16 ч. до 72 ч., через каждые 2 ч. в фиксаже Навашина с предварительной обработкой в Карнуа. Опыление проводилось на разных стадиях развития пестичных цветков. Дальнейшая обработка была проведена по общепринятой цитологической методике. Окрашивание препаратов проводилось железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин, по Фельгену с подкраской лихт-грюном и краской Модилевского с подкраской метиленовой синей. Рисунки были сделаны рисовальным аппаратом РА-4, при ок. 5 х об. 90.

Исследования зародышевых мешков кукурузы показали (табл. 1, 2), что отличающиеся по созреваемости сорта друг от друга отличаются также по эмбриогенезу. Так, у позднеспелого сорта Лиминг оплодотворение наблюдается только через 32 ч. после опыления, тогда как у сорта Рисовый 645 через 20 ч., а у сортов Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1 через 18 ч. после опыления отмечаются зародышевые мешки (26,6 и 50%), где процесс оплодотворения уже завершен. Однако у

Таблица I

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в районе Камо, 1957 г.

Часть фиксации после опыления	Лиминг × Лиминг				Рисовая 645 × Рисовая 645			
	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
16	60	40	—	—	66,6	33,4	—	—
18	50	50	—	—	42,5	55,5	—	—
20	66,6	33,4	—	—	20	60	20	—
22	25	75	—	—	—	—	—	—
24	50	50	—	—	—	80	20	—
26	50	50	—	—	40	40	20	—
28	25	75	—	—	28,5	44,2	27,3	—
32	20	50	30	—	—	100	—	—
36	30	50	20	—	—	80	20	—
38	—	77,7	22,2	—	33,3	50	16,7	—
40	57,3	14,2	28,5	—	—	—	—	—
42	—	—	—	—	—	50	50	—
44	—	75	25	—	10	60	30	—
46	20	50	30	—	10	50	40	—
48	60	40	—	—	11,1	55,5	33,4	—
50	—	—	—	—	33,3	30	36,7	—
52	—	70	30	—	—	—	—	—
54	33,3	33,3	33,4	—	—	40	50	10
58	28,7	71,3	—	—	—	37,5	52,5	10
60	20	60	20	—	33,4	26,6	20	20
62	25	50	25	—	—	50	50	—
64	6,6	66,6	26,8	—	37,5	30	22,5	10
66	—	75	25	—	50	50	—	—
68	12,5	62,5	25	—	55,6	11,1	22,2	11,1
70	—	33,4	66,6	—	—	—	—	—
72	—	—	—	—	30	30	—	40

сорта Северокавказская желтозерная 1, даже через 20 ч. после опыления у 42,8% зародышевых мешков не наблюдается никаких изменений (рис. 1), или же пыльцевые трубки еще только излили свое содержимое (28,5%) (рис. 2). Лиминг, а также позднеспелые сорта кукурузы типа Лиминг в условиях горного района Камо начинают цвести в лучшие годы только в первой декаде сентября. Как цветение, так и процесс оплодотворения здесь происходит сравнительно позже, чем у других сортов. Необходимо отметить, что у сорта Лиминг процесс оплодотворения хотя и происходит нормально, однако долгое время яйцеклетка остается в стадии зиготы и даже через 70 ч. образование зародыша и ядер эндосперма ни у одного зародышевого мешка нами не отмечается. У этого сорта эмбриогенез не только замедлен, но почти и не происходит. Часто после образования зиготы дальнейшее развитие не продолжается, что, видимо, является и причиной череззерницы початков, где даже в самые лучшие годы зерна не доходят до молочной спелости. Образование ядер эндосперма и зародыша у исследованных нами сортов

Таблица 2

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо. 1957 год.

Часы фиксации после опыления	Стерлинг × Стерлинг				Северокавказская желтозерная 1 × Северокавказская желтозерная 1			
	в зароды- шевом мешке нет изменений	поздне- вая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	поздне- вая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
16	30	70	10	—	40	60	—	—
18	40	33,4	26,6	—	25	25	50	—
20	40	30	30	—	42,8	28,5	28,7	—
22	22,2	66,6	11,2	—	25	50	12,5	12,5
24	30	30	40	—	—	—	—	—
26	40	10	30	20	20	45	35	—
28	25	38	37	—	—	—	100	—
30	20	27	27	26	—	—	—	—
32	27	20	27	26	—	33,3	43,3	23,4
34	20	40	40	—	—	60	40	—
36	—	50	50	—	44,4	11,2	44,4	—
38	50	25	25	—	—	25	62,5	12,5
40	—	50	25	25	—	16,6	66,6	16,8
42	40	40	20	—	22,2	33,3	11,2	33,3
44	—	60	—	40	—	—	—	—
46	25	75	—	—	20	20	50	10
48	—	—	—	—	40	40	10	10
50	—	25	75	—	20	60	15,5	5
52	—	—	100	—	—	100	—	—
54	40	—	40	20	50	50	—	—
56	—	50	25	25	—	—	—	—
58	50	—	50	—	30	30	40	—
60	—	50	50	—	—	42,8	37,2	20
62	—	50	—	50	—	—	—	—
64	50	25	25	—	14,2	14,2	42,8	28,8
66	50	50	—	—	40	20	20	20
68	—	100	—	—	—	—	—	—
70	—	—	—	—	20	30	30	20
72	—	25	75	—	—	25	—	75

сравнительно раньше наблюдается у сорта Северокавказская желтозерная 1 (через 22 ч.), Стерлинг (через 26 ч.), а у сорта Рисовая 645 только через 54 ч. после опыления появляются первые ядра эндосперма (табл. 1, 2).

Наряду с этим, необходимо отметить, что даже в самые поздние часы фиксации в многочисленных исследованных зародышевых мешках никаких изменений не наблюдается. Так, например, у сорта Лиминг при фиксации после опыления через 48 ч. у 60% зародышевых мешков пыльцевая трубка еще не излила свое содержимое. У сорта Рисовая 645 через 68 ч. фиксации после опыления уже у 11,1% изученных зародышевых мешков образуются ядра эндосперма, а у 55,6% зародышевых мешков никаких изменений не отмечается и элементы зародышевого мешка находятся в неизменном состоянии (табл. 1). Такое же явление наблюдается у сорта Стерлинг при фиксации после опыления через 58, 64 и 66 ч. У сорта Северокавказская желтозерная 1 через 54 ч. у 50% изученных зародышевых мешков нет никаких изменений (табл. 2). Это

явление характерно для кукурузы, у которой даже на одной и той же зоне початка, откуда после опыления обычно берутся семяпочки для фиксации, разные пестичные цветки имеют физиологически различную природу. Одни избирают наносимую пыльцу, другие остаются неоплодотворенными, у третьих уже идет образование зародыша и эндосперма. При свободном опылении, когда рыльца пестичных цветков неоднократно подвергаются воздействию дополнительной порции пыльцы, по всей вероятности, создаются сравнительно лучшие условия для избирательности более соответствующего компонента, поэтому и процент череззерницы сравнительно меньше. Принудительное опыление несомненно имеет и свои некоторые отрицательные стороны, что и заметно при эмбриогенезе.

При опылении проявляются не только сортовые особенности, но и в разные годы климатические условия определенным образом влияют на темп процесса оплодотворения и на эмбриогенез. Так, у сорта Северокавказская желтозерная 1 в 1957 г. после опыления через 22 ч. после фиксации уже появляются первые ядра эндосперма (табл. 2), а в 1956 г. через 26 ч. после фиксации только образуются ядра эндосперма. Та же картина наблюдается и у сорта Стерлинг (табл. 2, 3). По всей вероятности, для данного сорта в 1957 г. климатические условия района Камо были намного благоприятнее для завершения процесса оплодотворения и эмбриогенеза, чем в 1956 г. То же самое явление наблюдается у сортов Белозерная 10 и Воронежская 76 (табл. 4, 5). В 1957 г. процесс оплодотворения и эмбриогенез был завершен сравнительно быстрее у большего процента зародышевых мешков, чем в 1958 г. Температура воздуха, а также влажность в 1957 г. способствовали нормальному процессу оплодотворения и эмбриогенеза.

Определенное влияние на общий темп эмбриогенеза оказывает и состояние пестичных цветков. Так, у сорта Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1 наилучшие данные получаются при опылении рылец длиной 7 см (рис. 3, 4), (табл. 3). Когда же опыляются рыльца длиной 5 и 11 см, то ни в одном из вариантов по часам фиксации после опыления не наблюдается образования зародыша и ядер эндосперма. В то время когда при опылении рылец длиной 7 см уже через 26—28 ч. отмечается образование ядер эндосперма, при опылении 5 и 11 см длиной рылец даже через 32 ч. после опыления отмечаются многочисленные зародышевые мешки, где процесс оплодотворения давно завершен, но этапы эмбриогенеза почему-то очень замедлены и даже через 32 ч. после опыления не отмечается деление первичного ядра эндосперма (рис. 5). Эти и предыдущие данные показывают, что процесс опыления и оплодотворения в целом в высокогорном районе Камо завершается нормально, однако темпы развития зародыша и эндосперма не только очень замедлены, но и в отдельных случаях они даже исключаются.

У сорта Белозерная 10, по данным 1957 г. (табл. 4), при внутрисортном скрещивании в отличие от сортов Стерлинг и Северокавказская желтозерная 1, сравнительно лучше данные получаются при опылении рылец, имеющих 5 см длины. При внутрисортном скрещивании же сорта

Таблица 3

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы
в условиях района Камо, 1956 г.

Длина рыльца при опылении	Часы фиксации после опыления	Стерлинг × Стерлинг				Северокавказская желтозерная 1 × Северокавказская желтозерная 1			
		в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма	в зароды- шевом мешке нет изменений	помутнев- шая синер- гида	оплодотво- рение про- изошло	ядра эндо- сперма
5	20	100	—	—	—	100	—	—	—
	22	—	100	—	—	50	50	—	—
	24	40	60	—	—	75	25	—	—
	26	—	—	—	—	33,4	—	66,6	—
	28	50	—	50	—	—	—	100	—
	30	16,6	33,4	50	—	—	33,4	66,6	—
	32	25	25	50	—	20	20	60	—
7	20	10	90	—	—	—	—	100	—
	22	—	90	10	—	—	—	—	—
	24	—	35,5	64,5	—	28,5	14,4	57,1	—
	26	—	—	—	—	—	50	36	14
	28	—	50	20	30	—	—	80	20
	30	—	—	30	70	—	—	85	15
	32	—	—	50	50	—	—	70	30
11	20	83,3	16,7	—	—	71,2	28,8	—	—
	22	—	—	—	—	40	60	—	—
	24	—	—	100	—	—	33,3	66,7	—
	26	—	—	—	—	—	44,5	55,5	—
	28	50	50	—	—	—	—	—	—
	30	25	57	18	—	—	—	—	—
	32	—	50	50	—	—	33,3	66,7	—

Воронежская 76 наилучшие данные получились при опылении рылец длиной 5 и 7 см и сравнительно хуже при опылении рыльца длиной 11 см. Когда же эти два сорта скрещиваются друг с другом, то в отличие от материнского сорта Белозерная 10 и опылителя Воронежская 76 хорошие данные получают не только тогда, когда рыльца имеют 5 см длины (рис. 6, 7, 8), но и тогда, когда они имеют 11 см длины (табл. 4). При опылении рылец, имеющих 7 см длины, ядра эндосперма и зародыш ни в одном из исследованных зародышевых мешков не образовались. Эти данные показывают, что не только разные сорта отличаются друг от друга, но и изменение участвующих компонентов соответственно влияет на темп оплодотворения и эмбриогенеза. Исследования показали также, что при межсортовом скрещивании как процесс оплодотворения, так и эмбриогенез проходят сравнительно интенсивнее, чем при внутрисортовом скрещивании родительских компонентов (табл. 4). Наряду с этим, необходимо отметить, что отдельные закономерности, результаты опытов и наблюдений 1957 г. не повторяются в следующем, 1958 г. (табл. 5). Так, сравнительно лучшие данные в 1958 г. получают у сорта Воронежская 76 при внутрисортовом скрещивании. При опылении же сорта Белозерная 10 пылью сорта Воронежская 76 отмечается примерно такое явление, как у материнского компонента Белозерная 10, то есть пыльцевые трубки, доходя до зародышевого мешка, изливают свое содержимое.

Таблица 4

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы в условиях района Камо, 1957 г.

Длина рыльца в см при опылении	Часы фиксации после опыления	Белозерная 10 × Белозерная 10				Белозерная × Воронежская 76				Воронежская 76 × Воронежская 76			
		в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая синергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая синергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая синергида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма
5	20	—	—	—	—	—	80	20	—	28,6	57,1	14,3	—
	22	12,5	37,5	50	—	16,7	50	—	33,3	—	25	62,5	12,5
	24	—	100	—	—	28,6	57,1	—	14,3	5,6	38,8	50	5,6
	26	14,3	19,7	33,5	32,5	7,3	28,5	47,5	16,7	—	—	—	—
	28	—	—	—	100	—	62,5	37,5	—	—	—	—	—
	30	12,5	25	10	52,5	25	10	35	30	10	22,3	32,7	35
7	20	12,5	56,2	31,3	—	—	80	20	—	—	80	20	—
	22	—	66,7	33,3	—	—	80	20	—	—	100	—	—
	24	14,3	42,8	42,9	—	25	50	25	—	50	16,7	33,3	—
	26	—	12,5	87,5	—	12,5	35,4	52,1	—	40	40	20	—
	28	12,5	—	75	12,5	—	—	—	—	28,7	25	36,3	10
	30	20	60	20	—	—	—	100	—	—	—	50	50
11	20	—	80	20	—	—	—	—	—	33,3	32,7	34	—
	22	—	—	—	—	13,3	33,3	45,0	8,4	28,5	31	40,5	—
	24	25	50	25	—	6,2	22,5	28,8	42,5	—	100	—	—
	26	—	—	—	—	33,9	32,6	13,5	20	—	—	—	—
	28	12,5	35,4	52,1	—	40	60	—	—	—	—	—	—
	30	—	—	100	—	—	39,6	36,5	23,9	14,3	14,3	71,4	—
32	—	—	—	—	—	25	50	25	14,3	28,6	57,1	—	

процесс оплодотворения проходит нормально, однако образование зародыша и эндосперма отмечается изредка тогда, когда у той же комбинации в 1957 г. отмечались совершенно другие показатели (табл. 4, 5). Так, например, ядра эндосперма в 1957 г. у 33,3% изученных зародышевых мешков в этой комбинации образовались после опыления через 22 ч., а в 1958 г. это явление наблюдается сравнительно позже, через 30 ч. Если в 1957 г. при опылении рылец сорта Белозерная 10 длиной 11 см, начиная через 22 ч. после опыления отмечается деление первичного ядра эндосперма, то в 1958 г. в этом же варианте даже через 32 ч. после опыления не наблюдается образования ядер эндосперма.

По всей вероятности, в 1958 г. для сорта Белозерная 10 были сравнительно худшие условия, чем в 1957 г., а у сорта Воронежская 76, наоборот, в 1958 г. условия были лучше и результаты получились лучшие, чем в 1957 г. Так, если у сорта Воронежская 76 (у 10% изученных зародышевых мешков) при опылении рылец длиной 7 см в 1957 г. первые ядра эндосперма появились через 28 ч. после опыления, то примерно такое количество зародышевых мешков (11%) в том же варианте 1958 г., имеющих первые ядра эндосперма, появляются через 22 ч. после опыления (табл. 5). При скрещивании этих двух сортов свойства материнской

Таблица 5

Изучение процесса оплодотворения и ранних фаз эмбриогенеза кукурузы в условиях района Камо, 1958 г.

Длина рыльца в см при опылении	Часы фиксации после опыления	Белозерная 10 × Белозерная 10				Белозерная 10 × Воронежская 76				Воронежская 76 × Воронежская 76			
		в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая сирегида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая сирегида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма	в зародышевом мешке нет изменений	помутневшая сирегида	оплодотворение произошло	ядро эндосперма
5	20	50	20	30	—	66,7	—	33,3	—	33,3	33,3	33,4	—
	22	50	—	50	—	20	40	40	—	66,6	16,7	16,7	—
	24	15,1	33,3	51,6	—	—	66,7	33,3	—	—	14,3	57,1	28,6
	26	—	50	50	—	—	—	100	—	10	60	30	—
	28	11,1	11,1	77,8	—	—	33,3	66,7	—	—	12,5	75	12,5
	30	—	—	100	—	—	—	50	50	—	25	—	25
	32	12,5	50	37,5	—	—	—	66,7	33,3	—	37,5	30,5	32
7	20	14,3	57,1	28,6	—	33,3	22,2	44,5	—	57,1	14,3	28,6	—
	22	14,3	28,6	57,1	—	60	—	40	—	33,3	11,1	44,5	11
	24	—	22,0	44,5	33,5	42,9	—	57,1	—	—	66,7	23,3	10
	26	—	55,5	44,5	—	66,7	—	33,3	—	—	16,7	66,6	16,7
	28	25	25	12,5	37,5	20	40	40	—	—	12,5	25	62,5
	30	—	—	100	—	28,6	14,3	57,1	—	—	28,6	51,4	20
	32	—	20	80	—	40	20	40	—	11,1	33,3	44,5	11,1
11	20	28,6	42,8	28,6	—	28,6	42,8	28,6	—	50	16,7	33,3	—
	22	100	—	—	—	20	20	60	—	20	20	60	—
	24	16,7	33,3	50	—	16,7	33,3	50	—	14,3	14,3	71,4	—
	26	—	60	20	20	—	28,6	71,4	—	20	40	40	—
	28	—	40	60	—	28,6	14,3	57,1	—	4	33,3	62,7	—
	30	—	16,7	83,3	—	—	28,6	71,4	—	—	20	80	—
	32	—	37,5	62,5	—	28,6	14,3	57,1	—	—	14,3	57,1	28,6

формы Белозерная 10 доминируют. Такого явного гетерозиса, который наблюдался в 1957 г., здесь не имеется. Белозерная 10 проявляет угнетенность, вызванную влиянием климатических условий 1958 г., когда по сравнению с 1957 г. было меньше влажности воздуха при массовом цветении растений, почти не отразился на сорте Воронежская 76, но отрицательно повлиял на сорт Белозерная 10.

Исследование зародышевых мешков кукурузы до и после опыления и оплодотворения показывает, что в общем в условиях высокогорного района Камо эмбриональные процессы протекают так же нормально, как и в условиях низменных районов Армянской ССР. Но, наряду с этим, имеются и некоторые отклонения.

В наших предыдущих эмбриологических работах по кукурузе [4, 5, 6, 19, 20] нами не было отмечено явление присоединения полярных ядер кукурузы до оплодотворения. Обычно, как и у других исследователей [8, 9, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20], у нас тоже наблюдалось, что после проникновения одного спермия в одно из полярных ядер шло присоединение второго полярного ядра с оплодотворенным полярным ядром. Однако в условиях района Камо нами отмечалось, что в большинстве

случаев полярные ядра находятся друг около друга тогда, когда в зародышевом мешке не наблюдается никаких других изменений (рис. 1). Но стоит пыльцевой трубке дойти и излить свое содержимое в зародышевый мешок, как полярные ядра как бы передвигаются друг к другу и без проникновения спермия в них постепенно заходят одно в другое (рис. 2, 3). В этом состоянии они как бы ожидают проникновения спермия. Полное слияние полярных ядер бывает тогда, когда к ним подходит спермий (рис. 4, 6), который в начале как бы сидит на оболочке полярных ядер (рис. 4), а затем постепенно заходит во внутрь (рис. 6). Но этот процесс не всегда так происходит. В отдельных случаях спермий уже проникает в одно из полярных ядер, а другое ядро еще находится рядом с ним и как будто не проявляет тенденции к присоединению с оплодотворенным полярным ядром (рис. 5).

Такое явление бывает часто при опылении сравнительно перезревших рылец. В таких случаях, хотя и оплодотворение уже бывает завершено, но дальнейшее развитие зародыша и эндосперма не наблюдается (табл. 3).

Было отмечено и такое явление, когда один из спермиев как бы подходит к полярным ядрам, а другой спермий почему-то еще находится в яйцеклетке и не проникает в ядро яйцеклетки (рис. 4).

Как и в предыдущих работах [2, 3, 15] нами отмечалось, что в отдельных случаях оплодотворение яйцеклетки происходит сравнительно раньше, чем оплодотворение полярных ядер (рис. 5, 6). Так, например, отмечены случаи, когда один спермий уже присоединился к ядру яйцеклетки, а другой как бы сидит на одном из полярных ядер (рис. 6). В других случаях контуры спермиев, проникших в ядро яйцеклетки, уже давно исчезли и появляется крупное добавочное ядрышко, а между тем второй спермий еще только проникает в одно из полярных ядер и присоединение второго полярного ядра даже не происходит (рис. 5).

Однако, при всех случаях, во всех вариантах в часах фиксации развитие оплодотворенной яйцеклетки происходит сравнительно медленно, чем развитие первичного ядра эндосперма. Так, в отдельных случаях спермий еще полностью сохранился в ядре яйцеклетки, а оплодотворенное первичное ядро уже успевает делиться и образовать два ядра эндосперма, которые также находятся в стадии деления (рис. 7). В других случаях в ядре яйцеклетки находится добавочное крупное ядрышко от проникшего спермия, а в зародышевом мешке уже образовались два ядра эндосперма (рис. 8). Это ко всей вероятности происходит потому, что оплодотворенная яйцеклетка — зигота как бы некоторое время проходит период покоя, а первичное ядро эндосперма после оплодотворения сразу же начинает делиться. Данное явление при таком нормальном положении в высокогорном районе Камо происходит только у раннеспелых и среднеспелых сортов типа Воронежская 76 и Белозерная 10, которые и дают нормально развитые семена. А такие сорта, как Лиминг, Стерлинг и др. часто не имеют нормально развитых семян. В них, как показали наши исследования, нормально происходят как проникновение пыльцевой

трубки в зародышевый мешок, так и процесс оплодотворения, однако развитие зародыша и эндосперма часто не происходит.

Исходя из наших исследований можно прийти к следующим выводам:

1) в высокогорном районе Камо есть все условия для нормального протекания процесса опыления и оплодотворения кукурузы;

2) в этом районе у кукурузы по сравнению с низменными районами эмбриогенез замедлен, а у позднеспелых сортов даже исключено развитие зародыша и эндосперма;

3) на темп процесса оплодотворения и эмбриогенез определенное влияние оказывают почвенно-климатические условия данного года и степень развития пестичных цветков, которые также положительно или отрицательно влияют на эмбриональные процессы кукурузы.

Кафедра дарвинизма и генетики

биологического факультета

Ереванского государственного университета

Поступило 18.VIII 1962 г.

Հ. Գ. ԲԱՏԻՎՅԱՆ, Դ. Պ. ՉՈՂԱԿՅԱՆ

ԵԿԻՊՏԱՅՈՐԵՆԻ ՍԱՂՄՆԱԲԱՆԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ
ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ-Ի ԿԱՄՈՅԻ ՇՐՋԱՆԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հայկական ՍՍՌ-ի բարձր լեռնային շրջաններից մեկի՝ Կամոյի շրջանի պայմաններում, ինչպես ցույց տվեցին վերջին տարիների հետազոտությունները, եգիպտացորենի կուլտուրան լավ աճում և փարթամ ու արժեքավոր սիլոսային զանգված է տալիս: Սակայն բազմաթիվ միջահաս և ուշահաս սորտերի մոտ հատիկակալման տոկոսը չափազանց դաժը է լինում, իսկ ստացված հատիկներն էլ հազվադեպ են հասնում կաթնամոմային կամ մոմային հասունացման:

Մեր փորձերի նպատակն է եղել պարզել՝

1. Ինչպե՞ս և ե՞րբ է ընթանում եգիպտացորենի բեղմնավորման պրոցեսը Կամոյի շրջանի պայմաններում:

2. Ինչպե՞ս է ընթանում սաղմի տարբեր փուլերի զարգացումը:

3. Ինչպե՞ս է ազդում վարսանդային ծաղիկների հասունացման վիճակը բեղմնավորման պրոցեսի և սաղմնային հետագա զարգացման վրա:

Փորձերը դրվել են եգիպտացորենի վորոնեժսկայա 76, Բելոզյորնայա 10, Ստերլինգ, Լիմինգ, Սևերոկավկասկայա ժելտոզյորնայա 1 և Ռիսովի 645 սորտերի վրա:

Հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ բեղմնավորման պրոցեսը և սաղմի ու էնդոսպերմի զարգացումը նորմալ ձևով են ընթանում վաղահաս ու միջին վաղահաս Վորոնեժսկայա և Բելոզյորնայա 10 սորտերի մոտ: Սակայն այնպիսի սորտերը, ինչպիսին են Լիմինգը, Ստերլինգը, Ռիսովի 645-ը, բնորոշ էին նրանով, որ փոշեխողովակները նորմալ ձևով անցնում են սաղմնային

պարկի մեջ, թափում իրենց պարունակութիւնը, բեղմնավորման պրոցեսն ընթանում է համարյա նույն ժամանակամիջոցում, ինչ որ վաղահաս ու միջին վաղահաս սորտերի մոտ է, սակայն զիգոտայի, սաղմի և էնդոսպերմի զարգացման պրոցեսը շափաղանց դանդաղ է ընթանում և հաճախ էլ բոլորովին տեղի չի ունենում: Այս է պատճառը, որ ձևավորված կողրերի վրա շատ քիչ շափով հատիկներ են գոյանում, իսկ գոյացածներն էլ միշտ չէ, որ կարողանում են գոնե որոշ շափով հասունանալ:

Հետազոտութիւնները ցույց են տալիս նաև, որ բեղմնավորման պրոցեսի ինտենսիվութեան և սաղմի նորմալ զարգացման վրա որոշակի ազդեցութիւն են գործում տվյալ շրջանի, տվյալ տարվա հողա-կլիմայական պայմանները, սորտերի առանձնահատկութիւնները և վարսանդային ծաղիկների հասունացման վիճակը:

Սաղմնաբանական ուսումնասիրութիւնները ցույց են տալիս, որ ընդհանուր գծերով սաղմնային պարկի մեջ եղած էլեմենտները թե՛ մինչև բեղմնավորումը և թե՛ բեղմնավորումից հետո ունենում են նույնատեսակ կառուցվածք և զարգացում, ինչպես և հարթավայրային պայմաններում աճեցված Եգիպտացորենի մոտ է: Դրա հետ մեկտեղ նկատվում են մի շարք հետաքրքիր մոմենտներ:

Այսպես, մեր նախորդ հետազոտութիւններում մենք բազմիցս նշել ենք, որ միմյանց կողքի գտնվող բևեռային բջիջները միաձուլվում են բեղմնավորումից հետո:

Կամոյի շրջանի պայմաններում կատարված հետազոտութիւնները ցույց են տալիս, որ նրանց մոտեցումը, միմյանց մեջ աստիճանաբար անցնելը կատարվում է այն ժամանակ, երբ փոշեխողովակը իր պարունակութիւնը լցնում է սաղմնային պարկի մեջ: Կարծես թե փոշեխողովակի պարունակութեան լրցվելը ազդակ է հանդիսանում բևեռային բջիջների միաձուլման համար: Կրիվ և վերջնական միաձուլումը տեղի է ունենում այն բանից հետո, երբ սպերմիաներից մեկը անցնում է բևեռային բջիջներից մեկի մեջ:

Նկատված է նաև, որ որոշ դեպքերում սպերմիաներից մեկը անցել է բևեռային բջիջներից մեկի մեջ, սակայն երկրորդը երկար ժամանակ չի միաձուլվել բեղմնավորված բևեռային բջիջի հետ:

Նրբեմն էլ բևեռային բջիջները բեղմնավորվում են, իսկ ձվաբջիջի ցիտոպլազմայում սպերմիան, չգիտես ինչու՞, չի անցնում ձվաբջիջի կորիզի մեջ:

Անկախ նրանից՝ ձվաբջիջը թե բևեռային բջիջներն են ավելի շուտ բեղմնավորվում, զիգոտայի հետագա զարգացումն ավելի դանդաղ է ընթանում, քան էնդոսպերմի առաջնային բջիջի զարգացումը: Բեղմնավորումից հետո ձվաբջիջը, կարծես թե, մի որոշ հանգստի շրջան է անցնում մինչև առաջին բաժանումը, իսկ բեղմնավորված կենտրոնական բջիջը անմիջապես ուղղակի կամ անուղղակի բաժանման միջոցով առաջացնում է էնդոսպերմի կորիզները:

Ինչպես ցույց են տալիս մեր հետազոտութիւնները, Կամոյի շրջանի պայմաններում բեղմնավորման պրոցեսը Եգիպտացորենի ուսումնասիրված բոլոր սորտերի մոտ ընթանում է նորմալ, իսկ հետագա սաղմնային զարգացումը նորմալ է ընթանում վաղահաս ու միջին վաղահաս սորտերի մոտ և բոլորովին կանգ է առնում, կամ շատ դանդաղ է ընթանում միջահաս և ուշահաս սորտերի մոտ:

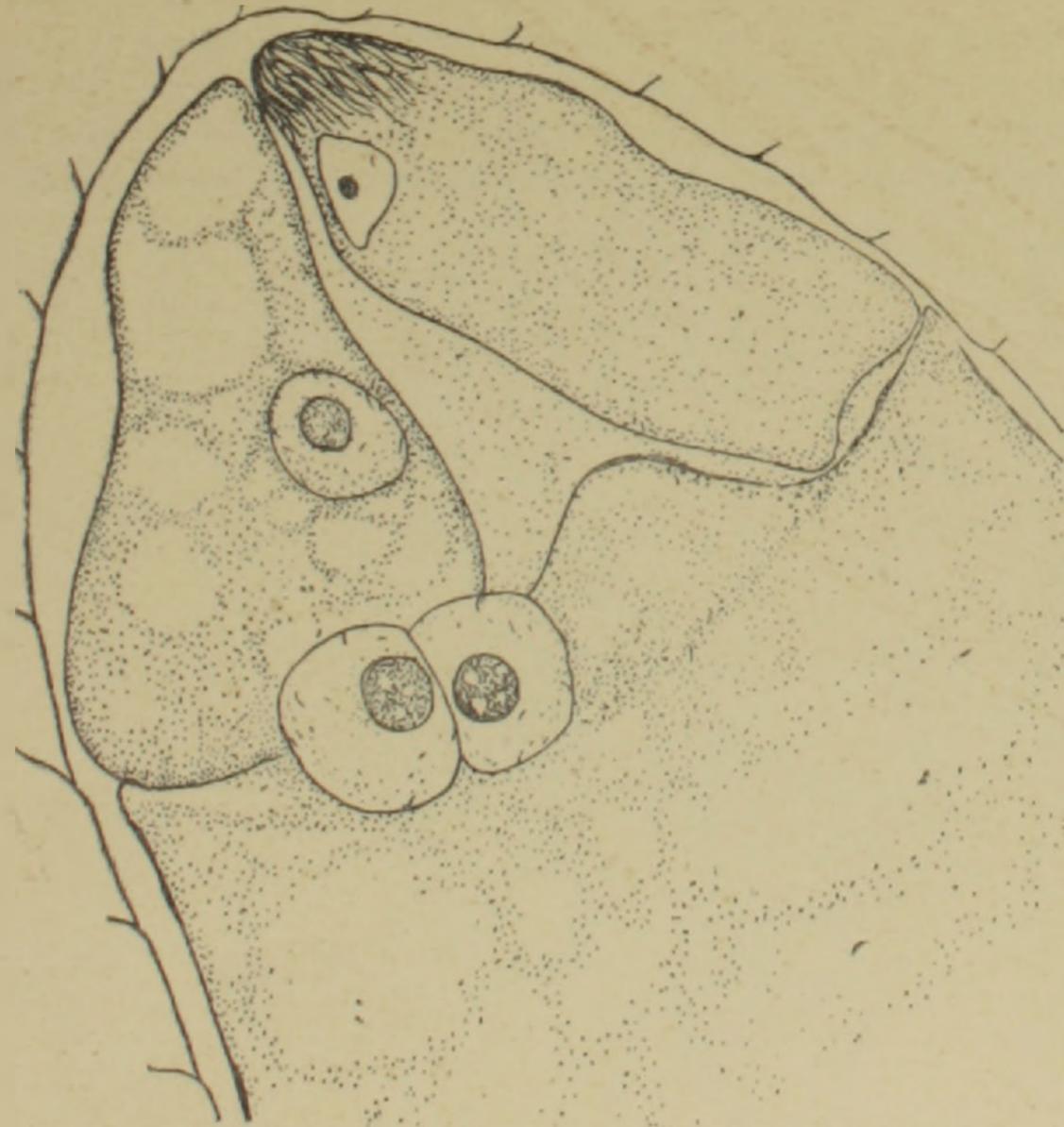


Рис. 1. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Северокавказская желтозерная 1 (при внутрисортном скрещивании) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Видна яйцеклетка, одна синергида и полярные ядра без изменения. Окраска Модилевского с подкраской метиленовой синей.

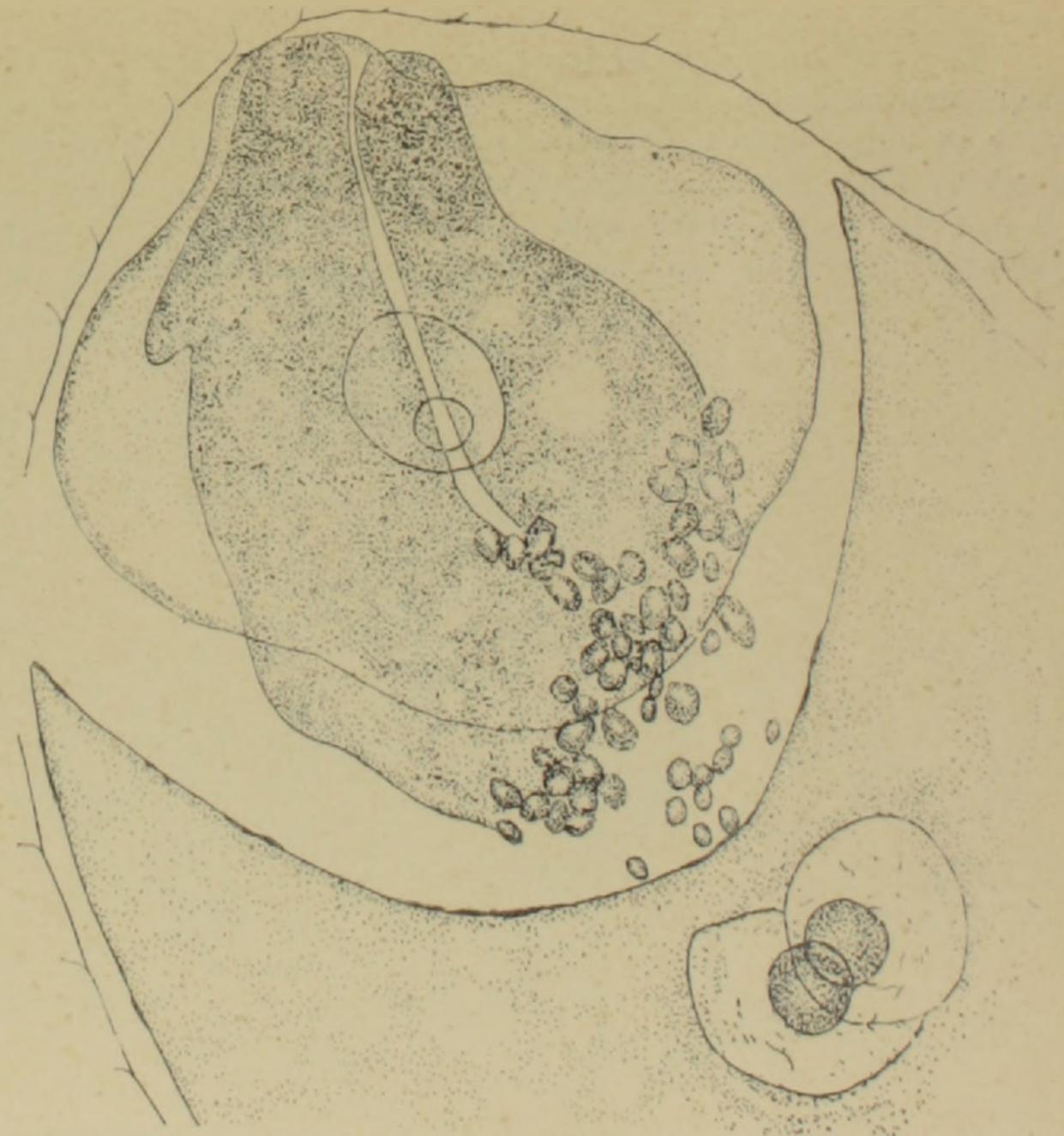


Рис. 2. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Северокавказская желтозерная 1 (при внутрисортном скрещивании) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Видно содержимое пылевой трубки в виде крупных капелек, разрушенные синергиды, яйцеклетка до оплодотворения и присоединяющиеся полярные ядра. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин.

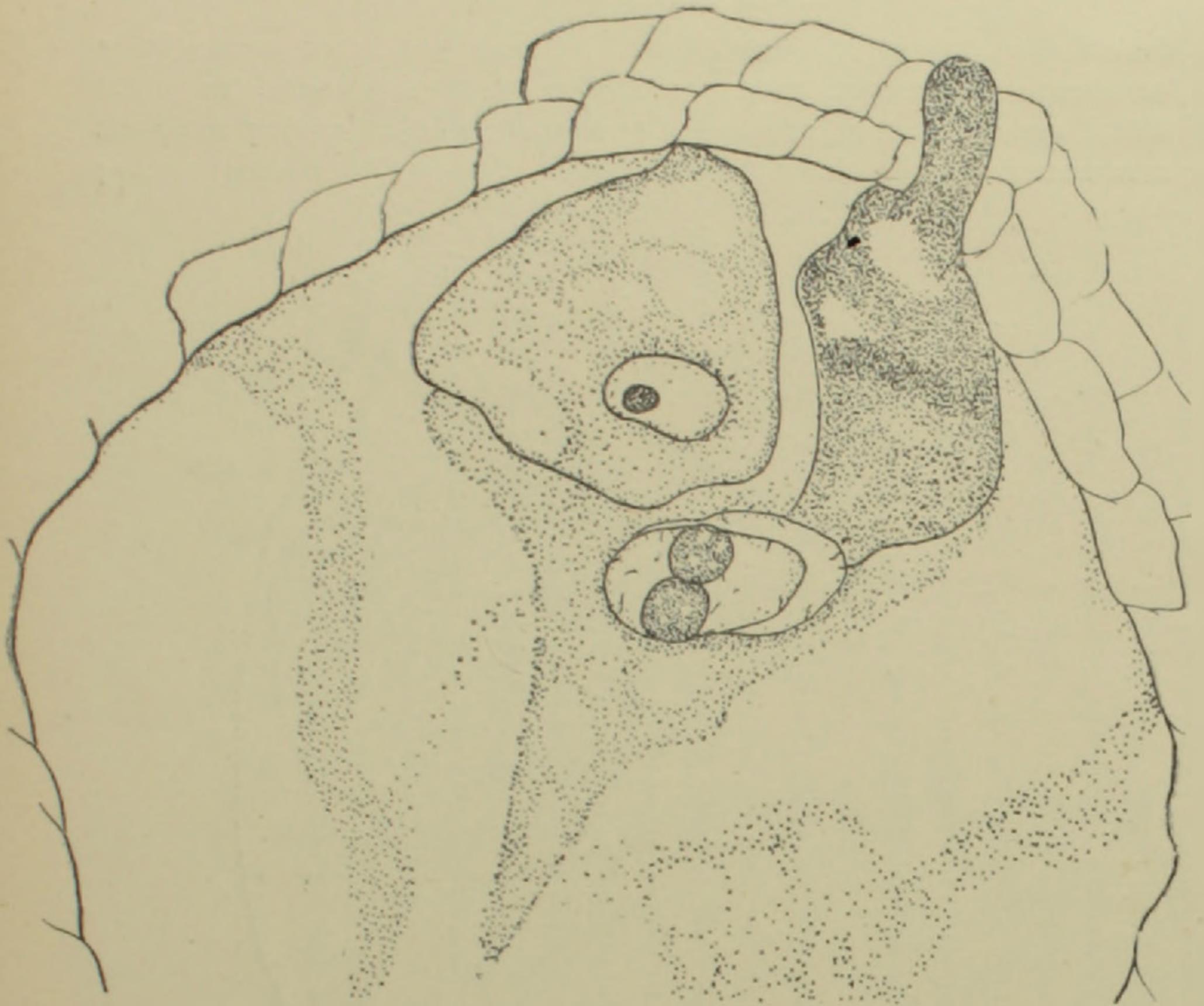


Рис. 3. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутри-сортовом скрещивании) при опылении рылец длиной 7 см, через 20 ч. после опыления. Видна часть пыльцевой трубки, которая проникла в одну из синергид, яйцеклетка до оплодотворения, полярные ядра присединяются. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

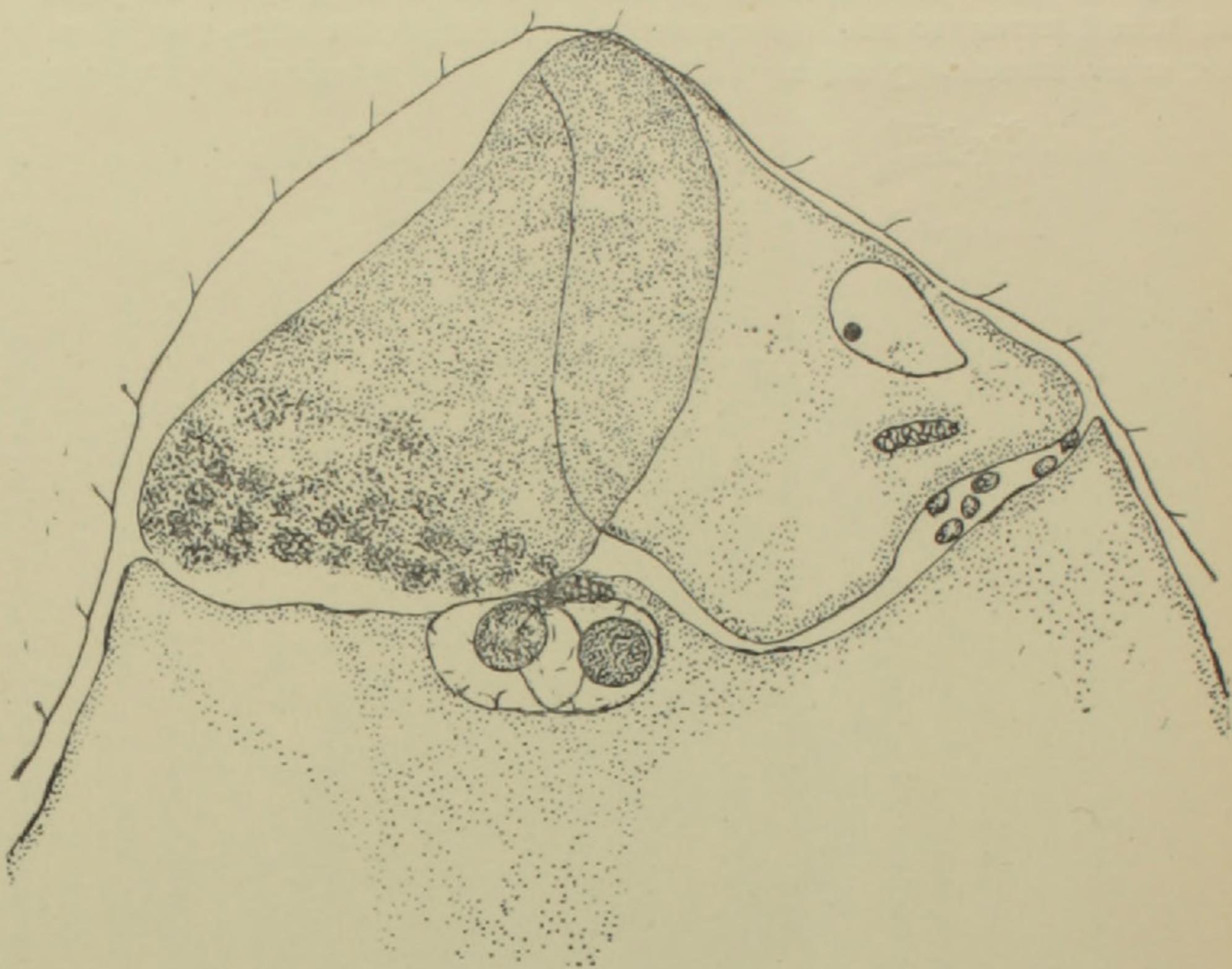


Рис. 4. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутри-сортовом скрещивании) при опылении рылец длиной 7 см, через 20 ч. после опыления. Видна одна разрушенная синергида, капельки содержимого пыльцевой трубки, присоединяющиеся полярные ядра. Один из спермиев сидит на полярных ядрах, другой находится в яйцеклетке. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

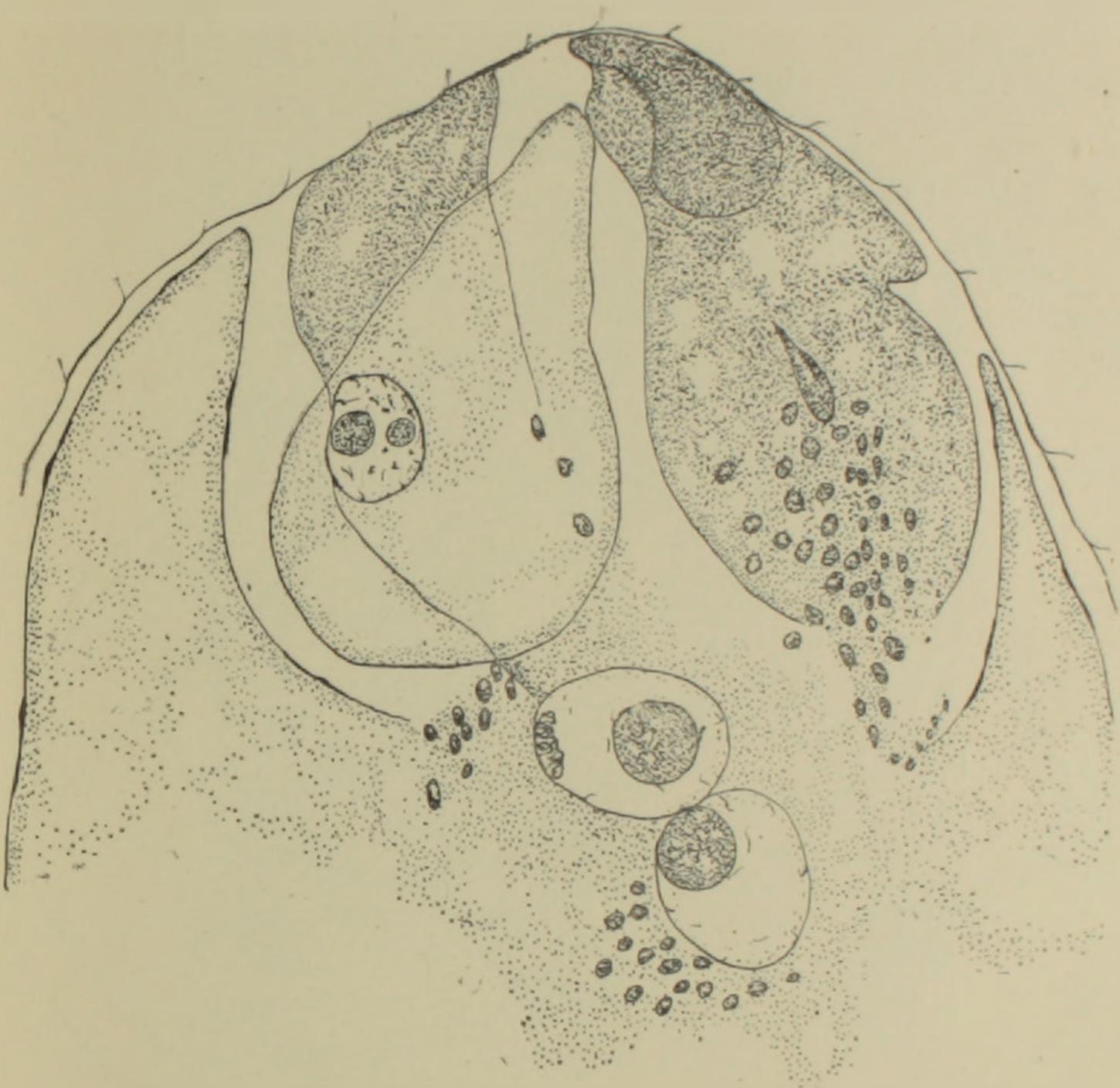


Рис. 5. Часть зародышевого мешка кукурузы сорта Стерлинг (при внутрисортном скрещивании) при опылении рылец длиной 11 см через 32 ч. после опыления. Видны разрушенные синергиды, часть и содержимое пыльцевой трубки в виде мелких капелек. Яйцеклетка после оплодотворения. Спермий проник в ядро яйцеклетки и, выделив ядрышко, растворился. Другой спермий находится в одном из полярных ядер, которые еще не присоединяются. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин

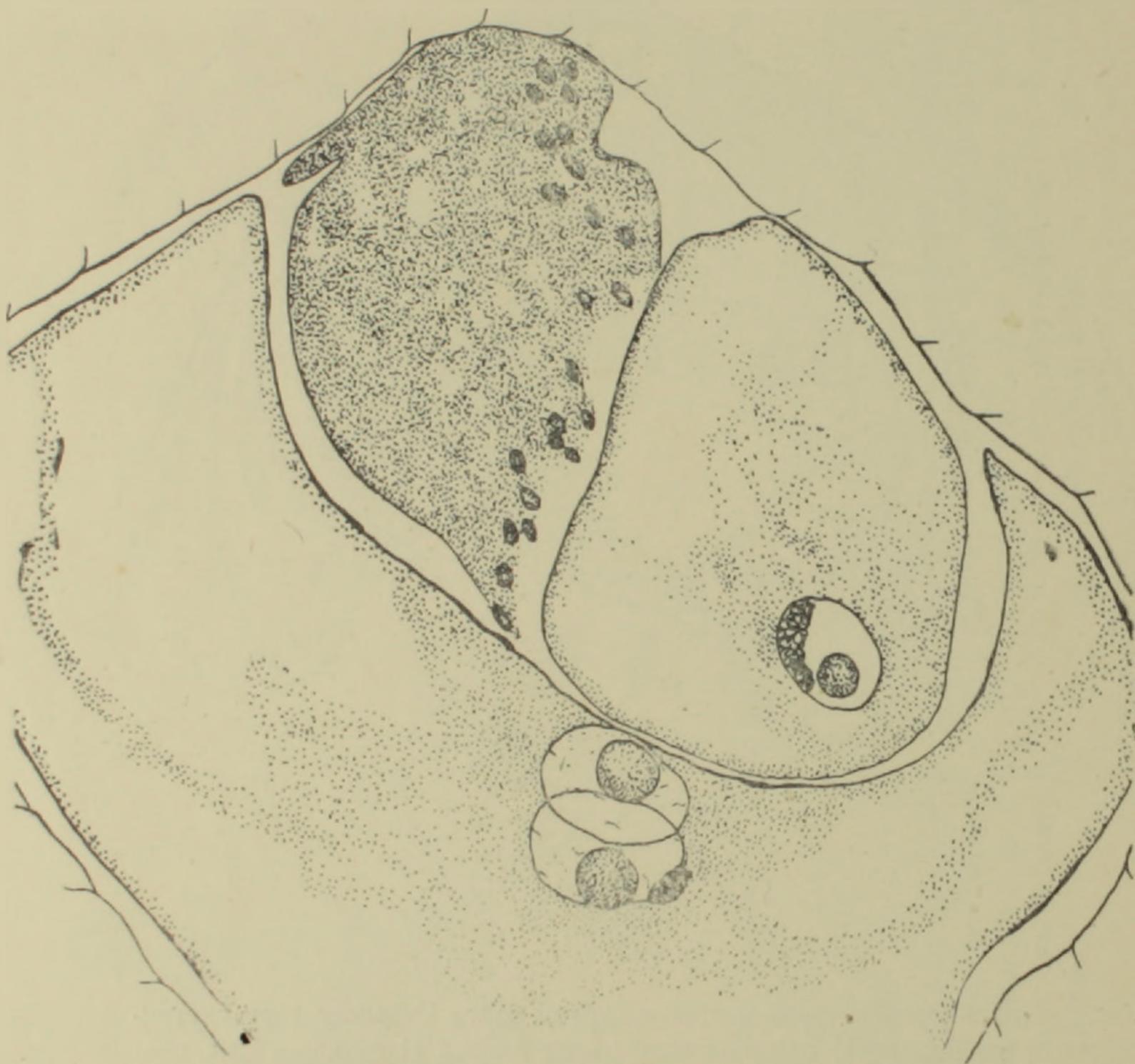


Рис. 6. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная X Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 20 ч. после опыления. Момент двойного оплодотворения. Один из спермиев находится в ядре яйцеклетки и выделил маленькое ядрышко, другой спермий сидит на одном из полярных ядер, которые присоединяются. Видна часть помутневшей синергиды и капельки содержимого пыльцевой трубки. Окраска железным гематоксилином по Гейденгайну с подкрасками конго-красный и эозин.

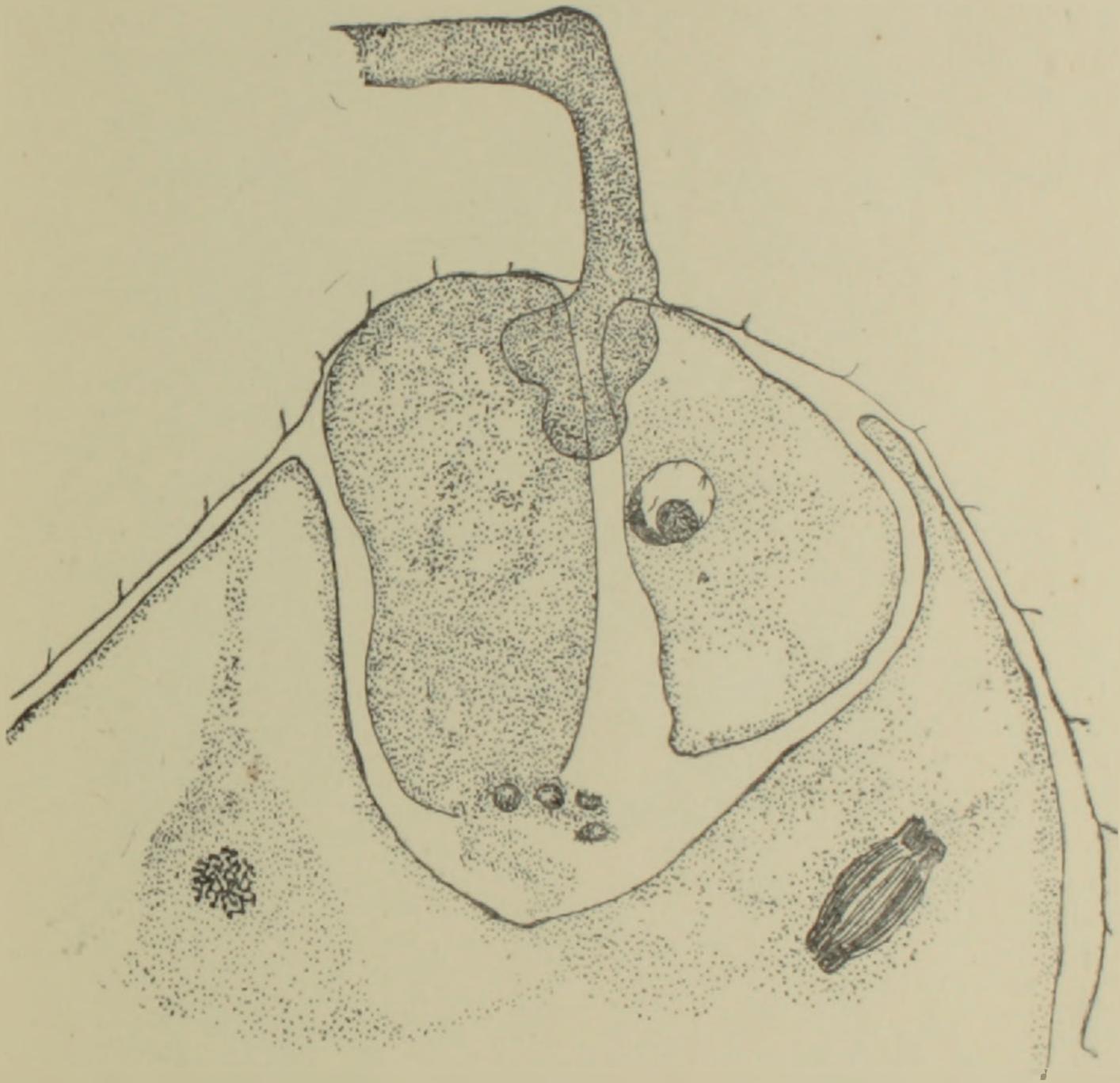


Рис. 7. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная 10 × Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 22 ч. после опыления. Видна часть пыльцевой трубки, которая проникла в одну из синергид, содержимое пыльцевой трубки в виде капелек, яйцеклетка, в ядре которой находится спермий и карнокинетическое деление ядер эндосперма. Реакция Фельгена с подкраской лихт-грюном.

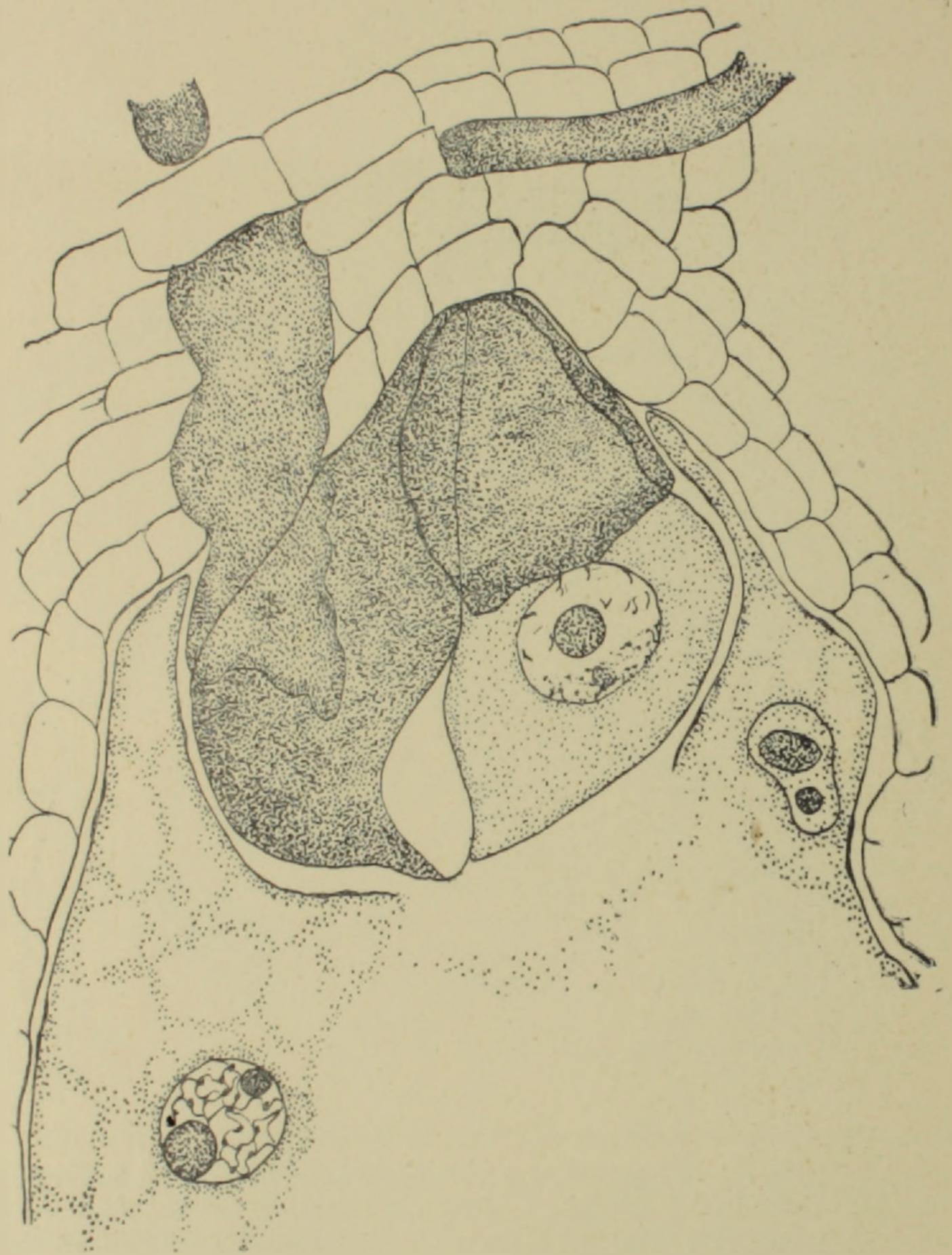


Рис. 8. Часть зародышевого мешка кукурузы (комбинации Белозерная 10 X Воронежская 76) при опылении рылец длиной 5 см, через 22 ч. после опыления. После оплодотворения обе синергиды разрушились. Образуются ядра эндосперма. В ядре яйцеклетки добавочное ядрышко и часть разрушенного спермия. Окраска железным гематоксилином с подкраской конго-красный и эозин.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), том. IX, 3, 1956.
2. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Агробиология, 1, 1958.
3. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. X, № 2, 1957.
4. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. II, 9, 1958.
5. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. 13, 9, 1960.
6. Батикян Г. Г. и Чолахян Д. П. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. 14, 3, 1961.
7. Герасимова-Новашина Е. И. и Коробова С. Н. Московское общество испыт. природы (отдел биологии), 64, 5, 1959.
8. Дзюбенко Л. К. Украинский ботанический журнал, т. 17, 2, 1960.
9. Коробова С. Н. ДАН СССР, т. 127, 4, 1959.
10. Коробова С. Н. Труды по морфогенезу растений, 1, 1961.
11. Коробова С. Н. Канд. диссерт, Ленинград, 1961.
12. Матевосян А. А. Известия АН АрмССР (биолог. и сельхоз. науки), т. VIII, 2, 1955.
13. Устинова Е. И. и Дьякова М. И. Доклады ВАСХНИЛ, 5, 1953.
14. Устинова Е. И. Агробиология, 6, 1955.
15. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 41, 6, 1956.
16. Устинова Е. И. Ботанический журнал, т. 45, 5, 1960.
17. Устинова Е. И. Журнал общей биологии, т. 21, 4, 1960.
18. Устинова Е. И. В кн.: Морфология кукурузы, изд. МГУ, 1962.
19. Чолахян Д. П. и Даниелян А. Х. Известия АН АрмССР (серия биолог. и сельхоз. наук), т. 11, 9, 1958.
20. Чолахян Д. П. и Согомонян С. А. Известия АН АрмССР (биолог. науки), т. 14, 7, 1961.

Ս. Ա. ՍՈՂՈՄՈՆՅԱՆ

ՆԳԻՊՏԱՑՈՐԵՆԻ ՄԻ ՇԱՐՔ ՀԻՐՐԻԴՆԵՐԻ ՎԱՐՔԱԳԻԾԸ
ԿԱՄՈՅԻ ՇՐՋԱՆԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ, 1961 ԹՎԱԿԱՆԻՆ

Կուտակված հարուստ էքսպերիմենտալ նյութը համոզիչ կերպով ցույց է տալիս եգիպտացորենի միջսորտային, սորտագծային, գծասորտային, եոգծանի և կրկնակի բարդ միջգծային հիբրիդների արդյունավետությունը:

Հիբրիդացումը լավ արդյունք է տալիս միայն այն ժամանակ, երբ սելեկցիոները լրիվ չափով ճանաչում է ծնողական ձևերի մորֆոլոգիական, ֆիզիոլոգիական, բիոքիմիական և այլ առանձնահատկությունները, երբ լրիվ կերպով ուսումնասիրվում է ծնողական ձևերի պահանջը տվյալ միջավայրի պայմանների նկատմամբ: Այդ դեպքում հնարավոր է նպատակադիր ձևով, սեռական հիբրիդացման միջոցով ստանալ նոր ձևեր՝ իրենց ցանկալի հատկություններով (վաղահասություն, բերքատվություն, սիլոսային զանգվածի բարձր բիոք, պարունակելով մեծ քանակությամբ սպիտակուցներ, ածխաջրեր և այլն):

Բազմաթիվ հեղինակների աշխատանքները ցույց են տալիս, որ միջսորտային հիբրիդներն զգալի տնտեսական էֆեկտ են տալիս և այդ պատճառով էլ խոշոր նվաճում էին հանդիսանում եգիպտացորենի բերքատվության բարձրացման գծով կատարվող սելեկցիոն աշխատանքի մեթոդիկայի ասպարեզում: Դա մի նվաճում էր, որը, սակայն, արդեն գերազանցված է արտադրության մեջ սորտագծային հիբրիդների և հատկապես ինքնափոշոտված գծերից ստացված հիբրիդների 1-ին սերնդի արմատավորման միջոցով:

Մեր աշխատանքը, որը նույնպես նվիրված է հիբրիդների ստացմանն ու ուսումնասիրությանը, նպատակ ունի ընտրել փորձարկվող հիբրիդներից այնպիսիները, որոնք իրենց առավելություններով կզերպանան ոչ միայն ծնողական ձևերին, այլև ստանդարտ ՎԻՐ-42-ին:

Այդ պատճառով 1961 թվականին Կամոյի շրջանի պայմաններում մեր կողմից սորտափորձարկման են դրվել 4 հիբրիդային կոմբինացիաներ: Ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ հիբրիդները տարբեր վերաբերմունք են ցուցաբերում տվյալ հողակլիմայական պայմանների նկատմամբ և որ հենց այդ առանձնահատկությունն է նպաստում որոշ հիբրիդների բերքատվության բարձրացմանը (ներանք կարողանում են վեգետացիայի ընթացքում գիշերվա և ցերեկվա ջերմաստիճանների տարբերության շնորհիվ կուտակել սննդանյութերի մեծ պաշար):

Աղյուսակ 1-ում բերված տվյալները ցույց են տալիս, որ հիբրիդները հուրանների և կողրերի առաջացմամբ մեծ մասամբ թեքվում են կամ հայրական, կամ էլ մայրական կոմպոնենտների կողմը, իսկ երբեմն առաջ են անցնում նրանցից: Ինչ վերաբերում է ՎԻՐ-42-ին, ապա նրա մոտ նույնպես նկատվում է նույն օրինաչափությունը:

Փորձարկվող հիբրիդները կողրերի և հատիկների հասունացմամբ մեծ մա-

սամբ միջանկյալ դիրք են գրավում ծնողական ձևերի միջև, իսկ երբեմն դեռազանցում են նրանց, ամեն դեպքում շփոթելով ՎԻՐ—42-ին:

Այսպես, օրինակ $(175 \times 158) \times$ Լիմինգ գծասորտային հիբրիդի մոտ հուրանների առաջացումն սկսվել է օգոստոսի 11-ից, մայրական (157×158) պարզ միջգծային հիբրիդի մոտ՝ օգոստոսի 15-ից, իսկ հայրական Լիմինգ մոտ՝ օգոստոսի 19-ից: Ինչ վերաբերում է ՎԻՐ—42-ին, ապա այստեղ հուրանների առաջացումն սկսվել է հուլիսի 29-ից: Կողրերի առաջացումը նշված հիբրիդի մոտ սկսվել է սեպտեմբերի 5-ից, (157×158) -ի մոտ՝ օգոստոսի 26-ից իսկ հայրական Լիմինգ սորտի մոտ ոչ մի կողր չի առաջացել: Պարզվում է, որ հիբրիդն իր վաղահասությամբ առաջ է անցել մայրական կոմպոնենտից, բայց ավելի ուշահաս է, քան ՎԻՐ—42-ը:

Հիբրիդ $(51 \times 64) \times$ Սևերոդակոտսկայան իր վաղահասությամբ առաջ է անցել ինչպես մայրականից, այնպես էր ՎԻՐ—42-ից, թեքվելով հայրական կոմպոնենտի կողմը: Վերոհիշյալ հիբրիդի մոտ հուլիսի 29-ից նկատվել է կողրերի հատիկների կաթնային հասունացում, մինչդեռ ծնողական ձևերը ոչ մի հասունացում չեն ունեցել: Հետևաբար, հիբրիդը գրեթե հավասարվել է ՎԻՐ—42-ին, գերազանցելով ծնողական ձևերին:

Ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ շնայած Կամոյի շրջանի պայմաններում բույսերը ծլում և աճում են լավ ու համերաշխ, բայց նրանց հասունացումը ձգձգվում է: Դա բացատրվում է տեղի կլիմայական պայմաններով: Սեպտեմբերի առաջին տասնօրյակից, երբ լեռնային շրջաններում նոր է սկսվում կողրերի և հատիկների ձևավորումը, Կամոյի շրջանում ցերեկվա ու գիշերվա ջերմաստիճանների միջև եղած մեծ տարբերությունը (տատանումները) խանգարում է կողրերի և հատիկների ավելի վաղ ձևավորմանն ու հասունացմանը:

Մանրակրկիտ դիտումներից պարզվում է, որ Կամոյի շրջանի պայմաններում, ինչպես և Ստեփանավանի շրջանում, բույսերն ինտենսիվ սկսում են աճել հուլիս-օգոստոս (աղ. 2) ամիսներին: Այստեղ հիբրիդներն իրենց աճման դինամիկայով գերազանցել են և՛ ծնողական ձևերին, և՛ ՎԻՐ—42-ին:

Գծասորտային $(157 \times 158) \times$ Լիմինգ հիբրիդը հուլիսի 15-ին ունեցել է

Աղյուսակ I

Եգիպտացորենի հիբրիդային բույսերի ֆենոլոգիական ուսումնասիրությունը, 1961 թ.

Սորտ կամ հիբրիդ	Հուրանների առաջացումը		
	10%	50%	100%
ՎԻՐ—42	19/8	11/8	15/8
$(157 \times 158) \times$ Լիմինգ	11/8	19/8	23/8
(157×158)	15/8	25/8	30/8
Լիմինգ	19/8	25/8	30/4
$(51 \times 64) \times$ Սևերոդակոտսկայա	24/7	4/8	15/8
(51×64)	27/7	11/8	20/8
Սևերոդակոտսկայա	—	23/7	4/8
$(44 \times 38) \times$ Լիմինգ	5/8	11/8	20/8
(44×38)	26/7	6/8	14/8
$(133 \times 64) \times (44 \times 38)$	25/7	5/8	10/8
(133×64)	6/8	11/8	17/8

18,7 սմ բարձրություն, օգոստոսի 15-ին՝ 95,4 սմ, 30-ին՝ 176 սմ, մինչդեռ մայրական (157×158) պարզ միջզծային հիբրիդն ունեցել է, նույն հաջորդականությամբ, 19 սմ, 85,2 և 147 սմ, հայրական Լիմինգ սորտը՝ 21 սմ, 104 և 173 սմ, ՎԻՐ—42-ն ունեցել է 20,1 սմ, 85,5, 130,5 սմ բարձրություն: Բերված տվյալները ցույց են տալիս, որ նշված գծասորտային հիբրիդը շնայած վեգետացիայի սկզբնական շրջանում իր աճով ավելի ցածր էր, քան ծնողական ձևերը, բայց վեգետացիայի վերջում նա գերազանցել է ինչպես ծնողական ձևերին, այնպես էլ ՎԻՐ—42-ին:

Մեկ այլ՝ (51×64) × Սևերոգակոտսկայա հիբրիդը հուլիսի 15-ին ունեցել է 24,2 սմ բարձրություն, օգոստոսի 15-ին՝ 112,5 սմ, իսկ 30-ին՝ 156,2 սմ: Նույն հաջորդականությամբ մայրական (51×64) պարզ միջզծային հիբրիդն ունեցել է 20 սմ, 108 և 172 սմ բարձրություն:

Սևերոգակոտսկայա հայրական սորտն ունեցել է 24, 111,1 և 132,6 սմ բարձրություն: Այս դեպքում հիբրիդը միջանկյալ տեղ է զբաղեցրել ծնողական ձևերի միջև ու գերազանցել է ՎԻՐ—42-ին:

(44×38) × Լիմինգ գծասորտային հիբրիդի մոտ բույսերը հուլիսի 15-ին ունեցել են 24,2 սմ բարձրություն, օգոստոսի 15-ին՝ 111, օգոստոսի 30-ին՝ 178 սմ: Այս հիբրիդի մայրական ձևն ունեցել է 18,5, 110,6 և 161,7 սմ, իսկ հայրականը՝ 21 59,6; 104,3; 173,5 սմ: Տվյալները համոզիչ կերպով ցույց են տալիս, որ վերոհիշյալ հիբրիդն իր բույսերի բարձրությամբ գերազանցում է թե՛ ծնողական ձևերին և թե՛ ՎԻՐ—42-ին:

Կրկնակի միջզծային (133×64) × (44×38) բարդ հիբրիդի տվյալները ցույց են տալիս, որ այս հիբրիդը շնայած վեգետացիայի սկզբում իր բույսերի բարձրությամբ գերազանցել է ծնողական ձևերին, բայց վերջում զիջել է նրանց՝ գերազանցելով միայն ՎԻՐ—42-ին: Այսպիսով, մեր կողմից փորձարկվող հիբրիդներն իրենց բույսերի բարձրությամբ գերազանցել են ՎԻՐ—42-ին, մեծ մասամբ զրավելով ծնողական ձևերի նկատմամբ միջանկյալ դիրք:

Կենսականության տվյալները (աղ. 3) ցույց են տալիս, որ լավագույն արդյունքներ ստացվել են (157×158) × Լիմինգ, (51×64) × Սևերոգակոտսկայա և մասամբ էլ (44×38) × Լիմինգ հիբրիդներից:

Այսպես, օրինակ, (157×158) × Լիմինգ հիբրիդի մեկ բույսի միջին կշիռը 1300 գ է, այնինչ նրա ծնողական ձևերից մայրական կոմպոնենտի մեկ բույսի կշիռը եղել է 1000 գ, հայրականինը՝ 1500 գ: Բույսերի վերջնական բարձրությունը եղել է, միջինը՝ 198 սմ: Այս տվյալները ցույց են տալիս, որ հիբրիդն իր կենսականությամբ գերազանցել է ՎԻՐ—42-ին, իսկ ծնողական ձևերի նկատմամբ զիջելով միայն հայրական ձևին, միջանկյալ տեղ է զբաղեցրել: Հիբրիդը ՎԻՐ—42-ին զիջում է միայն ուշահասությամբ:

(51×64) × Սևերոգակոտսկայա գծասորտային հիբրիդի մեկ բույսի միջին կշիռը եղել է 1400 գ, կողրինը՝ 130 գ: Նրա ծնողական ձև մայրական (51×64) հիբրիդը համապատասխանաբար ունեցել է 1400 գ, 200 գ կշիռ: Սևերոգակոտսկայա սորտը, նույն հաջորդականությամբ՝ 1300, 107: ՎԻՐ—42-ի մեկ բույսի միջին կշիռը եղել է 1000 գ, կողրինը՝ 200 գ, հետևաբար (51×64) × Սևերոգակոտսկայա հիբրիդն ավելի կենսական է, քան նրա ծնողական ձևերը և ՎԻՐ—42-ը, որին զիջում է միայն մեկ կողրի միջին կշռով: (44×38) × Լիմինգ հիբրիդն իր մեկ բույսի կողրի միջին կշռով զիջում է ծնո-

Եգիպտացորենի հիբրիդային բույսերի աճման ղինամիկան, 1961 թ.

Սորտ կամ հիբրիդ	15/7		30/7		15/8		30/8								
	բույսերի բարձրագույն բյուրեղ սմ	Միտոզի վեցերկու ժամ	Միտոզի վեցերկու ժամ	բույսերի բարձրագույն բյուրեղ սմ	Տերևների քանակը	Միտոզի վեցերկու ժամ	բույսերի բարձրագույն բյուրեղ սմ	Կողմերի քանակը	Տերևների քանակը	Միտոզի վեցերկու ժամ	բույսերի բարձրագույն բյուրեղ սմ	Կողմերի քանակը	Տերևների քանակը	Միտոզի վեցերկու ժամ	Միտոզի վեցերկու ժամ
ՎԻՐ-42	20,1	7,4	2	52,2	8,3	2,2	85,5	1,1	10	2	130,5	1,6	10	2	62,2
(157×158)×Լիմիդ	18,7	7,3	1,2	65,5	9,4	1,7	95,4	1,3	11,3	1,43	76,1	1,6	12,3	1,5	79,8
(51×64)×Սևերոգակոտսկայա	24,2	8,2	2,7	54,1	9,3	2,7	112,5	1,2	11,5	2,21	56,2	2,2	7,7	2,8	64,5
(44×38)×Լիմիդ	24,2	7,9	1,2	57,4	9,2	1,2	114,7	1	11,5	1,4	175,8	1,7	12,5	1,5	84,9
(33×64)×(44×38)	22	7,5	1	61,8	9,4	1	101,9	1	10,3	1,1	149,1	1,4	11,2	1,2	57,4
(157×158)	19	7,2	1	59,1	10,3	1	85,2	—	12,2	2,4	147,5	1,1	11,5	—	38,8
(144×38)	18,5	8,1	—	58,9	10,2	1	110,6	1,3	10,8	1	161,7	1,5	10,2	3	52,3
(133×64)	18,5	8	1	52,6	10,7	1	98,1	—	12,6	1	155	1,5	12,6	1	54,1
(51×64)	20	7,2	1,5	57,8	10	1,9	108	—	12,1	2	172	1,9	12,8	2	75,0
Սևերոգակոտսկայա	24	8,1	3	58,1	8,3	3,6	111,1	1,5	8,6	4	132,6	3,7	7,7	4,6	36,4
Լիմիդ	21	7,2	2	59,6	9,8	2	104,3	—	12,1	2	173,5	1	14,3	2	70

Աղյուսակ 3

Եզրագծային հիբրիդային բույսերի կենսականության տվյալները, 1961 թ.

Սորտ կամ հիբրիդ	Բույսերի վերջնական բարձրությունը	Մեկ բույսի միջին կշիռը գ-ով	Մեկ կողրի միջին կշիռը գ-ով	Կողրերի ինդեքսը
ՎԻՐ—42	134,6	1000	200	20,8×3,8
(157×158)×ԼԻՄԻՆԴ	198,1	1300	136	17,4×2,7
(157×158)	140	1000	200	17×2,2
ԼԻՄԻՆԴ	179,1	1500	100	11×1,9
(51×64)×ՍԵՆՏԻՆԱ	160,1	1400	130	11,3×3,4
(51×64)	175,3	1200	200	23×3,9
ՍԵՆՏԻՆԱ	137,8	1300	107	18×4
(44×38)×ԼԻՄԻՆԴ	185,6	1200	100	22,2×3,4
(44×38)	165,2	900	200	20×3,8
(133×64)×(44×38)	161,1	1000	200	23×3,9
(133×64)	157,8	1300	200	20×4

Պատկան՝ հայրական Լիմինդ սորտին, բայց գերազանցում է ՎԻՐ—42-ին, նրանից հետ մնալով միայն մեկ կողրի միջին կշռով:

Ինչ վերաբերում է (133×64)×(44×38) կրկնակի բարդ հիբրիդին, ապա վեգետացիայի վերջում նշված հիբրիդի բույսերն ունեցել են 161 սմ բարձրություն, 1000 գ մեկ բույսի և 200 գ մեկ կողրի միջին կշիռ: Նշված հիբրիդը միջանկյալ դիրք է զբաղում ծնողական ձևերի մեջ, հավասարվում է ՎԻՐ—42-ին:

Այսպիսով, փորձարկվող շորս հիբրիդներն էլ իրենց կենսականությամբ հրաշքանք գերազանցելով, իսկ երբեմն էլ գիջելով իրենց ծնողական կոմպոնենտներին, ամեն դեպքում գերազանցել են շրջանացված ՎԻՐ—42-ին:

Բերքի գնահատման, ինչպես նաև նրա սննդային արժեքի որոշման գործում մեծ նշանակություն ունեն բիոքիմիական ուսումնասիրությունները, որոնք տեսական և պրակտիկ մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում:

Բազմաթիվ հեղինակների փորձերը համոզիչ կերպով ցույց են տալիս, որ սիլոսի որակը բարձր է լինում, երբ բույսերն ունենում են կողրերի կաթնամոմային հասունացում: Այդ ժամանակ բույսերի մեջ կուտակվում է շոր նյութերի, ազոտական, անազոտ էքստրակտիվ նյութերի, մոխրային էլեմենտների մաքսիմում քանակ: Սակայն վաղ ցրտահարությունները կամոյի շրջանում մեզ թույլ չտվեցին քիմիական անալիզները կատարել նորմալ ձևով (վեգետացիայի վերջում, կողրերի հասունացման որոշ էտապում): Այդ իսկ պատճառով ստիպված եղանք որոշել արդեն ցրտահարված բույսերի քիմիական կազմը, որոնք շունեին նույնիսկ կաթնային հասունացման հասած կողրեր:

Եզրագծային գծասորտային, սորտազծային, կրկնակի բարդ հիբրիդների բիոքիմիական կազմի համեմատական ուսումնասիրության համար միջին նմուշները վերցվել են այն հիբրիդներից, որոնք իրենց բերքատվությամբ աչքի են ընկել 1958, 1960, 1961 թվականներին:

Պարզվել է, որ եզրագծային տարբեր տիպերը, սննդանյութերի պարունակությամբ տարբերվում են միմյանցից, իսկ հիբրիդները տարբերվում են նաև իրենց ծնողական ձևերից:

(157×158)×Լիմինգ հիբրիդը (աղ. 4) քիմիական միացությունների տոկոսային պարունակությամբ մեծ մասամբ չի հասնում մայրական ձևին ու գերազանցում է հայրականին և ՎԻՐ—42-ին (ցուցանիշների մեծ մասով): Հիշյալ հիբրիդն իր բացարձակ քանակների արտահայտությամբ (թաց մասերիալում) գերազանցում է մայրական (157×158) հիբրիդին և ՎԻՐ—42-ին, զիջելով հայրական Լիմինգ սորտին միայն անազոտ էքստրակտիվ նյութերի և թաղանթանյութերի քանակով:

Ա զ յ ու ս ա կ 4

Նգիպտացորենի բույսերի քիմիական կազմը, 1961 թ. ‰/‰-ով

Սորտ կամ հիբրիդ	Զոր նյութերի կշիռը գ-ով	Անազոտ էքստրակտիվ նյութեր	Թաղանթանյութ	Ազոտական նյութեր	Էթերալուծույթներ	Լուծելի շաքարներ	Մոխիր	Մեկ բույսի միջին կշիռը գ-ով
ՎԻՐ—42	130,46	39,65 396,5	31,32 313,2	9,56 95,6	1,58 15,8	9,33 93,3	8,56 85,6	1000
(157×158)×Լիմինգ	199,10	34,16 444,08	34,87 453,21	11,75 152,75	2,24 29,12	7,01 91,13	9,99 129,87	1300
(51×64)×Սևերոգակոտսկայա	137,89	29,83 415,62	31,68 443,52	12,06 168,4	2,45 34,30	15,62 218,68	8,36 117,04	1400
(44×38)×Լիմինգ	164,04	32,85 361,25	32,75 260,25	11,12 122,32	2,56 28,16	12,65 139,15	8,07 88,77	1100
(133×74)×(44×38)	160,16	32,51 325,1	30,93 309,3	11,37 113,7	3,11 31,1	14,41 144,1	7,67 76,7	1000
(157×158)	205,41	42,44 424,4	26,49 264,9	12,50 125,0	2,05 20,5	7,50 75,0	9,09 90,9	1000
(51×64)	333,58	35,06 420,72	34,96 413,16	11,37 101,33	2,50 30	6,52 76,24	9,62 115,44	900
(44×38)	141,96	33,82 404,38	28,88 259,82	9,87 128,83	3,24 29,16	17,79 160,11	6,40 57,60	1300
(133×64)	237,13	35,95	32,45	11,12	2,57	8,72	9,20	1200
Սևերոգակոտսկայա	540,23	28,99 376,87	31,39 408,07	10,81 140,58	3,58 45,89	16,63 218,79	8,45 169,85	1300
Լիմինգ	232,80	38,81 582,15	28,44 426,69	12,25 183,75	2,53 37,95	8,34 125,1	9,63 144,45	1500

Հիբրիդ (51×64)×Սևերոգակոտսկայան, որը նույնպես առանձնացված է Կամոյի շրջանի համար որպես կենսական հիբրիդներից մեկը, իր քիմիական տոկոսային ցուցանիշներով հետ է մնում ծնողական ձևերից ու գերազանցում է ինչպես ծնողական ձևերին, այնպես էլ ՎԻՐ—42-ին: Նյութերի բացարձակ քանակների արտահայտությամբ նա գերազանցում է ինչպես ծնողական ձևերին, այնպես էլ ՎԻՐ—42-ին: (44×38)×Լիմինգ հիբրիդը Կամոյի շրջանի բերքատու հիբրիդներից է, որն իր քիմիական միացությունների տոկոսային պարունակությամբ միջանկյալ դիրք է զբաղում ծնողական ձևերի միջև և հիմնական ցուցանիշներով գերազանցում է ՎԻՐ—42-ին, իսկ քանակական պարունակությամբ զիջում է հայրական Լիմինգ սորտին, առաջ անցնելով մայրականից էթերալուծ նյութերով և լուծելի շաքարներով:

Վերջապես, $(133 \times 64) \times (44 \times 38)$ հիբրիդը իր քիմիական նյութերի տոկոսային և քանակական արտահայտությամբ միջանկյալ տեղ է գրավում ծնողական ձևերի միջև, իր հիմնական ցուցանիշներով առաջ անցնելով ՎԻՐ—42-ից:

Այսպիսով, ստացվում է այնպես, որ Կամոյի շրջանի համար առանձնացված հիբրիդները իրենց որակական ցուցանիշներով նույնպես գերազանցում կամ միջին տեղ են գրավում ծնողական ձևերի միջև շփվելով, իսկ հաճախ պերագանցելով ՎԻՐ—42-ին:

Մեր կողմից կատարվել են նաև նշված հիբրիդների ու նրանց ծնողական ձևերի և ՎԻՐ—42-ի սաղմնաբանական ուսումնասիրությունները, նպատակ ունենալով պարզաբանել բեղմնավորման պրոցեսը, ժառանգական հատկանիշների փոխանցումը հիբրիդային առաջին սերնդի բույսերին, փոշոտման տարրեր վարիանտներում: Ֆիքսացիան կատարվել է փոշոտումից 24, 28, 43 ժամ հետո:

Մեզ մոտ օրինաչափ կերպով դիտվել է, որ բեղմնավորման պրոցեսը վաղահաս և պարզ միջգծային (միջահաս) հիբրիդների ու նրանցից ստացված գծասորտային և սորտագծային հիբրիդների մոտ ավելի արագ է կատարվում, քան ուշահաս սորտի ու նրա մասնակցությամբ ստացված հիբրիդի մոտ (աղ. 5):

Պարզվում է, որ հիբրիդները մեծ մասամբ ժառանգել են վաղահաս ծնողի վաղահասությունը (բեղմնավորումը ավելի արագ է կատարվում): Այսպես, օրինակ, եգիպտացորենի $(44 \times 38) \times$ Լիմինգ հիբրիդի մոտ սաղմնապարկերի 75%-ի բեղմնավորում է կատարվում փոշոտումից 28 ժամ հետո, սաղմնապարկերի 98%-ի բեղմնավորումը կատարվել է փոշոտումից 48 ժամ հետո: Նշված հիբրիդի մայրական (44×38) կոմպոնենտի մոտ 80%-ի բեղմնավորումը կատարվել է փոշոտումից 28 ժամ հետո, իսկ 48 ժամից հետո բեղմնավորումը կատարվել է 100%-ի մոտ: Այս հիբրիդի հայրական ձևի Լիմինգի մոտ, շնայած փոշեխողովակն իր պարունակությունն սկսել է սաղմնապարկը լցնել փոշոտումից 24 ժամ հետո, բայց բեղմնավորումն սկսվել է 48 ժամ հետո, այն էլ միայն 20%-ով: Տվյալ դեպքում հիբրիդը աշխատել է պահպանել մայրական կոմպոնենտի վաղահասությունը:

Մեկ այլ հիբրիդի՝ $(157 \times 158) \times$ Լիմինգի մոտ փոշոտումից 48 ժամ հետո նկատվել է 50% բեղմնավորում, այնինչ հիբրիդի մայրական ձևի մոտ փոշոտումից 48 ժամ հետո սաղմնապարկերի 90%-ի բեղմնավորումը արդեն կատարվել էր: Այս հիբրիդի վրա, ըստ երևույթին, բավական ուժեղ է ներգործել հայրական սորտը:

$(51 \times 64) \times$ Սևերոգակոտսկայա հիբրիդն իր վաղահասությամբ թեքվել է հայրական կոմպոնենտ Սևերոգակոտսկայա վաղահաս սորտի կողմը:

$(133 \times 64) \times (44 \times 38)$ հիբրիդի մոտ բեղմնավորման պրոցեսը մի փոքր առաջ է անցել իր ծնողական ձևերից և հավասարվել է ՎԻՐ—42-ին:

Այս բոլորը հիմք են տալիս մեզ հանգելու հետևյալ եզրակացությանը՝

1. Փորձարկվող հիբրիդներից լավագույն արդյունքներ ստացվել են $(44 \times 38) \times$ Լիմինգ, $(157 \times 158) \times$ Լիմինգ և $(51 \times 64) \times$ Սևերոգակոտսկայա հիբրիդներից, որոնք վեգետացիայի վերջում տվել են սիլոսային նյութի մեծ քանակություն:

Եզրատացորենի մի շարք հիբրիդների սաղմնարանական տվյալները 1961 թ.

Փոշոտման վարիանտները	Ֆիբուլը փոշոտմից բանի ժամ հետո է կատարվում	Փոշեխողովակներ պարունակող 1961 թվ. 1961 թ. սաղմնարանի	Բեղմնավորում է կատարել է	Բեղմնավորում է կատարված է	Էնդոսպերմի կոնցիպիմի անաջատումը
(44×38)×Լիմինգ×	24	40	30	70	—
(44×38)×Լիմինգ	28	80	75	25	—
	48	100	38	2	—
(44×38)×(44×38)	24	50	35	65	—
	28	80	80	20	—
	48	100	—	100	—
Լիմինգ×Լիմինգ	24	20	—	100	—
	28	50	—	100	—
	48	75	20	80	—
(157×158)×Լիմինգ×	24	30	20	80	—
(157×158)×Լիմինգ	28	45	35	65	—
	48	80	50	50	—
(157×158)×(157×158)	24	35	30	70	—
	28	90	80	20	—
	48	100	90	10	—
(51×64×Սևերոգակոտսկայա×(51×64)×Սևերոգակոտսկայա	24	65	50	50	—
	28	90	90	20	—
	48	100	100	—	—
(51×64)×(51×64)	24	50	40	60	—
	28	80	70	30	—
	48	100	100	—	—
Սևերոգակոտսկայա×Սևերոգակոտսկայա	24	90	90	10	—
	28	100	100	—	—
	48	100	100	—	40
(133×64)×(44×38)	24	80	70	30	—
(133×64)×(44×38)	28	90	80	20	—
	48	100	100	—	—
(133×64)×(133×64)	24	40	35	65	—
	28	80	75	25	—
	48	100	100	—	—
ՎԻՐ—42×	24	50	35	65	—
ՎԻՐ—42	28	80	80	20	—
	48	100	100	—	—

2. Վերը նշված հիբրիդներն իրենց բերքատվությամբ պերազանցել են ՎԻՐ—42-ին:

3. Հիբրիդները հիմնականում ժառանգել են վաղահաս ծնողի վաղահասությունը և ուշահաս ծնողի բերքատվությունը:

4. Նշված հիբրիդներն իրենց սրակական (քիմիական) ցուցանիշներով նույնպես դերազանցում կամ միջին տեղն են զբաղում ծնողական ձևերի միջև, չզիջելով, իսկ հաճախ դերազանցելով ՎԻՐ—42-ին:

5. Եզրատացորենի հիբրիդային բույսերի մոտ բեղմնավորման պրոցեսը նորմալ է ընթանում Կամոյի շրջանի պայմաններում: Չնայած որ այստեղ փոշեխողովակները սաղմնապարկ են թափանցել 24 ժամից սկսած (պուլեապելի վաղ), բայց բուն բեղմնավորման պրոցեսը բավական դանդաղ է ընթանում (ձգձգվում է), որով և բացատրվում է փորձարկվող հիբրիդների հասու-

նացած կամ կաթնամոմային հասունացման հասած կողրերի բացակայությունը (դա պայմանավորված է կլիմայական պայմաններով՝ գիշերվա և ցերեկվա ջերմաստիճանների խիստ տարբերությամբ):

6. $(44 \times 38) \times$ Լիմինգ, $(157 \times 158) \times$ Լիմինգ և $(51 \times 64) \times$ Սևերոդակոտսկայա հիբրիդները կարելի է առաջարկել կոլտնտեսություններում ՎԻՐ—42-ի հետ զուգահեռ մշակելու համար:

7. Կամոյի շրջանում կողրերի կաթնամոմային հասունությամբ եգիպտացորենի բույսեր ստանալու նպատակով, ավելի լավ կլիմի, եթե հիբրիդների ծնողական ձևերը լինեն ավելի վաղահաս սորտեր կամ գծեր, որի դեպքում կստացվեն կշռով մի քիչ ավելի ցածր, բայց ավելի վաղահաս և սննդանյութերով հագեցած բույսեր:

Երևանի Պետական համալսարանի
Դարվիչիդի և գենետիկայի ամբիոն

Ստացվել է 2. VIII 1962 թ.

С. А. СОГОМОНЯН

ПОВЕДЕНИЕ РЯДА ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ В УСЛОВИЯХ РАЙОНА ИМ. КАМО

Р е з ю м е

Наши опыты проводились в горных районах Армянской ССР (Степанаван, Камо). В работе приводятся данные района Камо 1961 года. Цель настоящей работы было изучить линейно-сортовые, тройные линейные, двойные гибриды и отобрать из них те, которые дают высокий урожай силосной массы с початками молочно-восковой спелости. Именно поэтому нами был изучен также химический состав испытываемых гибридов. Проводилось также и эмбриологическое исследование, целью которого было разъяснить характер процесса оплодотворения в горных районах и передачу наследственных признаков растения гибриднему поколению при разных вариантах опыления.

На основании наших опытов мы пришли к следующим выводам.

1. При применении соответствующей агротехники кукуруза растет и дает высокий урожай и в высокогорном районе Камо.

2. Из испытываемых гибридов хорошие показатели дали гибриды $(44 \times 38) \times$ Лиминг, $(157 \times 158) \times$ Лиминг и (51×54) Северодакотская, из которых в конце вегетации получилось большое количество силосной массы.

3. Гибриды, имеющие высокую жизненность по своим качественным (химическим) показателям, также превосходили или занимали среднее положение по сравнению с родительскими формами, не уступая, а иногда и превосходя гибрид ВИР-42.

4. Выяснилось, у подопытных гибридов кукурузы в горном районе Камо оплодотворение происходит довольно медленно, затягивается, несмотря на то, что пыльцевые трубки проникают в зародышевый мешок

начиная с 24-х часов. Видимо, это обусловлено местными строгими климатическими условиями.

5. Гибриды в основном унаследовали раннеспелость раннеспелого родителя.

6. Вышеуказанные три гибрида можно рекомендовать в производство для параллельной обработки наряду со стандартом ВИР-42.

М. А. ТЕР-КАРАПЕТЯН, Մ. А. АВАԿՅԱՆ

ДИНАМИКА АМИНОКИСЛОТ В КУЛЬТУРАЛЬНОЙ ЖИДКОСТИ
ACT. AUREOFACIENS В УСЛОВИЯХ СИНТЕЗА
ХЛОРТЕТРАЦИКЛИНА

Грибковые организмы из рода *Actinomyces* для полного синтеза своей биомассы и соединений тетрациклинного ряда нуждаются как в неорганическом, так и в органическом источниках азота [1—8].

В условиях синтеза тетрациклинов штаммами-продуцентами этих антибиотиков, комплекс органических источников азота дается в виде «кукурузного экстракта», содержащего в своем составе не менее 19 аминокислот, с преобладанием аланина, лейцина, гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК), группы валина-метионина, в некоторой степени также аргинина, аспарагиновой кислоты, глицина. Остальные аминокислоты в исследуемых нами образцах экстракта находятся в виде следов.

До настоящего времени очередность усвоения и значение отдельных аминокислот в процессе роста культуры *Act. aureofaciens* мало изучены, хотя и представляют определенный интерес в деле разъяснения механизма синтеза биомассы и тетрациклинов [3—8].

Изучение этого вопроса связано с затруднениями, поскольку в течение цикла роста культуры имеет место не только поглощение аминокислот из культуральной жидкости, но одновременно и возможный переход определенных аминокислот из метаболического запаса биомассы (спирторастворимые аминокислоты) в культуральную жидкость [9].

Кроме того, имеются данные, показывающие, что в конце цикла роста *Act. aureofaciens* происходит определенное расщепление клеточных структур, в силу чего и происходит выделение соединений белкового азота мицелиальной массы [9].

Механизм этого процесса весьма мало изучен и, в частности, не выяснено, является упомянутое расщепление результатом старения культуры в конце цикла роста, с накоплением целлюлозоподобных соединений в клеточных стенках без заметного автолиза, или оно возникает под токсическим воздействием хлортетрациклина, накапливающегося в мицелии. О токсическом действии хлортетрациклина в процессе обмена *Act. aureofaciens* некоторое представление имеется, поскольку показано, что хлортетрациклин в концентрации свыше 100 γ /мл сильно ингибирует поглощение кислорода мицелиальной массой [10]. Тем не менее другие показатели токсического воздействия хлортетрациклина на мицелиальную массу по мере его накопления, на протяжении цикла роста культуры и, в частности, действия указанного антибиотика на запасные аминокислоты и белки клеточных структур, насколько нам известно, под-

робно не изучались. Весьма мало изучены также биохимические сдвиги, происходящие в культурах продуцентов антибиотиков, как, например, у *Act. augeofaciens* в конце цикла ферментации, когда мицелиальная масса испытывает постепенное голодание вследствие истощения среды и воздействия продуктов диссимилиации микроорганизмов, в том числе и антибиотиков.

Настоящая работа посвящена изучению динамики аминокислот культуральной среды в течение одного цикла роста *Act. augeofaciens* в условиях биосинтеза хлортетрациклина. Как уже указывалось, ожидаемая картина изменения аминокислот среды отражает как процесс их поглощения и ассимиляции в начале цикла роста культуры, так и их возможное выделение в культуральную среду в конце этого цикла.

Методика исследования

Опыты ставились как в лабораторных, так и в производственных условиях. Лабораторные опыты проводились в колбах емкостью 750 мл, содержащих по 125 мл ферментационной среды. Аэрирование культур обеспечивалось круговой качалкой, со скоростью качания 150—200 об/мин.

Производственные же опыты, глубинным методом, проводились в ферментаторах в 1750 л, с рабочей емкостью в 1000 л. Аэрирование культуры здесь проводилось сжатым воздухом, подаваемым в среду, через барбатер, установленный на днище ферментатора, а также с помощью мешалки со скоростью 500 об/мин.

В качестве культуры-продуцента применялся штамм ЛСБ-16 *Act. augeofaciens* в виде спор, адсорбированных на пшене, подготовленном соответствующим образом.

Согласно инструкции производства биомицина, утвержденной Главмедпромом Министерства здравоохранения СССР, ферментационная среда имела следующий состав: кукурузный экстракт 5 г. (в расчете на сухое вещество), крахмал картофельный 22,5 г., нитрат аммония 5,4 г., натрий хлористый 2 г., кальций углекислый 5 г., вода доводилась до 1 л. рН ферментационной среды доводилась до 6,6—6,8 10%-ным раствором соляной кислоты или едкого натрия; после стерилизации рН снижалась до 6,4—6,6. Стерилизация ферментационных сред для лабораторных опытов проводилась в автоклаве при 1,5 атм. в течение 35 мин., а для производственных опытов в ферментаторах острым паром через рубашку аппарата, при постоянном помешивании среды мешалкой и давлении 2,5 атм. в течение 1½ ч.

Посевной материал готовился на ферментационной среде, в колбах (маточные колбы) на круговой качалке в течение 20—24 ч. при 25—27°C с последующим пересевом по 3—4 мл в новые колбы (вторичная расплодка) и дальнейшим качанием при той же температуре, в течение 18—20 ч. Перед посевом посевной материал «объединялся» в одну или две колбы и затем переносился в ферментатор. Роданистый бензил вносился в посев вместе с пастеризованным маслом.

Лабораторные опыты велись на той же ферментационной среде в колбах, на качалке в течение 48—72 ч. также при температуре 25—27°C. Через каждые 12 ч. брались пробы из ферментера по 100—200 мл ферментационной жидкости, а в лабораторном опыте по 1—2 колбе снимались с качалки.

В течение опыта в ферментационной жидкости определялись динамика расхода основного источника углерода-крахмала, источников азота: общий азот, аммиак, сумма органических форм азота, активность хлортетрациклина, накопление биомассы (по сухому весу), содержание общего азота в мицелии.

Определение крахмала проводилось с помощью гидрата окиси меди; азотистые соединения в аппарате Парнаса—методом перегонки 5 мл культуральной жидкости с гидратом окиси магния для аммиака, и после сжигания 5 мл центрифугата культуральной жидкости, для общего азота. Общий азот в биомассе определялся после отделения мицелия от культуральной среды центрифугированием как суммарно, так и фракционно путем экстракции в 86% (объемн.) этиловом спирте мицелия, высушенного до постоянного веса, в термостате при 85°C; отдельно определялись как общий спирторастворимый азот, так и общий азот остатка спиртового экстракта.

Результаты анализов выражались для культуральной среды в граммах в 100 мл жидкости, а для компонентов биомассы в процентах от общей суммы сухого вещества.

Активность хлортетрациклина определялась химическим методом, согласно инструкции. Кроме того, методом хроматографии на бумаге исследовался состав растворимых аминокислот и пептидов как центрифугата культуральной жидкости, так и спирторастворимой фракции и остатка спиртовой экстракции мицелия. В качестве растворителя применялась смесь — бутанол: уксусная кислота: вода (4 : 1 : 5), а проявителем служил 0,2% нингидрин в спиртовой фазе смеси бутанол-вода (1 : 1).

Результаты экспериментов

Цикл роста и ферментации *Act. augeofaciens*. Прежде всего была изучена динамика усвоения крахмала и источников азота культурой *Act. augeofaciens*, а также накопления биомассы и хлортетрациклина на протяжении всего цикла роста культуры, т. е. с момента посева до фактического истощения питательных веществ среды. Прделанная работа имела цель показать условия, при которых были изучены изменения аминокислотного состава как культуральной среды, так и мицелиальной массы.

Результаты по динамике изменения основных компонентов среды, а также по накоплению биомассы приведены в табл. 1.

Полученные данные показывают, что в течение всего цикла роста происходит фактически полное освоение крахмала с накоплением биомассы и хлортетрациклина. Накопление биомассы начинается интенсивно

Таблица 1

Основные показатели цикла роста и ферментации

Продолжительность фермент., час	рН	Крахмал г/100 мл	Азот среды мг/100 мл			Биомасса		Активность γ /мл
			общий N	аммиачн. N	органич. N	сухое вещество мг/100 мл	% от усвоения крахмала	

Лабораторные опыты

0	6,5	1,39	0,140	0,100	0,040	—	—	—
24	6,5	0,82	0,079	0,085	—	600	—	225
36	6,4	0,42	0,064	0,057	0,007	750	77	375
48	6,9	0,32	0,061	0,042	0,019	938	87	1170
60	7,0	0,23	0,058	0,035	0,023	—	—	970
72	7,0	0,10	0,053	—	—	1050	81	720

Производственные опыты

0	6,6	1,460	0,112	0,090	0,022	—	—	—
16	6,6	1,450	0,100	0,084	0,016	—	—	—
25	6,6	1,150	0,060	0,067	—	777	—	—
40	6,4	0,620	0,061	0,050	0,011	919	—	930
46	6,5	0,390	0,047	0,042	0,005	—	—	1000
72	7,3	0,035	0,045	0,039	0,006	935	65	1050

но в первые 24 ч. ферментации, достигая до 60% своего максимального значения; в последующие часы и до конца цикла выращивание замедляется. Синтез хлортетрациклина начинается позже; к 24 ч. накопление его еще незначительно. Наибольшая интенсивность наблюдается при замедлении процесса роста биомассы.

Динамика азотистых соединений в течение цикла роста подчинена более сложной закономерности. Концентрация аммиачного азота среды снижается от начала до конца цикла ферментации, что указывает на постоянное и полное усвоение его. Эти результаты еще раз подтверждают данные подавляющего большинства исследователей, показывающие отличное усвоение аммиачного азота в фазе интенсивного выращивания ряда актиномицетов-продуцентов антибиотиков, в частности — *Act. aureofaciens*; *Act. rimosus*, *Act. streptomycetes* [13, 14]. Наоборот, сумма органических форм азота среды дает значительные отклонения между отдельными опытами. Так, в большинстве случаев концентрация органического азота среды определенно падает от начала до 36—48 ч., после чего она несколько повышается к концу цикла.

В других, более редких, случаях последняя регулярно, с начала до конца, снижается или же после первого падения до 24—36 ч. остается на этом уровне до конца ферментации.

Уменьшение органического азота в начале цикла и последующее повышение его в культуральной среде можно истолковать как первоначальное усвоение органического азота интенсивно развивающейся культурой и с последующим выделением некоторой части его обратно в среду, что отмечается также и Н. В. Орловой с сотр. [3] в цикле роста *Act.*

aureofaciens и *Act. gimosus*, а также П. А. Агатовым и Т. Б. Казанской [11, 12].

Спирторастворимые и нерастворимые фракции азота мицелия. Экспериментальные результаты лабораторных опытов по изменению спирторастворимой и нерастворимой форм азота в течение всего цикла роста *Act. aureofaciens* приведены в табл. 2.

Таблица 2
Спирторастворимый и нерастворимый азот мицелия

Продолжительность цикла, часы	Азот спирторастворимый г/100 г сухого вещества	Азот остатка спиртораств. и нераствор. г/100 г	Общий азот %	Отношение азота спиртораств. к азоту общему %
Опыт № 1				
0	—	—	—	—
24	1,47	6,30	7,77	18,9
36	1,89	6,86	8,75	12,6
48	0,98	6,09	7,07	13,8
60	0,09	6,31	6,51	3,0
72	—	6,14	6,21	1,1
Опыт № 2				
0	1,311	4,719	6,130	21,3
12	2,624	6,106	8,730	37,2
36	2,280	6,750	9,030	25,2
48	2,176	5,804	7,980	27,2
60	2,210	6,520	8,620	24,5

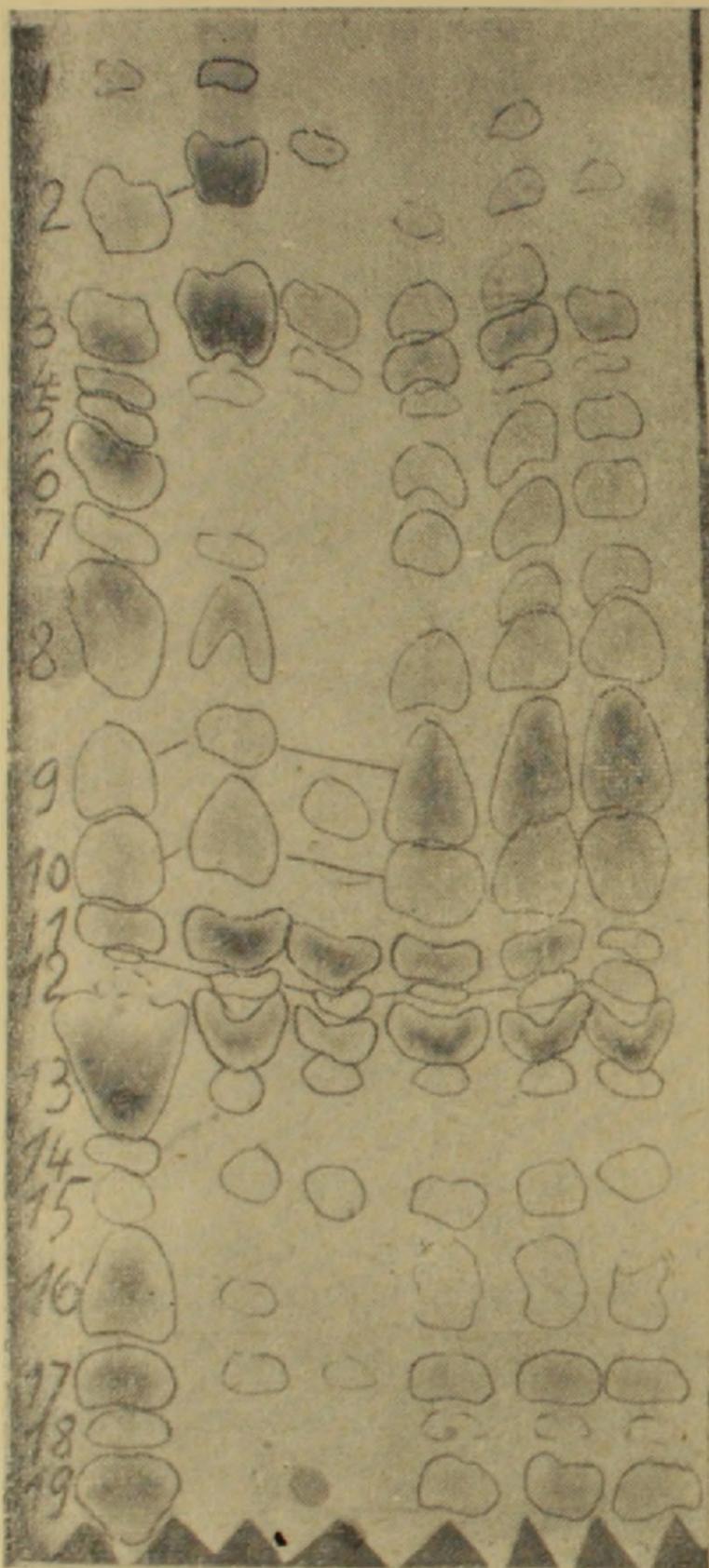
Полученные данные показывают, что в течение цикла роста и ферментации значительно изменяются как общий азот и экстрагируемые спиртом азотистые соединения мицелия, так и соотношение экстрагируемого азота к общему. Количество спирторастворимого азота в начале цикла несколько повышается, после 24—36 ч. постепенно падает, а иногда к концу цикла почти полностью исчезает.

Такое заметное уменьшение следует истолковать скорее как результат выделения его в среду вследствие частичного автолиза мицелия, чем включения их в клеточные структуры, поскольку к этому времени синтез мицелиальной массы фактически прекращается [15]. Случаи полного исчезновения спирторастворимого азота наблюдаются тогда, когда имеет место интенсивное наращивание биомассы и хлортетрациклина, а затем наступает автолиз.

Сумма спирторастворимых азотистых соединений определенно повышается в начале цикла роста (от 24 до 36 ч. после инкубации), когда происходит интенсивное выращивание культуры. Очевидно, это явление отражает картину накопления растворимых форм азота (аминокислоты, пептиды и др.) в метаболическом резерве («pool») для дальнейшего включения их в клеточные структуры организма продуцента.

Динамика свободных аминокислот и (пептидов) в культуральной среде в течение цикла роста *Act. aureofaciens*. Результаты по изменению

состава свободных аминокислот культуральной среды в течение цикла роста *Act. augeofaciens* приведены на рис. 1.



0 ч. 24 ч. 36 ч. 48 ч. 60 ч. 72 ч.

Рис. 1. Динамика спирторастворимых аминокислот ферментационной среды.

мицеллиальной массы происходит постепенное уменьшение аминокислот среды, кроме двух, идентифицированных как лизин и аргинин. Особенно наглядно поведение аланина, лейцина, валина-метионина, аспарагиновой кислоты, глицина, аминокислоты и др. Результаты этих наблюдений можно истолковать как усвоение источников органического азота размножающейся мицеллиальной массой. В условиях, приведенного в табл. I опыта, начиная с 48 ч. цикла роста происходит определенное увеличение аминокислот среды, особенно глютаминовой кислоты и в некоторой степени треонина, глицина, лейцина, аминокислоты и др. Происходящие на этих поздних этапах роста

Приведенная хроматограмма показывает значительное изменение аминокислотного состава культуральной среды в течение цикла роста *Act. augeofaciens*.

В аминокислотном составе исходной среды, соответствующего таковому кукурузного экстракта, обнаружено 19 пятен, проявленных нингидрином. В этом составе преобладают: аланин, глицин, лейцин, аминокислоты, группа валин-метионин; в меньших количествах содержатся лизин, аспарагиновая кислота, треонин, глютаминовая кислота, аргинин, а фенилаланин, гистидин, пролин, тирозин, серин, цистин и др. обнаружены в виде следов.

Как показало обогащение исследуемого центрифугата культуральной среды известными аминокислотами, пятно аланина разделяется на две части, по-видимому, в среде присутствует соединение не аминокислотной природы, перемещающееся вместе с аланином (рис. 2, пятна 11 и 13).

От начала цикла роста культуры до 36 ч. в процессе интенсивного выращивания мицеллиальной массы происходит

культуры изменения приписываются переходу определенных аминокислот из мицелия в культуральную среду. Механизм этого явления подлежит дальнейшему исследованию. Здесь необходимо выяснить причину расщепления аминокислот, являющегося результатом голодания мицелиальной массы или токсического воздействия хлортетрациклина.

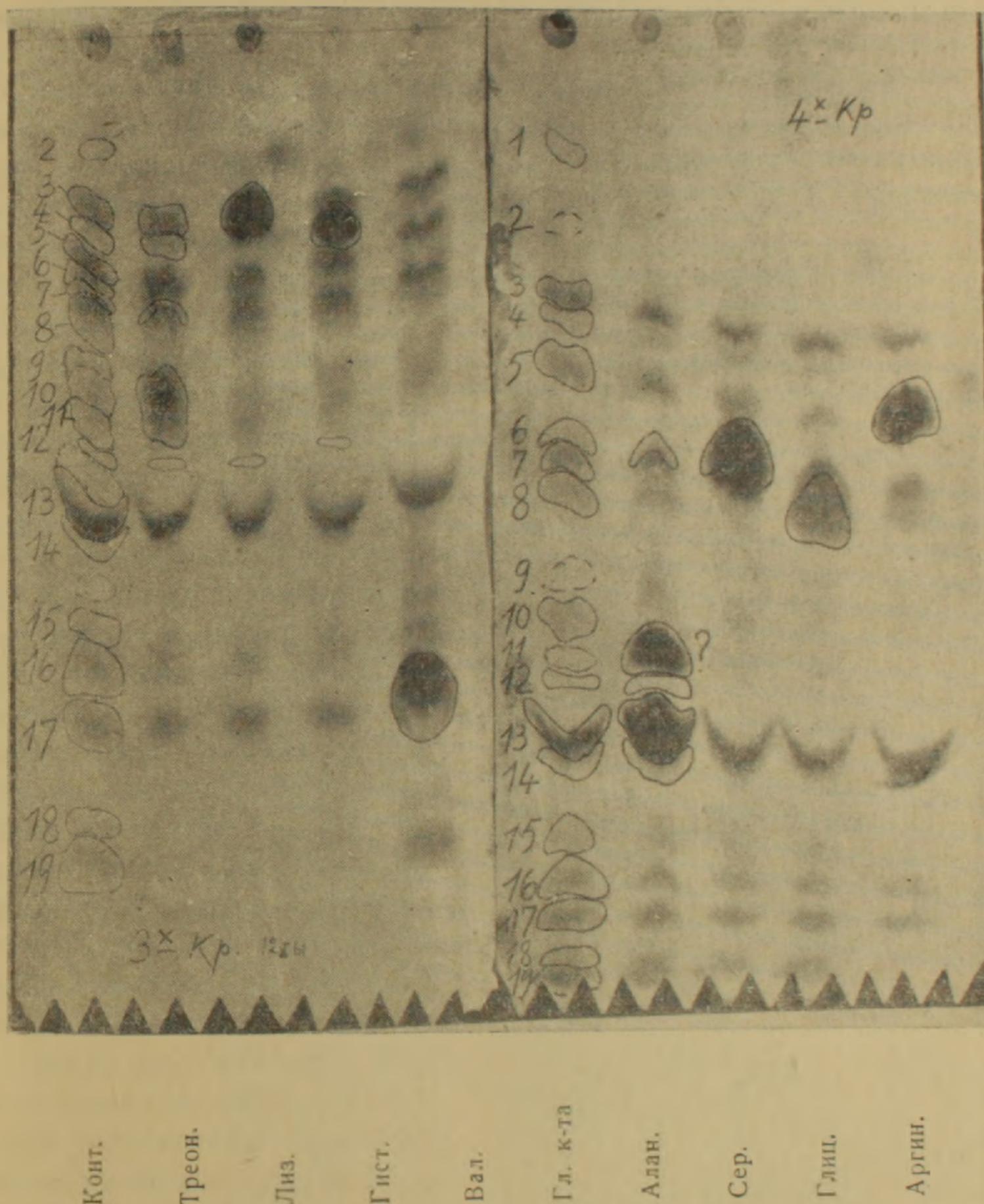


Рис. 2. Аминокислотный состав спиртового экстракта центрифугата ферментационной среды (оп. 7ф) со свидетелями.

Явление увеличения концентрации глютаминовой кислоты в культуральной жидкости отмечено также у *Act. citrofluorescens* А. М. Безбородовым [9], а по данным Т. П. Верховцевой и Н. З. Орловой [15] оно оказывается расовой особенностью, поскольку в процессе ферментации глютаминовая кислота постепенно возрастает у *Act. rimosus* 118, в то время как у штамма 1125 она убывает; в противовес глютаминовой кислоте

лизин, аргинин, аминокислотная кислота и аланин постепенно и почти полностью включаются в биомассу от начала и до конца цикла роста и ферментации.

Что касается найденного в наших опытах перехода основных аминокислот — лизина, аргинина — из мицелиальной массы в культуральную жидкость, он выявлен также П. Л. Агатовым и Т. Б. Казанской [11, 12] в цикле ферментации *Act. streptomycini*, в частности в средах, не содержащих основные аминокислоты.

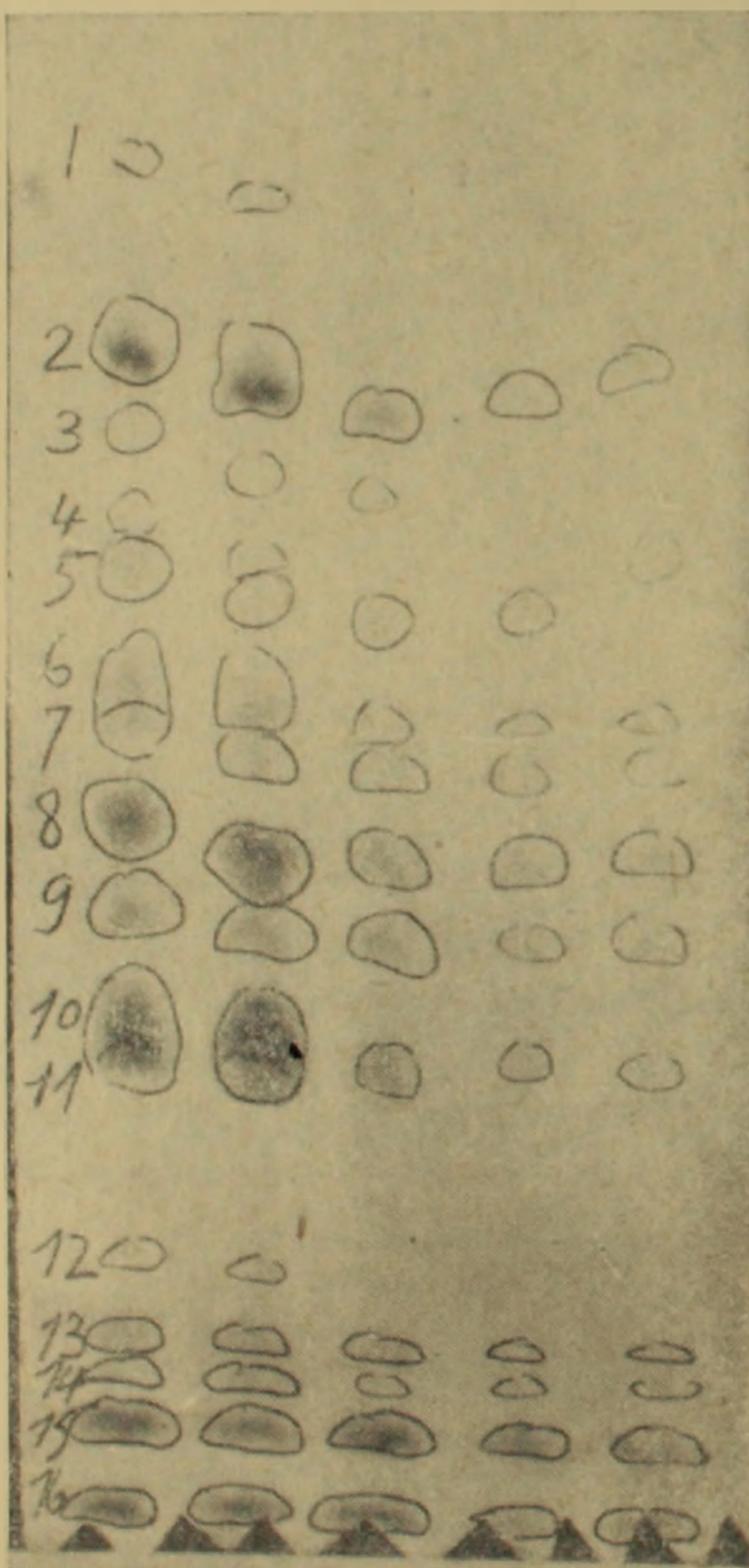
Растворимые аминокислоты биомассы в течение цикла роста *Act. augeofaciens*. Большое значение в деле определения физиологического состояния клеток имеет изучение состава растворимых аминокислот, представляющего собой метаболический фонд аминокислот, проникающих

в клетки и служащих источником азотистого питания, а также аминокислот, расщепляющихся от клеточных структур.

Результаты изучения состава спирторастворимых (свободных) аминокислот мицелия *Act. augeofaciens*, в процессе цикла роста, приведены на рис. 3.

Полученная хроматограмма показывает, что в состав растворимых аминокислот *Act. augeofaciens* входят 16 соединений, проявленных нингидрином. Здесь преобладают аланин, группа валин-метионина, лизин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты, лейцин. В меньших количествах находятся аргинин, треонин, пролин; гамма-аминомасляной кислоты, гистидина, тирозина и др. следы.

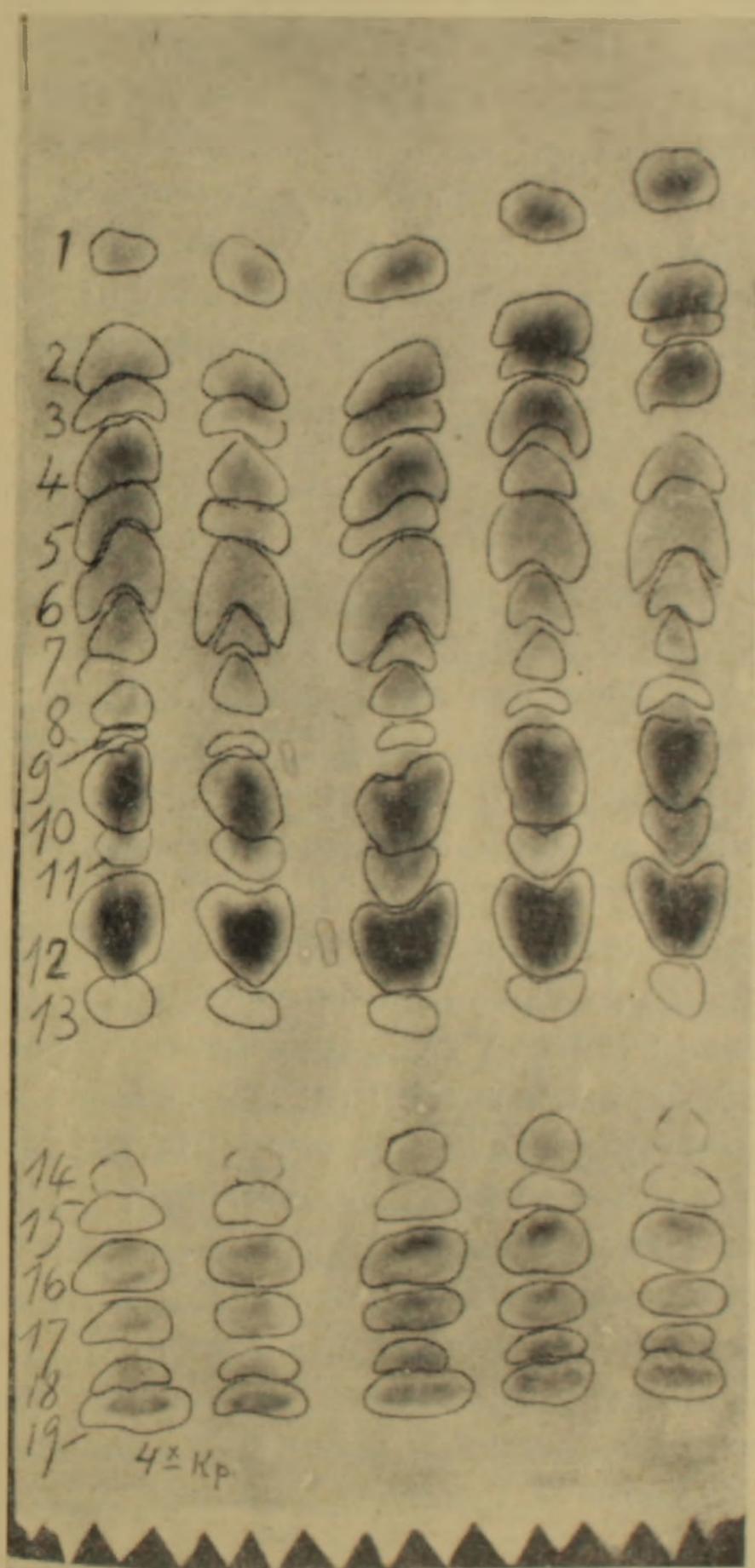
Видно также, что количество некоторых аминокислот определенно уменьшается в поздних фазах цикла роста, как, например, лизин, аланин, глутаминовая, аспарагиновая кислоты, в некоторой степени и треонин, концентрация же остальных аминокислот остается почти на одном и том же уровне на протяжении всего цикла.



24 ч. 36 ч. 48 ч. 60 ч. 72 ч.
Рис. 3. Динамика спирторастворимых аминокислот по часам ферментации.

Уменьшение глутаминовой кислоты и в неко-

торой степени треонина в спирторастворимой фракции мицелия, после 48-часового возраста культуры, с одновременным накоплением этих аминокислот в культуральной среде, дает основание предположить, что в поздних фазах цикла роста и ферментации последние переходят из мицелия в культуральную среду. Однако в приведенных нами результатах же подтвердились данные Верховцевой и Орловой о близости состава растворимых аминокислот мицелиальной массы и фермента-



24 ч. 36 ч. 48 ч. 60 ч. 72 ч.

Рис. 4. Аминокислоты гидролизата остатка мицелия по часам ферментации.

ционной жидкости у *Act. ginosus* 118. Наоборот, в наших опытах состав спирторастворимых аминокислот мицелия наглядно отличается

от таковых кукурузного экстракта фактически отсутствием аминокислотной кислоты, небольшим содержанием аргинина, глицина и др., что указывает на превращение или включение упомянутых аминокислот во внутреннее пространство («pool») мицелия.

Аминокислотный состав остатка спиртового экстракта мицелия *Act. aureofaciens*. Аминокислотный состав «структурных» аминокислот мицелия *Act. aureofaciens* по фазам роста культуры приведен на рис. 4. Полученные данные показывают следующее: в структуру мицелия *Act. aureofaciens* входят 19 аминокислот, где преобладают аланин, аргинин, лизин, аспарагиновая кислота, в меньших количествах находятся—гистидин, глицин, лейцин, пролин, не идентифицированные пятна с $R_f=0,26$, $0,64$, фенилаланин, цистин, треонин и в виде следов тирозин, оксипролин.

Этот состав определенно отличается от такового спирторастворимых аминокислот, в частности наличием цистина, серина, оксипролина, фенилаланина, завышенным количеством тирозина, аргинина и др.

В ы в о д ы

Вышеприведенные исследования позволяют сделать следующие основные выводы:

1. В условиях проведенного нами цикла роста и ферментации показано начальное (до 36 ч.) увеличение общего азота в биомассе *Act. aureofaciens*, затем постепенное его снижение к концу цикла с некоторыми колебаниями в отдельных случаях. То же самое можно сказать и о спирторастворимой фракции, состоящей из свободных аминокислот и пептидов, источником которых являются как сама среда, так и продукты расщепления клеточных структур.

2. Установлено постепенное уменьшение свободных аминокислот культуральной среды в первой половине цикла роста, когда происходит интенсивный синтез биомассы *Act. aureofaciens*. Из состава исходной культуральной жидкости почти все аминокислоты, по всей вероятности, полностью усваиваются продуцентом, кроме лизина, аргинина, количество которых значительно увеличивается в первые 24 ч. ферментации. После 48 ч. цикла роста и ферментации в среде вновь появляется ряд аминокислот, в частности глютаминовая кислота, аргинин, лизин, валин, метионин, лейцин, аспарагиновая кислота, глицин и т. д.

3. В условиях проведенных опытов установлено постепенное уменьшение состава спирторастворимой фракции аминокислот и полипептидов мицелиальной массы *Act. aureofaciens*, в частности до 48-го часа цикла.

Выдвинута гипотеза о том, что в поздних фазах цикла роста и ферментации *Act. aureofaciens* свободные аминокислоты, являющиеся метаболическим запасом, т. е. местом накопления поступающих извне аминокислот и расщепляющихся от клеточных структур, как продукт диссимиляции, переходят из мицелиальной массы в культуральную среду.

4. Состав структурных аминокислот мало изменяется в продолжение цикла роста и ферментации *Act. aureofaciens*.

5. Наличие определенного количества аминокислот в культуральной жидкости, в конце цикла ферментации *Act. aureofaciens* показывает целесообразность приготовления препарата в целом виде, который будет содержать все продукты ферментации *Act. aureofaciens*, т. е. мицелиальную массу вместе с культуральной жидкостью, тем более, что значительная часть витамина B_{12} также переходит в нее.

Институт животноводства
МП и ЗСХП АрмССР

Поступило 13.IV 1962 г.

Մ. Ա. ՏԵՐ-ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Շ. Ա. ԱՎԱԴՅԱՆ

**Act. aureofaciens-ի կողմից կոնվերտացիայի շեղումների մեջ,
բլոքսեսթրուկուլին սինթեզելու ընթացքում և միկոսպորինների
ԳԻՆԱՄԻԿԱՅԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ**

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Շեղումների նպատակն է եղել կուլտուրալ միջավայրում ուսումնասիրել *Act. aureofaciens*-ի կողմից բլոքսեսթրադիկլին սինթեզելու պրոցեսում ամինոթթուների կրած փոփոխությունները աճի մեկ ցիկլի ընթացքում:

Կատարված ուսումնասիրությունների արդյունքները ներկայացված են աղյուսակներ 1—2-ում և նկարներ 1—4-ում: Ուսումնասիրությունների արդյունքները հեղինակներին հիմք են տալիս անելու հետևյալ եզրակացությունները.

1. Աճման ցիկլի վերաբերյալ թե՛ լարորատոր և թե՛ արտադրական պայմաններում դրված փորձերը ցույց են տվել, որ *Act. aureofaciens*-ի բիոմասսայի ընդհանուր ազոտի քանակը սկզբում, մինչև 36-րդ ժամը, բարձրանում է, ապա աստիճանաբար ընկնում, սրտչ դեպքերում՝ քիչ տատանումներով: Այդ նույնը պետք է ասել նաև վերջինի սպիրտալուծելի ֆրակցիաների վերաբերյալ, որոնք բաղկացած են ազատ ամինոթթուներից ու պեպտիդներից և որոնց առկայության ալբյուրն են հանդիսանում թե՛ սննդամիջավայրը, և թե՛ բջջային կառուցվածքի տարալուծման հետևանքով կուտակված ազոտային միացությունները:

2. Աճման ցիկլի սուաջին կեսին, *Act. aureofaciens*-ի բիոմասսայի ինտենսիվ սինթեզի ժամանակ, նկատվում է ազատ ամինոթթուների աստիճանական նվազում. կուլտուրալ հեղուկի սկզբնական կազմի համարյա բոլոր ամինոթթուները սնկի կողմից լրիվ յուրացվում են, բացի լիզինից և արգինինից, որոնց քանակը, ընդհակառակը, զգալիորեն բարձրանում է: 48-րդ ժամից սկսած, միջավայրում նորից հայտնաբերվում են մի շարք ամինոթթուներ, օրինակ, գլյուտամինաթթու, արգինին, լիզին, վալին, մեթիոնին, լեյցին, ասպարազինաթթու, գլիցին և այլն:

3. *Act. aureofaciens*-ի միցելիալ մասսայի սպիրտալուծելի ամինոթթուները և պոլիպեպտիդները նույնպես աստիճանաբար նվազում են, մասնավորապես մինչև 48-րդ ժամը:

Աճման և ֆերմենտացիայի վերջին փուլերում *Act. aureofaciens*-ի ազատ ամինոթթուները, հանդիսանալով նյութափոխանակության պաշարը, ուր զեռ տեղված են դրսից (միջավայրից) ներթափանցած և բջջային ստրուկտուրայի տարալուծումից առաջացած ամինոթթուները, որպես դիսիմիլյացիայի պրոդուկտ, անցնում են միցելիայից դեպի ֆերմենտացիոն միջավայրը:

4. Ստրուկտուրային ամինոթթուների կազմը աճի և ֆերմենտացիայի ընթացքում համարյա թե փոփոխության չի ենթարկվում:

5. Սնկի աճման ցիկլի վերջում կուլտուրայի հեղուկում որոշ ամինոթթուների առկայության փաստը թույլ է տալիս առաջարկելու միցելիայի ամբողջական շորացում, առանց հեղուկից անջատելու, քանի որ վերջինն իր մեջ պարունակում է նաև B_{12} վիտամինի զգալի քանակ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Waksman S. J. *Bact.* 4, 189, 307, 1919.
2. Красильников Н. А. Лучистые грибы и родственные им организмы, Москва, 1938.
3. Орлова Н. В., Попова Л. А., Макаревич В. Г., Верховцева Т. П. Труды Института микробиологии, 6, 25, 1959.
4. Petty M. A., Goodman J. J. & Matrishin M. VI—Congresso Internaz. di Microbiologia. Roma. 1, 156, 1953.
5. Backus E. J., Duggar B. M. & Campbell I. H. *Annals of the New-York Academy of Sciences*, 60, 86, 1954.
6. di Marco A., Boretti G., Julita P. & Pennella P. *Rev. Ferment.* 11, 140, 1956.
7. di Marco A. *Giornale di Microbiologia*. 2, 285, 1956.
8. di Marco A. & Pennella P. *Progress in Industrial Microbiology* 1, 45, 1959.
9. Безбородов А. М. *Журн. Микробиология*, 30 (6), 977, 1961.
10. Boretti G. & Raggi F. *Giornale di Microbiologia*, 1, 224, 1955.
11. Агатов П. А. и Казанская Т. Б. *Антибиотики* 3 (1—2), 28, 1958.
12. Агатов П. А. и Казанская Т. Б. *Антибиотики* 4 (5), 31, 1958.
13. Biffi G., Boretti G., di Marco A. & Pennella P. *Applied Microbiol.* 2, 288, 1954.
14. Казанская Т. Б. и Андреева Е. А. Труды Института микробиологии 6, 225, 1959.
15. Верховцева Т. П. и Орлова Н. В. *Антибиотики* 1, 37, 1960.

Т. К. ИОСЕЛИАНИ и Л. С. ГАМБАРЯН

О ВЛИЯНИИ ШЕЙНОГО СИМПАТИЧЕСКОГО НЕРВА
НА РЕФЛЕКТОРНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СПИННОГО МОЗГА

В начале второй четверти текущего столетия Л. А. Орбели и его научной школой [9] было показано, что симпатическая нервная система оказывает регулирующее адаптационно-трофическое действие не только на периферические органы, но и на всю центральную нервную систему [1, 5, 6, 7].

В опытах А. В. Тонких [5] было установлено, что раздражение пограничного симпатического ствола, связанного только с поясничным сплетением, вызывает резкие изменения рефлекторной деятельности спинного мозга. Эти изменения выражались либо в удлинении, либо в укорочении времени рефлекса, определяемого у спинальной лягушки по способу Тюрка. В другой серии опытов [6, 7] было показано, что раздражение гипоталамической области, рассматриваемой как высший центр симпатической нервной системы, также приводит к изменению возбудимости спинальных рефлекторных дуг. Эти данные сделали очевидным, что спинной мозг находится под контролем симпатической нервной системы. Последующие опыты Л. А. Орбели и его сотрудников привели к заключению, что «...гипоталамус через симпатические волокна влияет на все ткани и органы (в том числе и на гипоталамус)» [9] стр. 333.

Электрофизиологические исследования последних лет, проведенные в плане изучения неспецифических восходящих и нисходящих влияний ретикулярной формации ствола мозга, привели к установлению ряда важных фактов, значение которых в определенной мере может быть оценено с позиции учения об адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы [9]. Так, Фельдманом и Вагманом [12] показано, что электрическое раздражение гипоталамической области промежуточного мозга облегчает моносинаптические и угнетает полисинаптические рефлекторные ответы спинного мозга у кошек. Сходные результаты описаны Бурке [11] при раздражении промежуточного мозга, а Клендженсом, Коицуми и Бруксом [13] при раздражении супрабульбарной облегчающей ретикулярной формации. Однако в опытах последних авторов раздражение одной и той же точки ретикулярной формации в некоторых случаях вызывало облегчение не только моносинаптических, но и полисинаптических спинномозговых рефлекторных ответов. В опытах Бурке наряду с эффектом облегчения моносинаптических рефлекторных ответов, в отдельных случаях наблюдалось и их торможение.

Анализируя свои данные и результаты опытов упомянутых авторов, Фельдман и Вагман [12] склоняются к мысли, что полученные ими эф-

фекты связаны с возбуждением облегчающей системы, которая по представлениям Райнса и Мэгуна [14] начинается от бледного шара (*globus pallidus*) стрно-паллидарной системы и проходит через базальный отдел промежуточного мозга к нижнему мозговому стволу и спинному мозгу.

Фельдман и Вагман полагают, что подавлением функции этой облегчающей системы (например, углублением пентобарбитуратного наркоза) устраняются эффекты облегчения и увеличивается возможность получения тормозных влияний со стороны бульбарной ретикулярной формации.

Излагая данные об облегчающих и тормозящих влияниях стволовых механизмов мозга на моносинаптические и полисинаптические спинальные рефлекторные ответы, упомянутые авторы не касаются вопроса о природе этих влияний. Не отрицая возможности вторичного возбуждения тормозящей бульбарной системы при раздражении облегчающих областей ствола мозга [10], можно было бы допустить, что эти влияния носят адаптационно-трофический характер [9] и связаны с нисходящей активирующей системой симпатической природы, входящей в состав ретикулярной формации [4].

Для обоснования подобного заключения необходимо было показать возможность получения облегчающих и тормозных влияний на моно- и полисинаптические спинномозговые рефлексы при прямом раздражении симпатической нервной системы. С этой целью и было предпринято настоящее исследование.

М е т о д и к а

Опыты проводились на 12 взрослых кошках. Под нембуталовым (20—30 мг/кг) или хлоралозовым (25—30 мг/кг) наркозом обнажался спинной мозг. Задние корешки седьмого люмбального сегмента (L-7) перерезались, и их центральные отрезки брались на обычные подвесные серебряные электроды для раздражения. Рефлекторные разряды, отводимые от переднего корешка (L-7) раздражаемой стороны, подавались на вход усилителя переменного тока и регистрировались шлейфным осциллографом типа МПО-2. На фоне рефлекторных разрядов производилось раздражение шейного симпатического нерва ипсилатеральной стороны прямоугольными электрическими импульсами длительностью 0,1 м/сек, частотой 25—100 в секунду в течение 15—90 секунд. Раздражение шейного симпатического нерва осуществлялось погруженными электродами. В некоторых опытах шейный симпатический нерв перерезался и изучались эффекты раздражения его головного конца. В качестве индикатора возбуждения шейного симпатического нерва служило сокращение третьего века глаза, регистрируемого многографически (рис. 1).

Результаты опытов и их обсуждение

Результаты положительных опытов, полученных на 8 кошках, показали, что эффекты раздражения шейного симпатического нерва про-

являются в виде облегчения или в виде торможения спинальных рефлекторных ответов. В подавляющем большинстве случаев конечные результаты опытов определялись исходным функциональным состоянием препарата. При высокой активности спинного мозга животного раздражение шейного симпатического нерва приводило к понижению этой активности, при низкой же активности — к ее повышению. Подобные эффекты обнаруживались не только в разных опытах, но и в одном и том же опыте. Более того, было обнаружено, что эффекты симпатического нерва проявлялись или уже в начале раздражения, или спустя минуту и больше после прекращения его действия.

Для иллюстрации сказанного обратимся к некоторым конкретным данным. Так, на рис. 2 приведены записи рефлекторных разрядов до (А) и после раздражения головного конца шейного симпатического нерва (В,С). Как видно из приведенного рисунка, до раздражения симпатического нерва рефлекторные ответы имели двугорбый характер. При этом первый пиковый ответ соответствовал моносинаптическому разряду, а второй, появившийся с большим латентным периодом, — полисинаптическому. После 15 секундного раздражения симпатического нерва (В) наблюдалось угнетение рефлекторных ответов, а уже на 30 секунд-

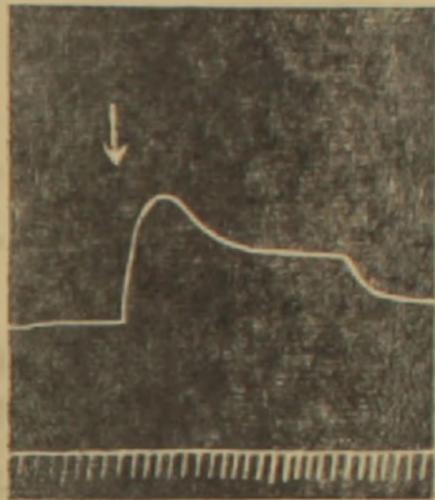


Рис. 1. Многографическая регистрация сокращения третьего века. Сверху вниз: запись сокращения третьего века; отметка времени в секундах (деление равно 5 сек.). Стрелка указывает на начало раздражения симпатического нерва.

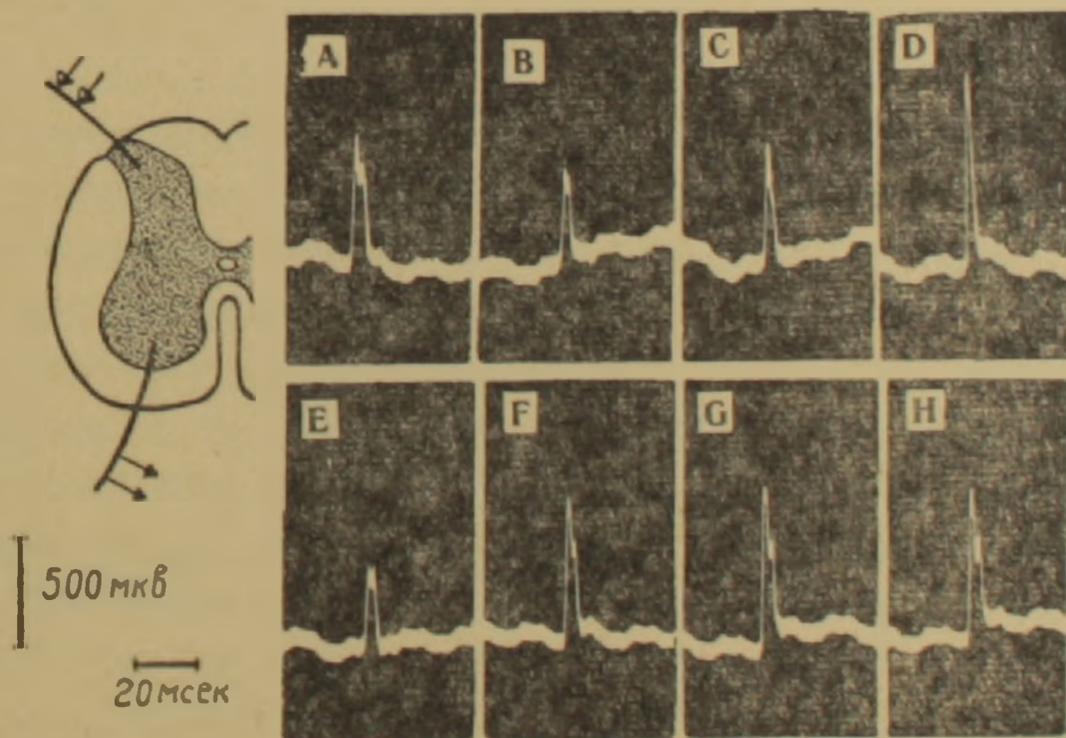


Рис. 2. Влияние раздражения центрального конца шейного симпатического нерва на рефлекторную активность спинного мозга. Регистрируются электрические потенциалы в VII переднем поясничном корешке левой стороны при раздражении заднего корешка того же сегмента (см. схему слев.). А и Е — до раздражения симпатического нерва, В, С, D, F, G, H — после его раздражения (объяснение в тексте).

де (С) наблюдался возврат к исходной величине моносинаптического ответа и угнетение полисинаптического. Через минуту после прекращения раздражения симпатического нерва наблюдалось резкое усиление моносинаптического ответа и отсутствие полисинаптической реакции (D).

Повторные опыты, проведенные на этом же препарате с 5—10 минутными интервалами, дали такие же результаты. Для того, чтобы исключить влияние длительного раздражения заднего корешка на рефлекторную деятельность спинного мозга в одной из очередных пробы производили только непрерывное раздражение заднего корешка в течение 1,5 мин. и через каждые 15 секунд производили фоторегистрацию рефлекторных ответов. При этом не было обнаружено никаких существенных сдвигов в регистрируемых рефлекторных ответах спинного мозга. После этого контрольного эксперимента мы вновь провели опыт с раздражением симпатического нерва. Как видно из рис. 2 (нижний ряд), уже на 5 секунде раздражения головного конца шейного симпатического нерва наблюдалось усиление как моносинаптического, так и полисинаптического разрядов, хотя последние увеличивались незначительно (F). Облегчающее действие симпатического нерва наблюдалось и на 30 (G) и на 90 секундах (H) электростимуляции.

Приведенные примеры показывают, что раздражение шейного симпатического нерва действительно вызывает эффект облегчения. Однако бросается в глаза и то, что на фоне хорошего функционального состояния спинного мозга раздражение симпатикуса сначала вызывает некоторое угнетение, а затем облегчение (рис. 2, A, B, C, D), тогда как на фоне пониженной активности спинного мозга (рис. 2, E) эффекты облегчения обнаруживаются в течение всего периода раздражения симпатического нерва (рис. 2, F, G, H).

В опытах с другими животными эффекты раздражения симпатического нерва проявлялись с большим латентным периодом. Однако и в этом случае результат зависел от исходного функционального состояния спинного мозга. Как видно из рис. 3, через минуту после 15 секундного раздражения симпатического нерва наблюдалось заметное угнетение рефлекторного ответа спинного мозга (B), а еще через 4 мин. рефлекторная деятельность вернулась к норме и даже несколько превышала ее (C). Спустя минуту после повторного раздражения симпатического нерва вновь наблюдалось угнетение рефлекторного ответа спинного мозга (D). После многочасовой работы, когда у кошки резко понизилась рефлекторная деятельность спинного мозга, раздражение шейного симпатического нерва привело к значительному усилению регистрируемых рефлекторных реакций (рис. 4, B).

Таким образом, мы видим, что эффекты влияния симпатической нервной системы зависят от исходного функционального состояния рефлекторных аппаратов спинного мозга. Разновременное проявление адаптивно-трофического действия симпатического нерва можно поставить в связь со сложным рефлекторным механизмом действия симпати-

ческой нервной системы на регулирующие аппараты. С полной очевидностью показано [3, 8, 9], что адаптационно-трофическое влияние симпатической нервной системы в организме проявляется двумя путями: прямым действием на органы и ткани и нейрогуморальным путем через железы внутренней секреции. В связи с изложенным уместно отметить, что прямое тормозящее действие симпатической нервной системы на рефлекторную деятельность спинного мозга было описано в опытах И. С. Беритова и А. Н. Бакурадзе [2].

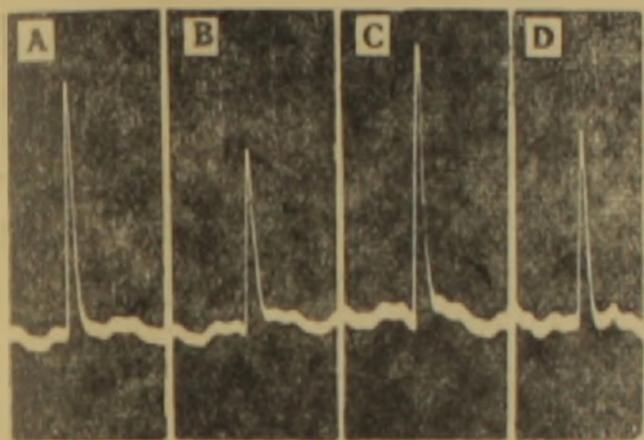


Рис. 3. Угнетение рефлекторной активности спинного мозга при раздражении шейного симпатического нерва, А — до раздражения симпатического нерва, В — через одну минуту после его раздражения, С — через четыре минуты, D — через минуту после повторного раздражения шейного симпатического нерва.

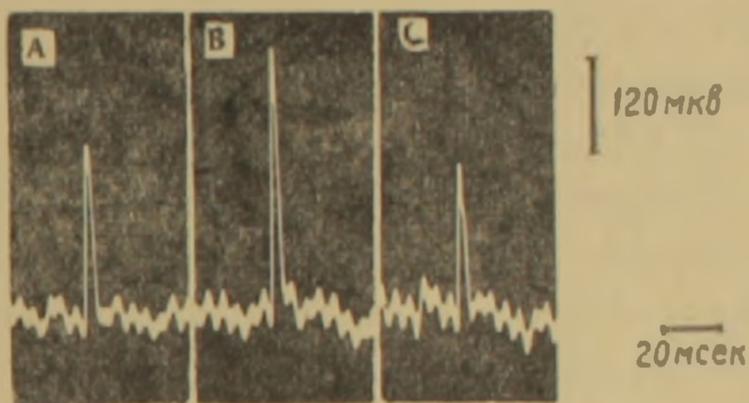


Рис. 4. Усиление рефлекторной активности спинного мозга под действием шейного симпатического нерва. А — до раздражения симпатического нерва, В — в конце минутного раздражения симпатического нерва, С — через минуту после прекращения раздражения симпатического нерва.

Не останавливаясь более подробно на этой стороне вопроса, отметим, что полученные нами результаты, правда, нередко воспроизводимые с трудом, показывают, что изменения, наблюдаемые при раздражении шейного симпатического нерва во многом схожи с таковыми, наблюдаемыми при раздражении супрабульбарных отделов.

Нам кажется, что данные, описанные в школе Л. А. Орбели, а также результаты опытов, представленные в настоящем сообщении, позволяют думать, что некоторые эффекты облегчения спинальных рефлексов, вызываемые из стволовой части головного мозга, могут иметь симпатическую природу и носить адаптационно-трофический характер.

Физиологическая лаборатория
Научно-исследовательского института
акушерства и гинекологии
Минздрава АрмССР
и Физиологическая группа
Сектора радиобиологии АН АрмССР

Поступило 5 V 1962 г.

S. Կ. ԻՈՍԵԼԻԱՆԻ, Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

ՊԱՐԱՆՈՑԱՅԻՆ ՍԻՄՊՍՏԻԿ ՆԵՐՎԻ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ
ՈՂՆՈՒՂԵՂԻ ՌԵՖԼԵԿՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

Նեմբուտալային և խլորալոզային անզգայացման տակ գտնվող կատուների մոտ ուսումնասիրվել է պարանոցային սիմպատիկ ներվի ազդեցությունը ողնուղեղի ռեֆլեկտոր գործունեության վրա: Պարզված է, որ այդ ազդեցությունը կարող է երևան գալ կամ որպես ողնուղեղի մոնոսինապտիկ և պոլիսինապտիկ պատասխանների ուժեղացում (թեթևացում), կամ որպես նրանց ճնշում (թուլացում):

Սիմպատիկ ներվի ազդեցության վերջնական արդյունքը կախված է ողնուղեղային ռեֆլեկտոր ապարատների սկզբնական ֆունկցիոնալ վիճակից: Ցածր ֆունկցիոնալ գործունեության ժամանակ սիմպատիկ ներվի գրգռումը (դեպքերի մեծամասնությամբ) բերում է ռեֆլեկտոր գործունեության ուժեղացման:

Հեղինակները ցույց են տալիս, որ սիմպատիկ ներվի գրգռման արդյունքը շատ նման է այն էֆեկտներին, որոնք ստացվում են գանգուղեղի հիմքի վայրէջք սիստեմի գրգռման ժամանակ: Արվում է ենթադրություն այն մասին, որ այդ վայրէջ ազդեցությունները որոշ չափով կարող են կախված լինել գանգուղեղի հիմքի սիմպատիկ ներվային գոյացությունների գրգռումից և կրում են ադապտացիոն-տրոֆիկ բնույթ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Асратян Э. А. Архив. биолог. наук, 30, 243, 1930.
2. Беритов И. С. и Бакурадзе А. Н. Труды Института физиол. им. И. С. Бериташвили, 5, 125—142, 1943.
3. Ильина А. И. и Тонких А. В. Физиолог. журнал СССР, 46, 4, 327—333, 1958.
4. Карамян А. И. Физиолог. журнал СССР, 45, 7, 778—788, 1959.
5. Тонких А. В. Русский физиолог. журнал, 8, в. 5—6, 31—42, 1925.
6. Тонких А. В. Русский физиолог. журнал, 10, в. 1—2, 85—93, 1927.
7. Тонких А. В. Русский физиолог. журнал, 13, 1, 11—18, 1930.
8. Тонких А. В. Журнал высшей нервной деятельности, 10, в. 2, 284—290, 1960.
9. Орбели Л. А. Лекции по физиологии нервной системы. Медгиз, 1935.
10. Bonvillet M. and Block, V. Science, 133, 3459, 31—32, 1961.
11. Burke R. Fed. Proc., Vol. 20, 1, 349, 1961.
12. Feldman S. a, Wagman I. H. Exper. Neurol., Vol. 5, 3, 250—268, 1962.
13. Kleynntjens F., Kolzumik K. a. Brooks C. McC. A. M. A. Archiv. Neurol. a. Psychiat., Vol. 73, 425—438, 1955.
14. Rhines R. and Magoun H. W. J. Neurophysiol., Vol. 9, 219—229, 1946.

Н. М. ОГАНЕСЯН

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАДИОАКТИВНОЙ СЕРЫ (S-35) В ОРГАНИЗМЕ

Литература по вопросу о распределении радиоактивной серы немногочисленна и разноречива. Это объясняется целым рядом причин. Изотоп серы труднее получать, чем другие (например, радиоактивный фосфор). У радиоактивной серы очень мягкое бетта-излучение (энергия — 0,167 MeV), поэтому его труднее измерять, чем излучения других изотопов.

Кроме того, для изучения распределения серы обычно вводят метионин, цистин и другие подобные им соединения. Существует мнение, что животный организм не может использовать введенный сульфат для образования органических соединений, содержащих серу (Фромажко [1]).

Тем не менее известно, что радиоактивная сера при введении внутрь организма распределяется в нем очень неравномерно, причем с течением времени наблюдается ее перераспределение.

В опытах Тарвера и Шмидта [2, 3] меченая коллоидальная сера, введенная крысам через желудочный зонд, после 48 час. обнаруживалась в белках печени и других внутренних органов в количестве меньшем, чем 0,3% (около 60% находилось в моче и 8 в кале). При введении собакам небольших доз меченого метионина (1 мг на 1 кг) не меньше 97% его задерживалось в организме. По истечении 4 дней около 12% выделялось с мочой.

При введении в кровоток крысы меченого метионина удельная активность его в плазме достигает максимума через 6 ч., а в слизистой кишечника через 16 ч. Максимальная удельная активность слизистой кишечника примерно в 2 раза больше, чем удельная активность плазмы. Через 24 ч. наблюдается одинаковая удельная активность в печени и в плазме, а удельная активность эритроцитов возрастает на протяжении всего опыта, длящегося 7 дней.

Зингер и Маринелли [6] считают, что через 24 ч. после введения через рот концентрация меченой серы (сернистый натрий) в выделениях и тканях крысы больше всего накапливается в желудочно-кишечном тракте, костях, сердце, почках, селезенке, половых железах и меньше в легких, крови, печени, мозгу, коже, мышцах, шерсти.

Г. Хевеши [9] указывает на то, что при пероральном введении крысам меченой серы в виде сернистого натрия значительная часть ее поглощается организмом и выделяется с мочой. У человека через 9 ч. после введения 202 мг меченой серы в моче содержалось 15% дозы, а в сле-

дующие 15 ч.—32%. В последующие дни радиоактивная сера в моче не обнаруживалась. Большая часть радиоактивной серы обнаруживается в моче в виде серы сульфатов как неорганических, так и связанных в виде эфиров. Эти данные показывают, что в организме крыс сульфиды могут окисляться в сульфаты и, таким образом, превращаться из относительно токсичных соединений серы в безвредные. Девятковскому [4, 5] удалось также показать, что часть радиоактивной серы, введенной в виде сульфида, оказалась связанной меркаптановой кислотой, синтезирующейся после введения бромбензола, а часть находилась в цистине, выделенном из шерсти, печени, скелетных мышц и кожи. Количество цистина, образующегося в процессе синтеза с участием серы сульфидов, оказалось очень невелико, хотя увеличение живого веса указывало на активное накопление белков.

Большое значение для накопления радиоактивной серы имеет пищевой режим. Так, при введении голодающим крысам 1 мг меченого метионина 56% его обнаруживалось в белках (14% в печени) и 36% окислялось в сульфат (Тарвер и Шмидт).

Зингер и Маринелли вводили меченый бисульфит энантиомерного альдегида, бисульфит коричневого альдегида и меченый сернистый натрий в брюшины крыс, голодавших от 14 до 16 ч., после чего крысы забивались. Независимо от вида соединения, с которым вводилась сера, ее концентрация оказывалась наибольшей в костном мозгу. Сравнительное распределение серы в шерсти, мозгу и некоторых других тканях зависело от химического строения соединения.

По данным ряда авторов, как зарубежных, так и отечественных, радиоактивная сера больше всего накапливается в коже, яичках, костях и меньше — в ЖКТ, легких, крови.

Имеется сравнительно много литературных данных о поведении в организме ряда веществ, меченных по сере (И. А. Троицкий [10], Т. А. Быстрова [11], Л. И. Гребенник, З. И. Соловьева [12], Г. Хевеши [9], В. Н. Бойдак, В. И. Западнюк [13], И. А. Сидоренков [14] и др.). Но все эти работы не дают окончательного ответа на вопрос о поведении изотопа серы-35 в организме. Сравнительно много места в этих работах уделяется вопросам проникновения серы-35 через кожу животных.

И. А. Троицкий указывает на то, что при проникновении препаратов серы, меченных по сере-35, в кожу животных сера поступала в кровь через 3 мин. При этом радиоактивность держалась на невысоком уровне в течение 20 дней. В противовес ряду авторов, которые считали, что введенная неорганическая сера выделяется из организма только с мочой и калом, Троицким показано, что у овец сера выделяется из организма в виде окисленных продуктов (сульфатов) не только с мочой и калом, но и с жиропотом, через потовые железы. После перорального введения меченой элементарной (коллоидной) серы заметное количество ее обнаруживалось в крови у овец через 15 мин.; максимальное содержание ее в крови наблюдалось в течение 24 ч.; в дальнейшем активность

снижалась и оставалась на близком к этому уровню в продолжение 40 дней. При внутривенном введении радиоактивной серы в виде сульфида натрия активность держалась на высоком уровне в течение 2-х часов, затем резко падала, но обнаруживалась еще в течение 20 дней.

Симпсон и Юнг [8] провели работу по синтезу БАЛ (2—3 димеркаптопропанол) с радиоактивной серой, введенной в молекулу. Поглощение, распределение и выделение серы-35 было ими исследовано после введения БАЛ кроликом через кожу или путем внутримышечного введения. Через кожу радиоактивный БАЛ поглощался медленно, сера-35 распределялась по всему организму и большая часть его выделялась с мочой в течение 24 ч. При введении радиоактивного БАЛ в пропиленгликоле внутримышечно сера-35 почти полностью рассасывалась из мышцы в течение 6 ч. Радиоактивная сера содержалась почти во всех мышцах через 6 ч. после введения. Значительная часть серы-35 выделялась в виде нейтрального сернистого соединения с мочой в течение 24 ч.

Имеется еще целый ряд работ, посвященных изучению поведения в организме изотопа серы-35, но во всех этих работах она вводилась в составе метионина, цистина и других подобных им соединений. Поведение же чистого изотопа серы-35 с минимальным количеством вещества-носителя почти не изучено.

В наших опытах распределение изотопа серы-35 (с минимальным содержанием вещества = носителя) по органам и тканям исследовалось на 42 взрослых крысах, весом 200 ± 20 г, в возрасте 5—6 мес., в течение 30 суток. Активность радиоактивной серы определялась в следующих органах и тканях: в желудке и ее содержимом, тонком и толстом кишечнике и их содержимом, почках, печени, крови, яичках, селезенке, костях, сердце, легких, коже (шерсти) и мышцах.

Всем крысам перорально было введено по 20 мккюри серы-35 в виде водного раствора сернокислого натрия ($\text{Na}_2\text{S}^{35}\text{O}_4$). Измерения активности в органах производились через 30 мин. 1 и 24 ч., 3, 5, 7, 10, 15, 20, 25 и 30 суток. В каждый из указанных сроков убивали по 3—5 крыс.

Распределение радиоактивной серы по органам и тканям определялось методом сырых навесок. Для подсчета активности излучения органы растирались в гомогенизаторе или в фарфоровой ступке до гомогенной массы. Затем навеска в 0,4 г размельченного органа или ткани, взвешенных на торзионных весах, равномерным слоем наносилась на мишень. Подсчет активности производился 3 раза по 3 мин., после чего выводились среднеарифметические показатели процента накопления серы-35.

Активность излучения всех органов и тканей пересчитывалась на 1 г веса. Подсчитанная удельная активность всех органов и тканей суммировалась. Сумма всех удельных активностей принималась за 100% и вычислялся процент накопления серы-35 в каждом органе ткани.

Данные по накоплению радиоактивной серы в органах и тканях представлены в табл. 1. Из данных таблицы видно, что изотоп серы-35 рас-

Таблица 1

Распределение S^{35} по органам и тканям крыс
(в % к введенной активности)

О р г а н ы	Через 30 мин.	Через 1 ч.	Через 24 ч.	Через 3 сут.	Через 5 сут.	Через 7 сут.	Через 10 сут.	Через 15 сут.	Через 20 сут.	Через 25 сут.	Через 30 сут.
Содержимое желудка	25,4	26,2	4,4	4,3	4,0	2,1	2,3	1,3	1,2	2,2	1,2
Содержимое тонкого кишечника	16,4	16,6	20,0	11,6	8,2	5,3	4,6	4,3	0,7	1,3	3,3
Желудок	16,4	16,3	14,1	6,4	6,0	5,1	4,4	4,7	3,4	4,5	1,5
Тонкий кишечник	8,8	9,1	13,1	11,4	11,3	8,1	7,3	7,4	6,7	6,5	4,0
Содержимое толстого кишечника	10,3	11,0	10,2	7,8	8,0	8,6	5,3	2,8	2,5	2,4	2,5
Толстый кишечник	7,8	7,7	13,8	11,5	6,0	8,2	7,7	6,8	6,8	6,4	6,2
Почки	5,1	4,3	10,2	12,0	12,0	13,3	13,3	8,8	8,0	8,0	8,0
Печень	2,6	1,1	1,4	3,0	3,5	4,0	4,2	4,3	5,0	6,8	5,6
Кровь	1,6	1,3	1,1	1,0	8,0	8,4	8,9	9,0	9,2	9,7	19,8
Яички	1,5	1,4	2,2	4,4	5,0	8,6	9,2	12,2	21,2	15,1	8,3
Селезенка	1,0	1,4	1,7	10,0	11,0	7,5	7,6	7,5	7,8	8,9	8,8
Кости	0,9	1,0	1,0	3,0	3,5	4,0	4,8	4,0	4,0	4,3	5,3
Сердце	0,8	1,3	1,7	3,0	3,0	4,1	4,3	4,5	4,5	4,5	4,3
Легкие	0,7	0,9	2,4	6,0	5,5	7,0	8,3	7,8	6,0	5,6	5,8
Кожа (шерсть)	0,5	0,3	2,0	3,0	3,0	3,0	4,6	5,1	8,0	10,3	13,2
Мышцы	0,2	0,1	0,7	1,6	2,0	2,7	4,0	5,0	5,0	3,0	2,2

пределяется по органам и тканям неравномерно. В первые часы после введения серы-35 в организм наибольшее ее количество было отмечено в содержимом желудка и кишечника (через 1 ч. в желудке — 26,2% активности, а в тонком кишечнике через 24 ч. — 13%). Начиная с конца первых суток, наибольшая активность определялась в почках и на 3 сутки достигала 12%, продолжая оставаться на наиболее высоком уровне до 10 суток, после чего значительно уменьшалась. При этом содержание серы в кишечнике также оставалось высоким. В крови количество радиоактивной серы было сравнительно низким в течение всего опыта, лишь на 5 сутки увеличиваясь до 8%, затем снова падало и только на 30 сутки увеличивалось вновь до максимума (19,8%).

Сравнительно высокую активность серы-35 мы отмечали и в ряде паренхиматозных органов (селезенка, печень, легкие).

В литературе имеются данные о преимущественном накоплении серы-35 в тех или иных тканях (критический орган). Причем у одних авторов критическим органом для радиоактивной серы является кожа, у других — яички. Эти разноречивые данные нам кажутся тем более сомнительными, что в опытах мы не отмечали постоянного, повышенного накопления серы-35 ни в одном из этих органов.

Наиболее высокая концентрация активности в яичках в наших опытах отмечалась с 15 суток (12,2%) и достигала максимума на 20 сутки (21,2%), занимая первое место среди всех органов и тканей.

На 25 сутки активность в яичках падала до 15,6% и после этого неуклонно уменьшалась. Если в отношении яичек мы все же можем говорить как о критическом органе, хотя и в сравнительно короткий промежуток времени, то это, с нашей точки зрения, абсолютно исключается для кожи, в которой концентрация активности на всем протяжении опыта оставалась низкой, хотя и постепенно нарастала и лишь на 30 сутки поднялась до 13,2%.

Таким образом, в опытах, длившихся 30 суток, мы не могли отметить наличия в организме какого-либо критического органа для радиоактивной серы, на что указывают некоторые авторы. У нас складывается такое впечатление, что изотоп серы-35 почти равномерно распределяется по всему организму с некоторым преимущественным накоплением в желудочно-кишечном тракте, почках, селезенке, яичках и несколько меньшим — в крови, костях, коже, мышцах.

Наши данные по распределению радиоактивной серы по органам и тканям нормальных крыс совпадают с полученными результатами ряда исследователей (Хевеши, Зингер, Маринелли и др.). Так, Хевеши приводит следующие данные о распределении S^{35} по органам и тканям (таблица 2).

Результаты наших опытов (на 43 крысах) показали:

1. Радиоактивная сера при введении *per os* почти равномерно распределяется по всем органам и тканям. При этом с течением времени отмечается ее перераспределение.

Таблица 2

Концентрация S^{35} в выделениях и тканях крыс через 24 ч. после введения через рот в виде сернистого натрия

Выделения и ткани	Активность S^{35} в тканях	
	Импульсы 10^{-4} на 1 мг в 1 мин.	
	крыса 1	крыса 2
Моча неорганическая	50,94	45,70
Общее количество S сульфата	54,85	53,85
Общее количество S	73,08	52,45
Кал	23,71	7,52
Желудочно-кишечный тракт	5,13	5,34
Кости	1,43	1,33
Сердце	0,82	0,53
Почки	0,52	0,48
Селезенка	0,42	0,34
Половые железы	0,26	0,38
Легкие	0,34	—
Кровь	0,21	0,25
Печень	0,17	0,28
Мозг	0,02	0,17
Кожа	0,53	0,16
Мышцы	0,046	0,036
Шерсть	0,0003	0,0008

2. В первые дни опыта наблюдается повышенный уровень S^{35} в ЖКТ и почках. На 15—20 сутки максимальное количество введенного изотопа определяется в яйчках и на 30 сутки — в крови и коже.

Институт гигиены труда и профзаболеваний
Министерства здравоохранения АрмССР

Поступило 26.I 1962 г.

Ն. Մ. ՉՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

ԽԱԴԻՌԱԿՏԻՎ ՄԾՄԻԻ ԲԱՇԽՈՒՄԸ ՕՐԳԱՆԻԶՄՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ծծմբի իզոտոպի՝ S^{35} -ի բաշխման հարցը պրակտիկական մեջ լուսարանված է ոչ բավականաչափ լրիվ և բավականին հակասական կերպով: Հեղինակներից ոմանք գտնում են, որ ծծմբի համար կրիտիկական օրգան է հանդիսանում մաշկը, իսկ ոմանք էլ կրիտիկական օրգան են համարում ամորձիները:

Մեր փորձերում S^{35} -ի բաշխումն ըստ օրգանների և հյուսվածքների ուսումնասիրվել է 43 առնետի վրա: Բոլոր առնետների per os տրվել է 20-ական մկկյարի S^{35} ծծմբաթթվական նատրիումի ջրային լուծույթի ձևով՝ հյուսվածքներում ակտիվությունների որոշումը կատարվել է թաց կախուկների մեթոդով:

Մեր հետազոտություններից պարզվել է, որ ռադիոակտիվ ծծումբը համարյա հավասարաչափ է բաշխվում ըստ բոլոր օրգանների և հյուսվածքների:

ընդ որում ժամանակի ընթացքում նկատվում է նրա վերաբաշխում: Փորձի առանձին օրերին ստամոքս-աղիքային տրակտում և երիկամներում նկատվում է S^{35} -ի բարձրացված մակարդակ: Մտցված իզոտոպի մաքսիմալ քանակը 15—20-րդ օրը նկատվում է ամորձիներում և 30-րդ օրը՝ արյան ու մաշկի մեջ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Fromageot C. Advances in Enzymology, Vol. 7, Intersc., New-York, 1947.
2. Tawer H. and Schmidt C. Z. A. Y. Applied Phys., 12, 323, 1941.
3. Tarver H. and Schmidt C. Z. A. Biol. Chem. 130, 67, 1939, 146, 69, 1942.
4. Dziwiatkowski D. D. J. Biol. Chem., 161, 723, 1945.
5. Dziwiatkowski D. D. J. Biol. Chem., 164, 165, 1946.
6. Singher H. O. and Marinelli Z. D. Science, 101, 414, 1945.
7. Scott A., Brit, Journ. Dermatol., v. 69, 2, p. 39—49, 1957.
8. Simpsons D. and Young L. Biochem, J. 46, 5, 634—640, 1950.
9. Хевеши Г. Радиоактивные индикаторы, стр. 314, 1950.
10. Троицкий И. А. В кн.: Мирное использование атомной энергии, т. 6, стр. 354, 1958.
11. Быстрова Т. А. Канд. диссертация, 1957.
12. Гребенник Л. И., Соловьева З. И. Журн. Фармакология и токсикология 1954, 17, 1, 22—28.
13. Бойдак В. И. и Западнюк В. И. Журн. Врачебное дело, 8, 1955.
14. Сидоренков И. А. Журн. Фармакология и токсикология, вып. 3, т. XIII, стр. 5—8, 1950.
15. Гусев Н. Г. Справочник по радиоактивным излучениям и защите, 1956.
16. Закутинский Д. И. Вопросы токсикологии радиоактивных веществ, 1959.
17. Закутинский Д. И., Селиванова Л. Н. Биологическая оценка препаратов для профилактики и лечения лучевой болезни, 1960.

Т. Г. ЧУБАРЯН, Л. В. КЕВОРКОВА

СЕЗОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ ХВОИ В РОДЕ PINUS И ДИНАМИКА ЕЕ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА

Известно, что у многих хвойных пород умеренного климата в осенне-зимнее время изменяется окраска листы. По характеру изменения окраски хвои следует выделить две группы пород. У представителей семейства кипарисовые (*Thuja*, *Biota*, *Juniperus*), таксодиевые, (*Taxodium*, *Sequoja*, *Cryptomeria*, *Sequojadendron*) и тиссовые нормальная зеленая окраска хвои переходит в буровато-красноватую различного оттенка, обусловленную, очевидно, изменениями пигментов группы антоциана или флавоноидов. Переход буроватой осенне-зимней окраски кипарисовых в обычную зеленую происходит очень быстро, буквально за несколько дней, с наступлением устойчиво теплой весенней погоды (апрель в условиях Еревана). Несколько медленнее восстанавливается зеленая окраска таксодиевых.

В пределах семейства сосновых сезонное изменение окраски наиболее ясно проявляется у рода *Pinus*. Имеются единичные указания в литературе о зимней потере окраски других хвойных пород из семейства сосновых (*Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*). В отличие от кипарисовых и таксодиевых, зеленая окраска хвои сосны осенью или зимой переходит в желтоватую окраску разной интенсивности, обусловленную изменчивостью зеленых (хлорофилл) и желтых пигментов (каротин и ксантофилл). Характерно и то, что восстановление зеленой окраски хвои у сосны растягивается на более долгий срок и завершается обычно только в мае-июне (в условиях Еревана).

Потеря зеленой окраски листы значительно снижает декоративную ценность хвойных пород, широко применяемых в озеленении городов, а поэтому исследование природы сезонной изменчивости хвои представляет не только научный, но и практический интерес. Ежегодные сильные изменения пигментного состава, связанные с потерей зеленой окраски, сопутствующее этому вероятное снижение фотосинтеза и другие нарушения отрицательно влияют на рост и развитие растений. Во многих случаях верхушки хвоинок не восстанавливают весной зеленую окраску, буреют и засыхают, т. е. теряется часть ассимиляционной площади.

Интересно отметить, что в США, где выращивание сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) в качестве рождественской елки носит промышленный характер, за последние годы были проведены исследования для выяснения сущности пожелтения хвои и разработки мероприятий по сохранению зимой зеленой окраски [11, 12].

В наиболее полной сводке по этому вопросу [12] отмечается, что несмотря на более чем 120-летний период исследований причина потери зеленой окраски хвои окончательно не выяснена. Herhold [12] предложил вероятно самый подходящий термин «сезонное обесцвечивание» (seasonal discoloration) для обозначения явления потери зеленой окраски хвои у сосны обыкновенной. Учитывая отсутствие соответствующей сводки в отечественной литературе, приводим краткий обзор существующих исследований.

Еще в 1837 г. Mohl [9] отметил, что листья различных видов *Pinus*, *Abies*, *Taxus*, *Thuja* и *Juniperus* принимают в зимний период грязно-желтый цвет (в условиях Средней Германии), но весной снова зеленеют. Последующие более глубокие исследования выяснили до известной степени ход сезонного изменения окраски хвои.

Осенью верхушки хвоинок обесцвечиваются (теряют зеленую окраску) раньше и сильнее, в то время как цвет нижних частей хвоинок изменяется слабее или сохраняется. Верхняя сторона хвои желтеет сильнее, чем нижняя; хвоя у верхушек ветвей также обесцвечивается сильнее [12]. Хлоропласты отодвигаются от стенок клетки и скучиваются вокруг ядра, причем этот процесс начинается в клетках центральной части хвоинки и перемещается к периферии хвои [12]. С ходом этого процесса хлоропласты разрушаются и полностью исчезают, а их содержимое диффундирует в протоплазму [12].

Весной диффузный хлорофилл исчезает и хлоропласты снова принимают свое правильное расположение [12]. Обесцвечивание может происходить и без разрушения хлоропластов. Сообщаемые разными авторами сроки начала обесцвечивания хвои колеблются от сентября до начала декабря, в зависимости от систематического положения изученного растения и климата данной местности [12]. Степень пожелтения увеличивается до конца зимы или начала весны, а зеленая окраска внезапно возвращается весной [12]. Подобная же картина обесцвечивания описана для *Pinus banksiana*, *Juniperus virginiana* и для ели [12].

Некоторыми исследователями, в частности, лесоводами, изучавшими вопросы географической изменчивости сосны, твердо установлено, что сезонное пожелтение хвои наиболее типично проявляется у сосны обыкновенной. Выявлено, что способность к пожелтению генетически обусловлена, не теряется с возрастом, наследуется в потомстве и при переносе в другие местности [12].

Швейцарским лесоводом Энглером [10] впервые были проведены обстоятельные исследования, выяснившие существование географических рас обыкновенной сосны, резко отличающихся по зимней окраске хвои; этим автором были сформулированы экологические закономерности в явлении обесцвечивания хвои и зависимость такового от факторов среды. Объектом изучения явились молодые 4-летние сеянцы *Pinus silvestris*, выращенные из семян, происходящих из Средней, Северной и Восточной Европы. В результате тщательного описания степени пожел-

тения хвои в январе, в условиях Цюриха, Энглер выделил 4 группы географических образцов сосны. К первой группе он отнес сосны из Урала и Скандинавии, хвоя которых желтеет раньше и сильнее всего. Во вторую группу входят альпийские образцы, тоже интенсивно желтеющие. Мало меняющие окраску швейцарские и немецкие расы относятся к третьей группе, между тем как французские, бельгийские и шотландские расы, совершенно не обесцвечивающиеся зимой или меняющие окраску очень слабо, входят в четвертую группу. Таким образом было выявлено, что зимняя окраска хвои зависит от географической широты и высоты местопроисхождения образца. По мнению Энглера, желтовато-бурая зимняя окраска хвои является приспособлением к континентальному климату с холодной и сухой зимой. Он предполагает, что зимняя окраска вызывается сильной инсоляцией, энергичным испарением, пониженным водопоглощением и низкой температурой.

Специальными опытами было показано, что повышение температуры и улучшение водоснабжения, происходящее при переносе пожелтевших растений в середине зимы в тепличные условия приводит к быстрому восстановлению зеленой окраски хвои. Наконец, Энглером же впервые было высказано предположение о том, что пожелтение хвои связано с накоплением в хвое желтых пигментов (каротина и ксантофилла), которые, по его предположению, являясь переносчиками кислорода, способствуют дыхательному процессу, затрудненному в условиях холодной зимы.

Краус приписывал обесцвечивание хвои только низкой температуре, а не свету, т. к. окраска восстанавливается под влиянием повышающейся температуры [12]. Начало обесцвечивания, по мнению Кенитца, [12] не зависит от первого заморозка, однако низкая температура является содействующим фактором. Haberlandt и Kraus [12] предположили, что разрушительное влияние холода на протоплазму и хлоропласты может создать условия для распада хлорофилла под действием органических кислот, возникающих при переходе крахмала в масла. Имеет значение и спектральный состав света, т. к. в опытах Hacskaýlo и Goslin [13] побеги *Pinus silvestris*, покрытые красной пленкой, сохраняли зеленую окраску от сентября до декабря, тогда как черная, синяя и бесцветная пленки не давали эффекта. Mohl [9] и Engler [10] считали, что неблагоприятные почвенные условия способствуют зимнему обесцвечиванию хвои, а молодые растения более подвержены таковому, по сравнению с взрослыми деревьями.

Имеются основания предполагать, что такой всесторонне действующий фактор, как фотопериод также влияет на зимнюю окраску хвои [15]. В последнее время, благодаря обширным экспериментам Герхольда [11, 12], установлено значение основных микроклиматических факторов и минерального питания для сезонной окраски хвои. Вместе с тем выяснена до некоторой степени роль количественной и качественной динамики пигментного состава хвои в этом явлении. Прежде всего этими опы-

тами убедительно показано, что зимняя окраска хвои не зависит от режима минерального питания, не имея ничего общего с разнообразными симптомами ненормальной окраски листовой, вызываемыми дефицитом отдельных минеральных элементов или нарушением их соотношения. Выяснено, что освещение, длина дня и температура воздуха играют важную роль в сезонном изменении окраски, оказывая свое влияние на процессы синтеза и разрушения хлорофилла, от которых зависит окраска листовой. Не замечается какого-либо влияния относительной влажности воздуха. Поскольку обесцвечивание почти полностью устранялось ослаблением интенсивности солнечного освещения (затенением), автор предполагает, что сильная инсоляция является важнейшим фактором разрушения хлорофилла, а следовательно, и обесцвечивания хвои. Ведущими факторами среды Герхольд считает укороченные фотопериоды и низкие температуры осени и зимы, наряду с интенсивным солнечным освещением. Сущность процесса обесцвечивания хвои состоит в том, что солнечное освещение разрушает хлорофилл после того, как фотосинтез ослаблен короткими осенними днями и низкими температурами. При этом играют роль и ослабленный синтез хлорофилла и его разрушение растительными кислотами. Наиболее вероятно, в условиях коротких фотопериодов и низких температур хлорофилл оказывается более подверженным фотооксидации вследствие подавления фотосинтеза. В пользу последнего предположения говорит то обстоятельство, что потеря зеленой окраски может быть ослаблена или полностью предотвращена ослаблением интенсивности инсоляции или фильтрацией части солнечного спектра поглощаемой хлорофиллом.

Для объяснения расовых различий сосны обыкновенной Герхольд выдвигает общеизвестные факты о наличии фотопериодических экотипов сосны обыкновенной, раньше впадающих в зимний покой [14]. Указывается, что северные расы, имеющие сильно желтеющую хвою, впадают в покой раньше [10, 15] и, к тому же, накапливают больше масла в хвое [12]. Изучение динамики пигментного состава хвои у 6 географических рас сосны обыкновенной показало, что северные расы (скандинавские) содержат больше хлорофилла летом и меньше зимой, по сравнению с центрально-европейскими расами. Наряду с этим содержание желтых пигментов (каротиноидов) в феврале было больше у всех рас. Таким образом, по мнению Герхольда, непосредственной причиной обесцвечивания хвои является уменьшение содержания общего хлорофилла и, в определенной мере, также повышение содержания каротиноидов. Биологическое и экологическое значение обесцвечивания хвои сосны сводится к следующему [12]. Изменение окраски хвои сосны — это сезонный и обратимый процесс, приуроченный только к периоду покоя растений. Поскольку до настоящего времени не найдено доказательств полезного приспособительного значения сезонной потери зеленой окраски (т. е. снижения содержания хлорофилла), это явление следует рассматривать как косвенный результат физиологических изменений, по-

средством которых некоторые расы сосны обыкновенной приспособляются к зимнему климату их местообитаний.

В заключение обзора следует отметить две недавно опубликованные отечественные работы, затрагивающие явление сезонной изменчивости окраски хвои у сосны. Л. Ф. Правдин и К. Г. Щербина [6] изучили годовую динамику содержания общего хлорофилла (а+б) в хвое пяти географических образцов сосны обыкновенной (10-летнего возраста), в условиях Подмосковья. Выяснено, что хвоя северных образцов (Архангельская область) содержит значительно меньше хлорофилла во все сезоны года. Максимальное содержание хлорофилла отмечается в летние месяцы, минимальное в зимние, при соотношении от 3 : 1 до 2 : 1 (в зависимости от географического происхождения образца). Интересно указание о том, что разница в температуре почвы и воздуха в ранне-весенний период и связанное с этим ухудшение водоснабжения может быть причиной снижения содержания хлорофилла в хвое.

Исследования П. А. Генкеля и Е. И. Барской [2] имеют лишь косвенное отношение к сезонной изменчивости окраски хвои. Эти авторы, в результате микроскопического изучения состояния и распределения хлоропластов в клетках ели (*Picea excelsa*), установили, что пластидный аппарат, подобно окраске хвои, также претерпевает сезонные изменения. Зимой в покоящихся растениях ели хлоропласты скучиваются вокруг ядра, а весной, летом и осенью, в состоянии вегетации растений, хлоропласты равномерно распределены в протоплазме. В отличие от многих других растений у ели не замечается явление агглютинации, при котором хлоропласты теряют свою структуру. Авторам не удалось экспериментально (воздействием отрицательных температур на хвою) вызвать скучивание хлоропластов вокруг ядра, из чего они заключают, что зимнее их распределение связано с комплексом физиолого-биохимических и цито-морфологических изменений, происходящих в покоящихся клетках. Предполагается, что усиление связи хлоропластов с ядром в зимнее время может явиться защитной реакцией неустойчивых пластид к действию низких температур.

Приведенный обзор литературы показывает, что биологически весьма интересное и довольно сложное явление сезонной окраски хвои изучено далеко недостаточно. Имеющиеся исследования относятся только лишь к одному виду сосны (*Pinus silvestris*), между тем, как сезонная окраска хвои встречается у многих видов сосны, не говоря уже о других родах хвойных, происходящих из умеренного пояса. Следует предполагать, что физиологическая природа и биологическое значение осенне-зимней окраски хвои будут различными в зависимости от таксономической принадлежности растений и климатических условий местопроизрастания. Отметим также, что существует онтогенетическая изменчивость сезонной окраски. Так, например, у некоторых видов сосен умеренного и холодного климата, по нашим наблюдениям в Ереване, хвоя однодвухлетних сеянцев с наступлением осенних холодов приобретает фиолетово-буроватый оттенок (связанный с антоциановыми пигментами), тог-

Таблица 1

Глазомерная оценка осенне-зимнего пожелтения хвои в интродукционном питомнике Ереванского ботанического сада

Название вида и происхождение образца	Степень пожелтения хвои в январе—феврале 1960/61 гг.	Родина вида
<i>Pinus silvestris</i> L. Кировская обл.	Очень сильная по всей хвоинке	Зап. Европа, Сибирь, Европейская часть СССР
<i>Pinus silvestris</i> L. Волгоградская обл.	Сильная	.
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr. Пекин	Сильная	Центр. и Западн. Китай
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr. Пекин	Сильная	.
<i>Pinus thunbergii</i> Parl. Батуми	Средняя	Япония
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	Средняя	Сев. Америка, от 45° до 68° с. ш.
<i>Pinus sibirica</i> (Rupr.) Mayr.	Средняя	Сибирь и северо-восток европ. части СССР
<i>Pinus nigra</i> Arn. Кировоградская обл.	Слабая	Средняя и Южная Европа
<i>Pinus nigra</i> Arn. Боржомский р-н	Очень слабая	.
<i>Pinus flexilis</i> James Аризона	Слабая	Запад Северн. Америки
<i>Pinus scopulorum</i> Lemm. Липецкая обл.	Очень слабая	.
<i>Pinus jeffreyi</i> Balf. Калифорния	Очень слабая	.
<i>Pinus excelsa</i> Wall. Батуми	Очень слабая	Гималай и Гиндукуш
<i>Pinus hamata</i> D. Sosn. Ереван	Очень слабая	Кавказ, Крым
<i>Pinus montana</i> Mill. Липецкая обл.	Очень слабая, только на верхушках хвоинок	Горы Зап. Европы
<i>Pinus montana</i> subsp. <i>mughus</i> Willk. Польша	.	.
.	.	.
<i>Pinus sabiniana</i> Dougl. Калифорния	Не желтеет	Калифорния
<i>Pinus eldarica</i> Medw. Тбилиси	.	Восточное Закавказье
<i>Pinus pithyusa</i> Stev. Сочи	.	Западное Закавказье
<i>Pinus brutia</i> Ten. Душанбе	.	М. Азия, Кипр, Крит Южная Италия
<i>Pinus Pallasiana</i> Lamb. Ялта	Слабая на верхушках хвоинок	Крым, Зап. Закавказье, Зап. Анатолия, Балканы

да как в более старшем возрасте сеянцев хвоя этих же видов приобретает осенью и зимой желтоватый оттенок (*Pinus silvestris*, *P. tabulaeformis*, *P. densiflora*, *P. echinata*, *P. massoniana*, *P. virginiana*, *P. banksiana*). Имеются основания предполагать, что проявление сезонной окраски хвои одного и того же вида или образца сосны зависит от климата местности. Так, первые же наши наблюдения в зиму 1961/1962 гг. показали, что в Кироваканском ботаническом саду хвоя молодых сеянцев *P. tabulaeformis* желтеет очень слабо, а у взрослых деревьев *P. silvestris* и *P. banksiana* пожелтение также слабое. В противоположность этому в Ереванском ботаническом саду хвоя этих же видов интенсивно желтеет в осенне-зимний период. Приводимые ниже в табл. 1 результаты наших наблюдений, проведенных над 4—8-летними саженцами в Ереванском саду, подтверждают, что свойство зимней окраски хвои проявляется не только у географических рас сосны обыкновенной, как это ранее было установлено другими исследователями. Многие другие виды *Pinus* также склонны в той или иной степени к осенне-зимнему обесцвечиванию хвои. Данные табл. 1, вместе с приведенными выше нашими наблюдениями об антоциановой окраске 1—2-летних сеянцев, ясно показывают, что осенне-зимнее изменение окраски проявляется у более северных видов, происходящих из областей умеренного и холодного климата. В противоположность этому у видов сосны более южного происхождения хвоя не меняет окраску в холодное время года или меняет очень слабо. К таким видам относятся в нашей коллекции *Pinus Pallasiana*, *P. hamata*, *P. eldarica*, *P. sabiniana*, *P. pithyusa*, *P. bruttia*, *P. Jeffreyi*, *P. nigra* и др. Однако еще более интересно то обстоятельство, что сезонное изменение окраски (как пожелтение, так и появление антоцианового оттенка) почти полностью локализуется в пределах секции *Eupitys* рода *Pinus*. Из относящихся к этой секции видов, наиболее типичная сезонная окраска отмечена у крупного сборного вида *Pinus silvestris* и близкородственных последнему китайско-японских видов (*P. tabulaeformis*, *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. yunnanensis*, *P. thunbergii*).

Не менее закономерно и весьма показательным и то, что все южные по происхождению виды секции *Eupitys*, в частности те, которые можно объединить в два сборных крупных вида — *Pinus nigra* в широком смысле (т. е. *Pinus nigra* Arn., *P. laricio* Poir., *P. Pallasiana* Lamb.) и *Pinus halepensis* в широком смысле (т. е. *P. bruttia* Ten., *P. eldarica* Medw., *P. pithyusa* Stev., *P. Stankewiczii* Fom.), а также *P. hamata* из группы обыкновенных сосен (*Pinus silvestris* sens. lat.) почти полностью лишены свойства сезонной окраски. Антоциановая окраска осенней хвои у них вовсе отсутствует, а пожелтение хвои слабо проявляется только на верхушках хвоинок. Наблюдающееся иногда более сильное сплошное пожелтение хвои носит необратимый характер, обозначая обмерзание хвои, которая в этом случае с наступлением весны высыхает полностью.

Единственным исключением из описанных выше правильностей

эколого-географического и таксономического характера является сосна горная (*Pinus montana* Mill.), происходящая из альпийского пояса Западной Европы. Эта сосна также относится к двухвойным видам секции *Eurpitys*; в систематическом отношении и по своей природе она очень близка к *Pinus silvestris* sens. lat. и может считаться высотным экотипом последнего. Между тем все имеющиеся у нас образцы *Pinus montana* почти не меняют зимой окраску хвои. По всей вероятности сравнительно влажный климат природного ареала горной сосны (Альпы, Карпаты, Пиринеи) и то, что низкорослые растения этого вида зимуют под снегом, а может быть своеобразные качественные и количественные особенности солнечной инсоляции в высоких горах, не способствовали выработке признака сезонной окраски хвои у этого вида.

Как указывалось выше, из числа широко используемых в озеленении Еревана видов сосны осенне-зимнее пожелтение хвои ежегодно проявляется у сосны обыкновенной. Осенью 1959 г. мы впервые обратили внимание на то, что хвоя взрослых 26—27-летних деревьев этого вида в парке Ереванского ботанического сада интенсивно пожелтела к началу декабря, тогда как рядом стоящие деревья сосны крючковатой (*Pinus hamata*) остаются зелеными. Ознакомление с литературой вопроса и наблюдения в питомнике над другими видами привели нас к некоторым заключениям, изложенным выше. Однако следовало еще выяснить, какими изменениями в пигментном составе обусловлено то, что хвоя сосны обыкновенной желтеет, а хвоя близко родственной к ней сосны крючковатой (по существу являющейся южным экотипом сосны обыкновенной) остается зеленой. Учитывая почти полное отсутствие литературных сведений о видовой специфике сезонной динамики пигментов хвои, мы сочли необходимым провести соответствующие анализы пигментного состава хвои в начале и середине зимы, когда она желтеет и весной — в начале лета, после восстановления нормальной зеленой окраски. Исследовалась однолетняя хвоя боковых ветвей нижнего или среднего яруса. Пробы брались 13.I, 5.II, 8.IV, 15.XI.60 г. и 16.II, 13.IV, 27.V.61 г. В первом цикле анализов (с 13.I. по 8.VI.60 г.) анализировалась хвоя взрослых (26-летних) деревьев двух видов сосны (*P. silvestris* и *P. hamata*); во втором цикле, кроме этих видов исследовалась также хвоя молодых 6—9-летних растений *P. tabulaeformis* и *P. silvestris* (оба сильно желтеющие). Кстати сказать, образец последней, происходящий из Кировской области, оказался наиболее сильно желтеющим во всей нашей коллекции, насчитывающей около 40 видов и образцов.

Зимы 1959/1960 и 1960/1961 гг. были довольно типичны для климата Еревана, умеренно-холодные, но не суровые. В зиму 1959/1960 гг. абсолютные минимумы температуры воздуха достигали: —11°С в ноябре, —15°С в декабре, —21° в январе 1960 г., —14° в феврале, —10° в марте. В зиму 1960/1961 года абсолютные минимумы температуры достигали по месяцам следующих величин: —9,8°С (ноябрь), —11° (декабрь), —17,8° (январь 1961 г.), —17,6° (февраль), —21° (март). Как видим, оба

зимних сезона были сходные, отличаясь лишь периодами наступления самых низких температур. В зиму 1959/1960 гг. самая сильная волна холода была в конце января, тогда как зимой 1960/1961 гг. имело место и второе похолодание в конце февраля — начале марта. Приводимые далее данные о количественных изменениях пигментного состава (табл. 2 и 3) ясно показывают, что именно в эти самые холодные периоды происходили существенные изменения в пигментном составе хвои, в соотношении ее зеленых и желтых пигментов. Самое интенсивное пожелтение хвои также наблюдалось в самые морозные периоды и непосредственно за ними.

Методика определения пигментов хвои. Навеска сырой хвои весом в 2,5 г после тщательного растирания в ступке обрабатывалась 98% метиловым спиртом до полного обесцвечивания. Полученная вытяжка отфильтровывалась через бумажный фильтр в мерную колбу емкостью 15—20 мл. После этого 2 мл вытяжки наносилось линейно на быструю хроматографическую бумагу микропипеткой. Распределение пигментов производилось нисходящим хроматографированием с применением в качестве растворителя смеси бензина, петролейного эфира и ацетона (10 : 25 : 2, Годнев, Шлык, 1959). Элюция пигментов производилась ацетоном; объем элюата во всех случаях доводился до 5 мл. Количество пигментов определялось фотоэлектрокалориметром марки ФЭК. Второй цикл анализов с ноября 1960 г. по май 1961 г. проводился по методу Е. Г. Судьиной [7], при котором для извлечения пигментов применялся ацетон вместо метилового спирта.

В табл. 2 и 3 показано содержание различных пигментов в процентах от общего содержания пигментов.

Таблица 2

Количество зеленых и желтых пигментов в сырой хвое сосны
в % от общего количества пигментов (1960 г.)

Пигменты	<i>Pinus hamata</i> (26 лет)			<i>Pinus silvestris</i> (26 лет)		
	январь	февраль	июнь	январь	февраль	июнь
а хлорофилл	44,9	53,3	55,0	34,0	32,4	48,0
б хлорофилл	20,3	9,7	15,6	13,5	4,4	15,1
с каротин	26,7	24,2	20,7	44,0	45,7	26,2
х ксантофилл	8,1	12,8	8,7	8,5	17,5	10,7
а+б	65,2	63,0	70,6	47,5	36,8	63,1
с+х	34,8	37,0	29,4	52,5	63,2	36,9
$\frac{а+б}{с+х}$	1,9	1,7	2,4	0,9	0,6	1,7

Обсуждая полученные результаты анализов можем отметить следующее: в зимней хвое (февраль), по сравнению с восстановившей свою окраску летней (июнь) хвоей произошли следующие изменения в пигментном составе. Резко понизилось содержание хлорофилла «б» у обоих видов сосны, но значительно сильнее у *P. silvestris*. Содержание же хлорофилла «а» у *P. hamata* почти не изменилось, тогда как у *P. silvestris* заметно уменьшилось, хстя и слабее чем хлорофилла «б».

В противоположность зеленым пигментам, суммарное содержание желтых пигментов в хвое обоих видов увеличивается зимой по сравнению с летом. При этом заметно, что у *P. silvestris* количество желтых пигментов возрастает зимой очень сильно, а у *P. hamata* — незначительно. В результате подобной тенденции меняется соотношение зеленых пигментов к желтым, что наиболее резко сказывается у *P. silvestris* (1,7 в июне против 0,9—0,6 в феврале, по сравнению с 2,4 и 1,9—1,7 у *P. hamata*). Отсюда можно заключить, что непосредственной причиной желтой зимней окраски хвои являлось скорее всего количественное преобладание желтых пигментов. В противоположность этому в нежелтеющей зимой хвое *P. hamata* даже зимой преобладают зеленые пигменты. Характерно и то, что даже после восстановления нормальной окраски (июнь) содержание желтых пигментов в хвое *P. silvestris* выше, чем у *P. hamata*, а количество зеленых пигментов (а+б), наоборот, значительно выше у последнего вида. Соотношение летнего максимума и зимнего минимума общего содержания хлорофилла составляет 3,4 для *P. silvestris* и 1,7 у *P. hamata*. Это опять-таки наглядно показывает, что зимнее пожелтение хвои *P. silvestris* связано с более резкой убылью хлорофилла по сравнению с *P. hamata*. Для сравнения укажем, что в условиях Подмосквья соотношение летнего максимума и зимнего минимума общего хлорофилла в хвое сосны обыкновенной колеблется от 3 до 2, в зависимости от географического происхождения образца [6].

Переходя к обсуждению результатов второго цикла анализов в зимне-весенний период 1960/1961 г., видим следующее. Так же, как и в 1959/1960 гг., сказалась тенденция снижения содержания хлорофилла «б» в холодный период, однако таковая резко выражена только у молодых растений тех видов, хвоя которых наиболее сильно желтеет (*P. silvestris* из Кировской области и *P. tabulaeformis*). Суммарное содержание желтых пигментов зимой сильнее всего повысилось опять-таки у видов с более пожелтевшей хвоей (у 6-летних растений *P. silvestris* из Кировской области и 9-летних — *P. tabulaeformis*). У *Pinus hamata* и взрослых деревьев *P. silvestris* зимнее увеличение желтых пигментов проявилось слабее, чем в предыдущем году. Соотношение зеленых пигментов к желтым у желтеющих видов уменьшается от лета к зиме в 1,5—2 раза.

Таким образом, результаты анализов за оба года по существу оди-

наковы*. На основании их можно заключить, что непосредственной главной причиной пожелтения хвои некоторых видов сосны является снижение содержания зеленых пигментов, происходящее на фоне повышения количества желтых.

Учитывая имеющиеся в литературе сведения об окислительной роли дыхательных желтых пигментов [10], особенно при пониженных температурах [8], нами была определена интенсивность дыхания хвои зимой (23—25.XII.60 г.) и весной (27—30.V.61 г.). Определения проведены аппаратом Варбурга на однолетней хвое 8 видов сосны. Приведенные в диаграмме данные показывают, что интенсивность дыхания хвои зимой у пожелтевших видов намного выше, чем у видов с зеленой хвоей. С восстановлением нормальной зеленой окраски весной интенсивность дыхания желтеющих видов сильно ослабляется, приближаясь к величине таковой у нежелтеющих видов.

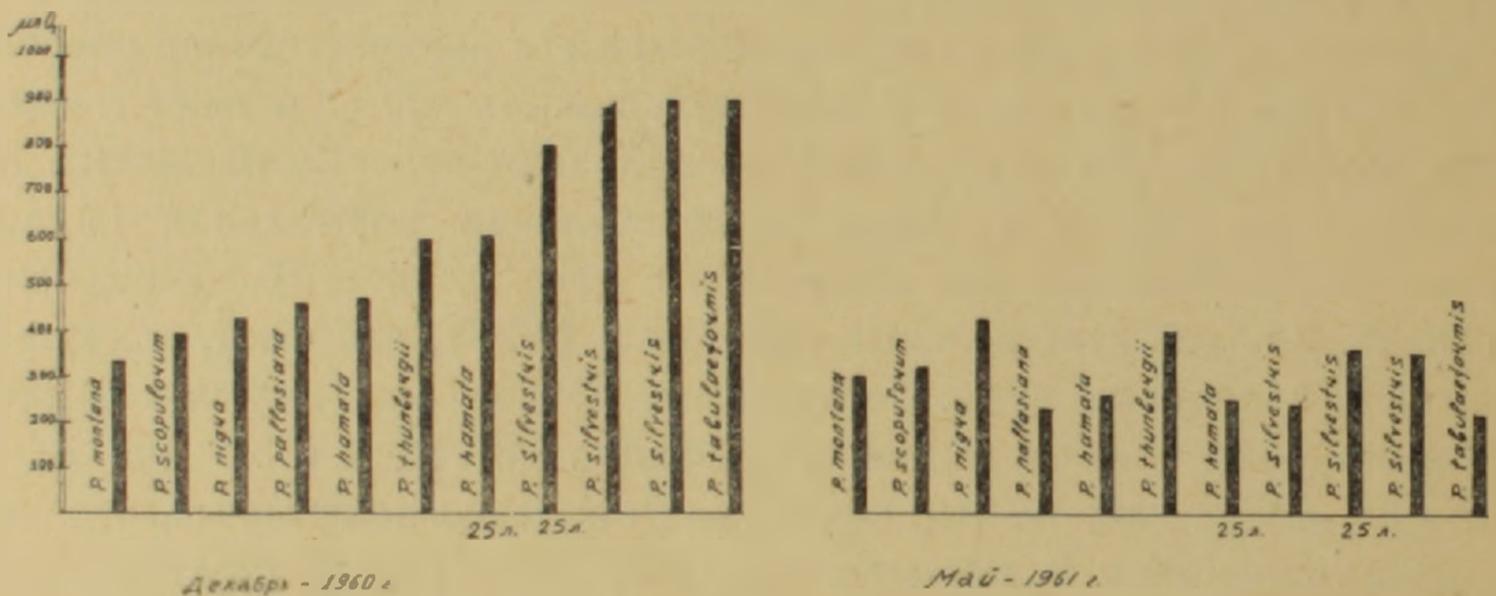


Диаграмма. Интенсивность дыхания 1 г сырой хвои некоторых видов сосны за 1 час в мл O₂.

Повышение интенсивности дыхания сосны обыкновенной зимой отмечалось ранее Я. Ф. Ворошильской [1] в условиях Москвы. Этот автор, основываясь на существующее в новейшей литературе мнение об экологическом значении усиленного дыхания и фотосинтеза северных растений (Müller, 1926; Wager, 1941), подчеркивает важную роль дыхания в процессе приспособления растений сосны к пониженным зимним температурам.

Хорошо согласуясь с этим высказыванием, наши данные об усилении дыхания северных видов сосны зимой и отсутствии этой тенденции у южных видов наглядно подтверждают приспособительный характер зимней интенсивности дыхания и связанного с этим явления пожелтения хвои.

* Разница в процентном содержании пигментов в разные годы объясняется различиями в методике извлечения пигментов. Кроме того нужно отметить, что минимальное содержание хлорофиллов и максимальное — желтых пигментов в 1961 г. наблюдалось несколько позже (в марте — начале апреля), чем в 1960 г., т. к. самые сильные холода имели место в марте.

В ы в о д ы

В результате изучения сезонной изменчивости окраски хвои сосны в условиях Еревана и обсуждения литературных данных установлено следующее:

1. Описанное рядом исследователей обесцвечивание хвои сосны обыкновенной (*P. silvestris*) в холодное время года свойственно и некоторым другим видам сосны умеренного пояса. Наиболее сильное и типичное зимнее пожелтение хвои происходит у двухвойных сосен секции *Euritys*, а в пределах последней это свойство локализуется у географически широко распространенного вида *P. silvestris* и близкородственных ему видов, происходящих из стран умеренного климата Евразии—*P. tabulaeformis*, *P. thunbergii*, *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. yunnanensis* и др.). Южные по происхождению виды секции *Euritys* (*Pinus nigra*, *P. Pallasiana*, *P. laricio*, *P. pinaster*), также как и южные таксоны *P. silvestris* (например, *P. hamata*) и все средиземноморские двухвойные сосны секции *Banksia* (*P. halepensis*, *P. eldarica*, *P. bruttia*, *P. pithyusa*) лишены свойства сезонной окраски хвои. В пределах рода *Pinus* сезонное обесцвечивание встречается и у некоторых других северных видов из различных секций (*Pinus sibirica* из секции *Cembrae*, *P. banksiana* из секции *Banksia*, *P. excelsa* из секции *Strobus*). Однако у этих видов оно менее типично выражено, чем у *P. silvestris* и родственных ей форм.

2. Отмеченная выше закономерность эколого-географического характера, ранее известная только для сосны обыкновенной [10], убедительно свидетельствует о приспособительном значении зимней окраски, однако сущность и полезность последней еще не выяснены полностью.

Антоцианово-бурая окраска хвои 1—2-летних растений, проявляющаяся по нашим наблюдениям у сосны обыкновенной и близкородственных ей видов секции *Euritys*, является другим онтогенетическим вариантом сезонного обесцвечивания хвои. Приспособительное теплорегулирующее значение антоциановой окраски кажется весьма вероятным (Т. П. Некрасова [5], Г. М. Козубов [4]), однако в отношении листьев рода *Pinus* и вообще хвойных растений требует экспериментальных доказательств. Усиление дыхания пожелтевшей хвои, выявленное в настоящей работе для видов наиболее склонных к сезонной окраске, в связи с литературными сведениями об участии желтых пигментов в дыхании и экологической природе усиленного дыхания северных растений, как будто дает указания на механизм приспособительного действия пожелтения.

3. В условиях континентального полупустынного климата Еревана, с его сухой, довольно холодной и солнечной зимой, сезонная окраска хвои выражается резко. Пожелтение хвои начинается с наступлением ночных заморозков (октябрь — ноябрь). Нормальная зеленая окраска полностью восстанавливается в конце весны — начале лета.

4. Непосредственной причиной зимнего пожелтения хвои следует

считать изменение соотношения желтых и зеленых пигментов. У видов, склонных к обесцвечиванию хвои, желтые пигменты в холодное время года количественно преобладают над зелеными. У видов с нежелтеющей хвоей пигменты также увеличиваются зимой, но преобладающими остаются зеленые. Наиболее лабильным зеленым пигментом оказался хлорофилл «б», количество которого сильнее всего убывает зимой.

Ботанический сад
АН АрмССР

Поступило 6.VIII 1962 г.

Տ. Գ. ՉՈՒՐԱՐՅԱՆ, Լ. Վ. ԿԵՎՈՐԿՈՎԱ

PINUS ՑԵՂԻ ԱՍԵՂՆԱՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՍԵՋՈՆԱՅԻՆ ԳՈՒՆԱՎՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ՊԻԳՄԵՆՏՆԵՐԻ ԴԻՆԱՄԻԿԱՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Pinus ցեղի ասեղնատերևների սեզոնային գունավորման և պիգմենտների դինամիկայի վերաբերյալ ուսումնասիրություններ կատարելով Երևանի բուսաբանական այգու պայմաններում և ամփոփելով գրականության տվյալները հեղինակները հանգում են հետևյալ եզրակացությունը:

1. Երևանի ցուրտ, չոր և արևոտ ձմռան պայմաններում սոճու շատ տեսակների մոտ ուշ աշնան և ձմռան ընթացքում նկատվում է ասեղնատերևների դգալի գունաթափում (դեղնում):

2. Ասեղնատերևների դեղնելու անմիջական պատճառը պետք է համարել կանաչ ու դեղին պիգմենտների քանակական հարաբերության փոփոխությունը: Սոճու դեղնող տեսակների տերևներում ձմռան ընթացքում դեղին պիգմենտներն զգալիորեն գերակշռում են կանաչներին: Սոճու այն տեսակների մոտ, որոնք ձմռան ընթացքում պահպանում են ասեղնատերևների կանաչ գույնը, ձմռան ընթացքում նույնպես կուտակվում են դեղին պիգմենտներ, սակայն վերջիններս երբեք չեն գերակշռում կանաչ պիգմենտներին:

3. Ասեղնատերևների սեզոնային գունավորումը, որը նախկինում հայտնի էր միայն սովորական սոճու (*Pinus silvestris*) նկատմամբ, հեղինակների կողմից բացահայտված է նաև *Pinus* ցեղի ուրիշ շատ տեսակների մոտ ևս:

Այս չափազանց հետաքրքիր և հարմարողական մեծ նշանակություն ունեցող երևույթը առանձնապես ցայտուն կերպով է արտահայտվում *Pinus* ցեղի *Eupitys* սեկցիային պատկանող հյուսիսային ծագում ունեցող տեսակների մոտ: Նույն սեկցիային պատկանող հարավային տեսակները, այդ թվում նաև Հայկական ՍՍԽ-ում մշակվող Ղրիմյան (*P. Pallasiana*) և Կովկասյան (*P. haimata*) սոճիները զուրկ են ասեղնատերևների գունավորման նշված առանձնահատկություններից:

4. Շնչառության ուժեղացումը դեղնող տերևների մոտ, ինչպես նաև աշնան և ձմռան ընթացքում երիտասարդ բուսակների անտոցիանային գունավորումը հանդիսանում է ջերմության կանոնավորման միջոց և հետևաբար ունի հարմարողական բնույթ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ворошильская Я. Ф. Дыхание и окислительно-восстановительные системы хвойных в связи с их экологическими особенностями. Автореф. канд. дисс. Москва, 1956.
2. Генкель П. А., Барская Е. И. О сезонных изменениях хлоропластов ели. Физиол. раст. т. 7, вып. 6, 645—653, 1960.
3. Деревья и кустарники СССР, БИН АН СССР, т. I, Москва.
4. Козубов Г. М. Бот. журн. т. 47, 2, 276—280, 1962.
5. Некрасова Т. П. Бот. журн., т. 44, 7, 975—78, 1959.
6. Правдин Л. Ф., Щербина К. Г. Тр. Ин-та леса и древесины Сибир. отд. АН СССР, т. 50, 1961.
7. Судьина Е. Г. Образование и накопление хлорофилла в зависимости от активности хлорофилла. Автореф. дисс. Одесса, 1958.
8. Хагер. *Planta*, 49, 5; 957. По РЖ Биология, 8, 1958.
9. Mohl H., *Flora (Ger.)*: 673—702, 705—716; 1837.
10. Engler, A., *Mitt. Schweiz. Zentral. forstl. versuchsw.* 10, 183—386; 1913.
11. Herhold, H. D., *Silvae Genetica*, 8, h. 4, 113—123; 1959.
12. Herhold, H. D., *For. Sci.*, v. 5, 4, 333—343; 1959a.
13. Hecskaylo, Y., and Goslin W. E. Реферат в *For. Abstr.* v. 21, 2, 1960.
14. Vaartaya, O. *Canad. Jour. of Botany*, v. 32, 3; 392—399; 1954.
15. Wettstein-Westerheim W., und Grüll, *Huitieme intern. congr. de botanique. Paris. 1954.*

С. М. МИНАСЯН, Д. М. БЕКИРСКИ

НОВЫЙ СПОСОБ БИОХИМИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ И ОДНОВОЗРАСТНЫХ КОЛЬЧАТОК ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР

Результаты химического анализа растительного сырья выражаются в процентах, в пересчете на один грамм абсолютно сухой массы и на тот или другой орган (почка, семя, плод, корень и единица листовой поверхности).

В опытах с плодовыми деревьями, когда последние дают больше урожая и находятся в лучшем физиологическом состоянии по сравнению с контролем, процентное содержание химических соединений однолетних побегов не коррелируется с состоянием дерева. Чтобы характеризовать дерево по химическому составу однолетних побегов, мы проводили в этом направлении ряд исследований.

Наши исследования показали, что между количественным содержанием химических соединений побегов и почек существует прямая связь. На основании этого сделан вывод, что относительно правильным методом оценки содержания химических соединений в однолетних побегах и одновозрастных кольчатках плодовых пород является пересчет количества химических компонентов на число почек во взятых для анализа материалов или кольчаток. Сделанный нами на большом экспериментальном материале вывод подтверждается также и тем положением, что почки, как биологическая единица, для своего роста и развития требуют определенного количества необходимых химических соединений и только та почка (вегетативная или генеративная) может успешно развиваться, которая имеет в своем распоряжении их необходимое количество.

Обработка данных анализов производилась следующим образом. В средней пробе однолетних побегов устанавливалось суммарное количество почек и определялся их абсолютно сухой вес, в случае кольчаток—их количество и вес. Результаты анализа содержания химических соединений подсчитывались в процентах и абсолютных количествах на числа почек или кольчаток.

Исследовались однолетние побеги деревьев контрольных и опытных вариантов вишни, сливы и абрикоса, а также однолетние побеги и одновозрастные кольчатки яблони.

Однолетние побеги и кольчатки исследовались в годичном цикле развития в три срока: летом, в период остановки роста, осенью, перед листопадом и весной перед распусканием почек. Исследования проводились в двух повторностях и выводились средние данные.

Во избежание загромождения статьи таблицами приводим средние данные анализа по одному сорту каждой культуры.

В табл. 1 и 2 приводятся результаты анализа двух вариантов опыта по вишне (сорт Анадольская) и сливы (сорт Анна Шпет): контроль—

Таблица 1

Химический состав однолетних побегов сливы сорта Анна-Шпет в опытах с обрезкой в годичном цикле развития (на сухой вес)

Показатели	Год	Дата анализа	В процентах			В г на 100 почек		
			контроль	комплексная обрезка	разница	контроль	комплексная обрезка	разница в %
Сухие вещества	1957	19/VI	36,67	36,1	-0,66	10,8	11,6	+ 7,4
		31/X	52,41	51,98	-0,43	12,1	14,7	+21,5
	1958	13/III	50,90	51,45	-0,55	12,1	15,8	+30,6
Сумма крахмала и геми- целлюлоз	1957	19/VI	18,3	17,7	-0,60	2,0	2,8	+40,0
		31/X	24,7	21,4	-3,3	3,0	3,2	+ 6,6
	1958	13/III	16,0	14,7	-1,3	2,0	2,1	+ 5,0
Растворимые сахара	1957	19/VI	2,46	3,2	+0,74	0,27	0,51	+88,8
		31/X	2,86	3,65	+0,79	0,34	0,54	+58,8
	1958	13/III	4,27	4,45	+0,18	0,54	0,70	+29,6
Эфирорастворимые ве- щества	1957	19/VI	2,30	2,46	+0,16	0,25	0,40	+60,0
		31/X	2,49	5,06	+0,57	0,49	0,74	+51,1
	1958	13/III	5,19	4,82	-0,37	0,58	0,68	+17,2
Общий азот	1957	19/VI	1,53	1,19	-0,34	170	190	+11,7
		31/X	0,82	0,88	+0,06	100	130	+30,0
	1958	13/III	0,93	0,93	0	110	150	+36,3
Ангидрид фосфорной кислоты	1957	19/VI	0,49	0,42	-0,07	53	68	+28,3
		31/X	0,39	0,45	+0,06	45	66	+46,7
	1958	13/III	0,53	0,39	-0,14	59	61	+ 3,3

* Количество общего азота и ангидрида фосфорной кислоты в этой и последующих таблицах, приходящихся на 100 почек, выражены в мг.

обычная производственная обрезка и комплексная обрезка—умеренное укорачивание концов однолетних побегов с вырезкой сушняка, трущихся и мешающих ветвей.

По процентному содержанию химических соединений в однолетних побегах дерева контрольных вариантов незначительно отличаются от опытных вариантов. Количество химических компонентов у растений комплексной обрезки, выраженное в процентах, меньше, чем у контрольных деревьев. Те же данные в случае пересчета на единицу почек (в г на 100 почек) показывают совершенно иную картину—у растений опытного варианта химических соединений оказывается значительно больше, а по отдельным показателям на 80—100% выше по сравнению с контрольными деревьями, что вполне соответствует общему состоянию деревьев и их фактической урожайности.

Таблица 2

Химический состав однолетних побегов вишни сорта Анадольская в опытах с обрезкой в годичном цикле развития (на сухой вес)

Показатели	Год	Дата анализа	В процентах			В г на 100 почек		
			контроль	комплексная обрезка	разница	контроль	комплексная обрезка	разница в %
Сухие вещества	1957	19/VI	38,5	35,4	-3,1	5,69	9,1	+59,9
		31/X	56,0	56,2	+0,2	7,7	10,6	+37,6
	1958	13/III	47,0	49,9	+2,9	8,1	10,8	+33,3
Сумма крахмала и геми- целлюлоз	1957	19/VI	15,4	14,0	-1,4	0,88	1,27	+44,3
		31/X	22,5	21,4	-1,1	1,80	2,26	+27,7
	1958	13/III	15,8	16,1	+0,3	1,28	1,75	+36,7
Растворимые сахара	1957	19/VI	2,83	3,75	+1,12	0,16	0,32	+100,0
		31/X	4,45	3,96	-0,49	0,34	0,42	+23,5
	1958	13/III	4,55	4,53	-0,02	0,37	0,48	+29,1
Эфирорастворимые ве- щества	1957	19/VI	6,06	5,61	-0,45	0,54	0,52	+3,7
		31/X	7,07	8,73	+1,66	0,54	0,92	+70,3
	1958	13/III	6,95	6,12	-1,83	0,56	0,66	+17,8
Общий азот	1957	19/VI	1,38	4,14	-0,24	80	100	+25,0
		31/X	0,85	0,68	-0,17	70	70	0
	1958	13/III	0,96	0,84	-0,12	80	90	+12,5
Ангидрид фосфорной ки- слоты	1957	19/VI	0,56	0,35	-0,21	30	30	0
		31/X	0,44	0,38	-0,06	30	40	+33,3
	1958	13/III	0,52	0,43	-0,09	40	50	+25,0

Приведенные в табл. 1 и 2 данные подтверждают сказанное выше. Так, на одну почку в опытном варианте сливы сорта Анна Шпет приходится до 50% и более химических компонентов, чем у контрольных растений. Аналогичное явление отмечается и в отношении вишни сорта Анадольская, где процентное содержание химических компонентов в однолетних побегах у деревьев комплексной обрезки ниже, однако их абсолютное количество, приходящееся на единицу почек, значительно выше и по отдельным показателям доходит до 88%.

В табл. 3 приводятся результаты анализа однолетних побегов стареющих деревьев абрикоса сорта Еревани (Шалах) по двум вариантам обрезки, контроль—обычная производственная обрезка и обрезка на 4—5-летнюю древесину.

Процентное содержание химических соединений в однолетних побегах деревьев обрезки на 4—5-летнюю древесину отклоняется в сторону уменьшения, а их количественное содержание, наоборот, повышается и иногда доходит до 100% и более.

Полученные данные свидетельствуют о том, что деревья в варианте обрезки на 4—5-летнюю древесину находятся в лучших условиях произрастания.

Таблица 3

Химический состав однолетних побегов абрикоса сорта Ереван в опытах с обрезкой в годичном цикле развития (на сухой вес)

Показатели	Год	Дата анализа	В процентах			В г на 100 почек		
			контроль	комплексная обрезка	разница	контроль	комплексная обрезка	разница в %
Сухие вещества	1957	27/VI	46,74	43,96	-2,78	5,74	10,33	+80
		1/XI	51,04	53,62	+2,58	4,71	8,43	+79,0
	1958	13/III	46,88	48,06	+1,18	5,58	7,86	+38,3
Сумма крахмала и геми- целлюлоз	1957	27/VI	15,80	15,68	-0,12	0,91	1,62	+78,0
		1/XI	18,79	20,70	+1,91	0,88	1,85	+110,2
	1958	13/III	15,05	14,46	-0,59	0,83	1,14	+37,3
Растворимые сахара	1957	27/VI	2,39	2,03	-0,36	0,19	0,21	+15,7
		1/XI	3,45	3,27	-0,18	0,16	0,28	+75,0
	1958	13/III	3,95	3,75	-0,20	0,23	0,30	+30,4
Эфирорастворимые ве- щества	1957	27/VI	3,27	5,61	+2,34	0,19	0,58	+205,2
		1/XI	4,99	5,71	+0,72	0,23	0,48	+108,0
	1958	13/III	3,98	3,00	-0,98	0,23	0,24	+4,3
Общий азот	1957	27/VI	0,99	0,92	-0,07	57	95	+64,9
		1/XI	1,07	0,94	-0,13	51	79	+54,9
	1958	13/III	0,94	1,01	+0,07	53	78	+47,1
Ангидрид фосфорной ки- слоты	1957	27/VI	0,43	0,49	+0,06	24	51	+112,5
		1/XI	0,43	0,36	-0,07	21	30	+38,1
	1958	13/III	0,55	0,51	-0,04	30	40	+33,3

В табл. 4—5 приводятся результаты анализа многолетней (кольчаток) и однолетней древесины яблони сорта Пармен золотой зимний на содержание химических соединений контрольного и удобренного вариантов.

Отсутствие корреляций между состоянием дерева и процентным содержанием химических соединений однолетних побегов и кольчаток объясняется тем, что процентное выражение показывает, какое количество их находится в 100 граммах, без учета того, какое количество точек роста и кольчаток они будут снабжать.

В противоположность этому подсчитанное на единицу почек и кольчаток количество химических соединений указывает на степень обеспеченности почек и кольчаток деревьев контрольных и опытных вариантов питательными веществами.

Поэтому для характеристики однолетних побегов и одновозрастных кольчаток в агротехнических опытах с плодовыми культурами, взамен исчисления процентного содержания химических веществ необходимо учитывать их количественный показатель, подсчитанный на число почек и кольчаток.

Таблица 4

Химический состав одновозрастных кольчаток яблони сорта Пармен зимний золотой в опытах с удобрением в годичном цикле развития (на сухой вес)

Показатели	Год	Дата анализа	В процентах			В г на 10 кольчаток		
			контроль	удобрений	разница	контроль	удобрений	разница в %
Сухие вещества	1957	5/VII	58,8	59,74	+1,06	85,0	120,0	+42,3
		29/XI	59,8	58,29	-1,51	137,6	129,7	+45,2
	1958	28/IV	55,1	55,05	-0,05	132,4	147,0	+11,0
Сумма крахмала и гемицеллюлоз	1957	5/VII	14,6	15,7	+1,1	12,9	18,7	+44,6
		29/XI	14,2	13,15	-1,05	19,6	26,3	+34,4
	1958	28/IV	13,9	15,3	+1,4	18,5	22,4	+21,1
Растворимые сахара	1957	5/VII	5,18	5,83	-6,65	4,49	6,78	+51,0
		29/XI	6,87	8,06	+1,19	9,43	16,08	+70,5
	1958	28/IV	4,68	5,05	+0,37	6,39	7,39	+16,3
Эфирорастворимые вещества	1957	5/VII	1,30	1,08	-0,28	1,56	1,20	+23,0
		29/XI	6,44	6,80	+0,36	8,96	13,59	+51,7
	1958	28/IV	3,95	4,64	+0,69	5,23	6,76	+29,2
Общий азот	1957	5/VII	1,30	0,79	-0,51	900	960	+ 8,4
		29/XI	0,75	0,72	-0,03	1030	1440	+39,8
	1958	28/IV	0,97	1,01	+0,04	1290	1470	+ 9,2
Ангидрид фосфорной кислоты	1957	5/VII	0,35	0,26	+0,01	290	447	+51,7
		29/XI	0,35	0,39	+0,04	480	777	+60,4
	1958	28/IV	0,26	0,29	+0,03	350	420	+20,0

В ы в о д ы

На основании изложенного мы приходим к следующему:

1. Повышение урожайности, улучшение общего состояния дерева, достигнутое в результате того или иного агротехнического мероприятия, не выявляется в процентном содержании химических веществ в однолетней и многолетней древесине.

2. Существует определенная связь между количественным содержанием пластических веществ однолетних побегов и количеством почек, находящихся на этих побегах.

3. При характеристике химического состава однолетних побегов и кольчаток плодовых культур необходимо учесть количественное содержание пластических веществ в пересчете на единицу почек и кольчаток.

Таблица 5

Химический состав однолетних побегов яблони сорта Пармен зимний золотой в опытах с удобрением в годичном цикле развития (на сухой вес)

Показатели	Год	Дата анализа	В процентах			В г 100 почек		
			контроль	удобрений	разница	контроль	удобрений	разница в %
Сухие вещества	1957	5/VII	53,4	50,1	-3,3	4,7	7,1	+51,0
		29/XI	59,3	57,9	-1,4	5,2	8,2	+57,6
	1958	28/IV	—	—	—	—	—	—
Сумма крахмала и гемицеллюлоз	1957	5/VII	—	—	—	—	—	—
		29/XI	18,5	18,6	+0,1	1,12	1,78	+58,9
	1958	28/IV	15,8	16,9	+1,1	1,35	1,63	+20,7
Растворимые сахара	1957	5/VII	3,39	3,84	+0,45	0,16	0,37	+131,2
		29/XI	3,47	6,04	+3,37	0,21	0,58	+176,1
	1958	28/IV	4,68	6,78	+1,90	0,40	0,65	+62,5
Эфирорастворимые вещества	1957	5/VII	3,31	4,10	+0,79	0,16	0,30	+81,2
		29/XI	5,37	4,28	-1,09	0,26	0,31	+19,2
	1958	28/IV	8,49	8,10	-0,39	0,96	1,15	+19,7
Общий азот	1957	5/VII	1,11	1,18	+0,07	51	114	+123,5
		29/XI	0,66	0,81	+0,15	41	78	+90,2
	1958	28/IV	1,20	0,99	-0,21	102	95	-6,8
Ангидрид фосфорной кислоты	1957	5/VII	0,52	0,49	+0,03	25	35	+4
		29/XI	0,46	0,52	+0,06	23	42	+82,6
	1958	28/IV	0,48	0,45	-0,03	34	44	+29,4

Институт виноградарства, виноделия и плодоводства
Министерства производства и заготовок
с/х продуктов АрмССР

Поступило 10.III 1962 г.

Ս. Մ. ՄԻՆԱՅԱՆ, Գ. Մ. ԲԵԿԻՐՍԿԻ

**ՊՏՂԱՏՈՒ ԾԱՌԵՐԻ ԷԻԶՆՈՒՈՒԳԻԱԿԱՆ ՎԻՃԱԿԻ
ԲԻՈՔԻՄԻԱԿԱՆ ԳՆԱՀԱՏՄԱՆ ՆՈՐ ՄԻՋՈՑ**

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Մեր կատարած քիմիական հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ միամյա շվերում պարունակվող պլաստիկ նյութերի քանակների ու նրանց վրա գրտնրվող բողբոջների միջև գոյություն ունի որոշակի կապ: Հենց դրանով էլ պետք է բացատրել այն հանգամանքը, որ միամյա շվերի և օղանիստների քիմիական միացությունների տոկոսային պարունակությունը չի կոռելյացվում ծառերի վիճակի և նրանց բերքատվության հետ:

Հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ պտղատու կուլտուրաների վիճակը ճիշտ է գնահատվում, երբ նրանց միամյա շվերում և օղակներում գրտնրվող քիմիական նյութերն արտահայտվում են բացարձակ քանակներով՝ միամյա շվերի դեպքում այն հաշված նրանց վրա գտնվող մեկ բողբոջին, իսկ օղանիստների դեպքում՝ մեկ օղանիստին ընկնող քիմիական միացությունների քանակներով:

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

А. М. БАРСЕГЯН

НОВАЯ ДЛЯ ФЛОРЫ КАВКАЗА ОСОКА
CAREX CYPEROIDES MURR.

Проводившееся автором за последние годы геоботаническое изучение водно-болотной растительности Армении дало возможность обнаружить много новых и редких растений. Часть этих материалов уже опубликована [1, 2, 3]. Не лишено также интереса опубликование еще одного нового для флоры Кавказа болотного растения, нахождение которого в Армении имеет большое ботанико-географическое значение.

Осока сытевидная (*Carex cyperoides* Murr.) принадлежит к числу редких видов осок флоры СССР. До сих пор она приводилась для Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии. Будучи весьма редким для Европы и Азии, это растение является одним из обычных обитателей озер

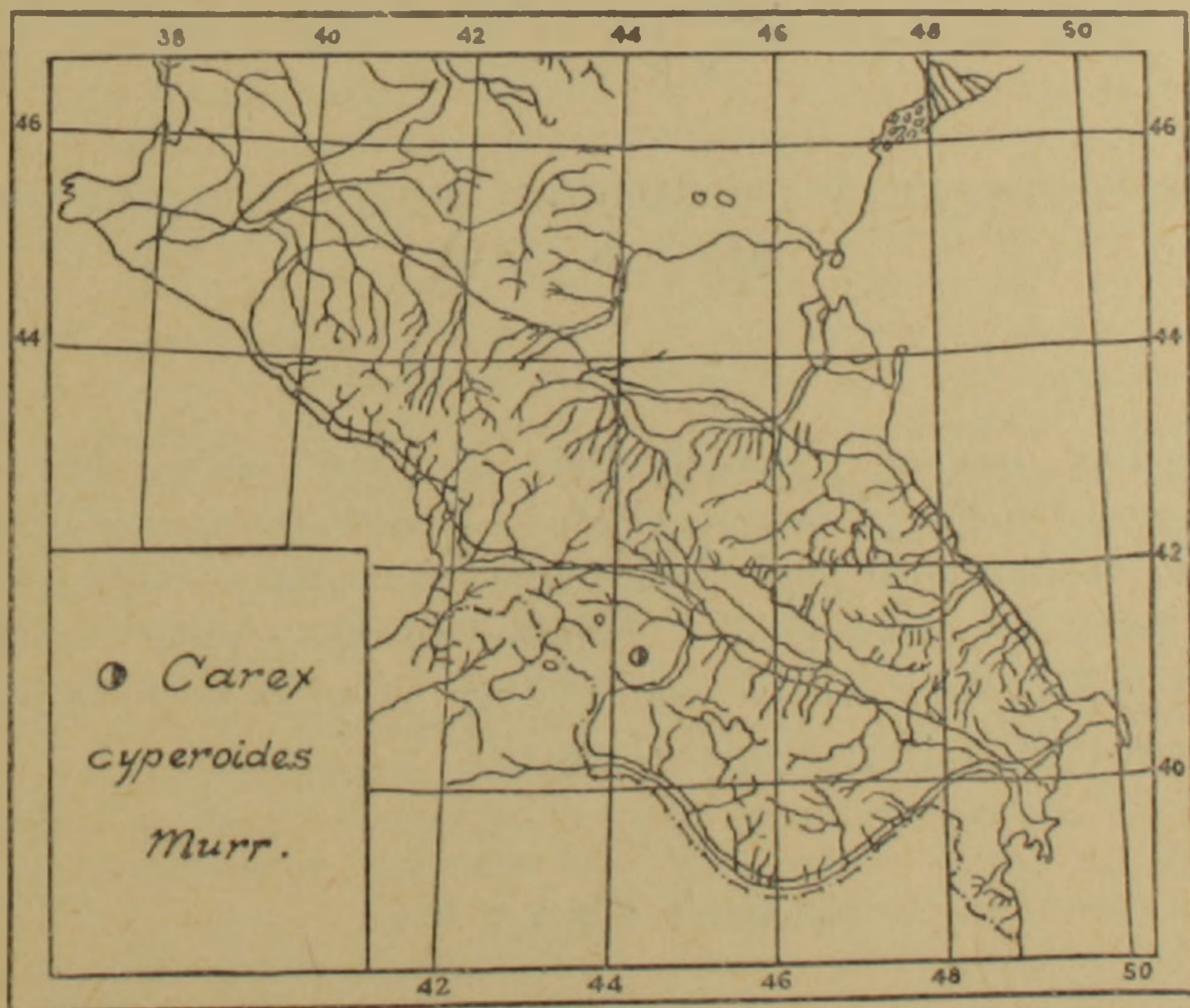


Рис. 1. Местонахождение *Carex cyperoides* Murr. в пределах Кавказа.

Лорийской нагорной равнины. Так, *C. cyperoides* нами неоднократно был собран в прибрежных мелководных частях озера Жангот-гел, Калининского района, а также в Степанаванском районе, в урочище Оран-Лори у озера Круглое.

В указанных местообитаниях *C. cyperoides* показывает большую жизнеспособность, высокую приспособляемость и обильную семенную продукцию, что, в свою очередь, способствует образованию обширных зарослей, особенно при понижении уровня озера. Однако осока сытевидная встречается редко на болотах и не является постоянным элементом осоковых болот.

Таким образом, нашей находкой этого своеобразного вида подрода *Vigneae* (Beauv.) Kirsch., секции *Cyperoideae* Koch. emend Egor. установлено новое местонахождение на Кавказе (рис. 1) и тем самым значительно расширен ареал распространения его на юго-запад СССР.

По А. А. Гроссгейму [4], бореальные элементы Кавказ получал неоднократно в течение всего третичного периода и проникали они на Кавказ различными путями, преимущественно прямым, северным. В отношении *C. cyperoides* высказывание А. А. Гроссгейма вряд ли применимо, так как до последнего времени Лорийская нагорная равнина была свободна от этого растения (А. Л. Тахтаджян [6]).

Анализируя причины проникновения этого растения на Кавказ, мы пришли к выводу, что гораздо вероятнее предположить, что *C. cyperoides* распространился в результате заноса водно-болотными птицами.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 4.I 1962 г

Ա. Մ. ԲԱՐՍԵԳՅԱՆ

ՆՈՐ ԲՈՇԽ (CAREX CYPEROIDES MURR.) ԱՆԻՐԿՈՎԿԱՍԻ
ՅԼՈՐԱՅԻ ՀԱՄԱՐ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոգիածում տրվում է Անդրկովկասի Քլորայի համար նոր մի բույսի (*Carex cyperoides* Murr.) հայտնաբերման և աշխարհագրական տարածման նկարագրի: Կնյունանման բոշխը (*C. cyperoides* Murr.) հայտնի է Կալինինոյի շրջանի «Ժանգոտ-լիճ» և Ստեփանավանի շրջանի «Օրան-լորի» լճակներից: Ենթադրվում է, որ այս տեսակը Լոռու նախալեռնային հարթավայրում տարածվել է թռչունների միջոցով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Барсегян А. М. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. н.), т. 10, 12.
2. Барсегян А. М. Бот. журн., т. 44, 4, 1959.
3. Барсегян А. М. Изв. АН АрмССР, XV, 2, 1962.
4. Гроссгейм А. А. Сбор. «Президенту АН СССР В. Л. Комарову», Изд. АН СССР, 1939.
5. Егорова Т. В. Автореферат канд. дисс. Л, 1959.
6. Тахтаджян А. Л. Тр. биол. инст. Арм. фил. АН СССР, в. 1, 1939.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Л. С. ГАМБАРЯН «ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ
ДВИГАТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА», МЕДГИЗ, 1962 г.

Двигательный акт вот уже более столетия привлекает к себе пристальное внимание как физиологов, так и клиницистов. Со времени введения И. П. Павловым понятия о двигательном анализаторе и установления основных закономерностей его функционирования накоплен огромный эмпирический материал, характеризующий морфо-физиологическую структуру двигательного анализатора, а также его роль в сложных поведенческих реакциях организма. Однако в последнее время почти не имеется крупных монографических обобщений, посвященных этой проблеме. Вот почему выход в свет монографии Л. С. Гамбаряна «Вопросы физиологии двигательного анализатора» нельзя не приветствовать.

Книга Л. С. Гамбаряна представляет собой итог многолетних экспериментальных исследований, в которой автор представил обширный фактический материал, полученный в результате последовательного изучения основных звеньев двигательного анализатора (проводящие пути, мозжечок, двигательные области коры). В работе был использован метод условных рефлексов в сочетании с различными оперативными вмешательствами, главным образом на центральной нервной системе, а также электрофизиологическая методика. В результате сопоставления собственного экспериментального материала с литературными данными Л. С. Гамбаряна приходит к формулировке ряда весьма существенных теоретических положений.

Критически рассматривая различные методики образования у собак электрооборонительных условных рефлексов, автор рецензируемой монографии, исходя из общепсихологических представлений, справедливо привлекает внимание читателей к методике, предложенной в 1927 г. В. П. Петропавловским, обеспечивающей наиболее адекватное приспособление животного к экспери-

ментальным условиям. Им вводятся также оригинальные варианты этой методики. В опытах В. П. Петропавловского, а затем и в экспериментах Л. С. Гамбаряна собака, совершая условнорефлекторное движение, устраняет действие оборонительного раздражителя. Следует подчеркнуть, что в последнее время основная идея этой методики («принцип Петропавловского») находит все большее применение в практике сравнительно-физиологических исследований. Положительным моментом является также применение полиэффекторной регистрации условного электрооборонительного рефлекса.

Подробно рассмотрев механизмы формирования двигательных условных рефлексов по различным вегетативным и соматическим показателям, автор приходит к выводу о полианализаторном их обеспечении. Тем самым подтверждается мысль И. П. Павлова о произвольных движениях как о результате «суммарной деятельности коры». Л. С. Гамбаряна полагает, что процесс выработки условного рефлекса основан «на образовании сложного комплекса взаимодействующих нейронных связей, функционально объединяющих различные анализаторы или их элементы» (стр. 197). При этом важно, что удельное значение каждого анализатора в обеспечении условной двигательной реакции определяется стадией становления движений и их сложностью. Высокая динамичность и вариабильность двигательных актов, по мнению автора, обеспечивается механизмом коркового адаптивного доминирования (переключения) в единстве с механизмом временных связей.

Рассматривая вопрос об анатомической основе условных двигательных рефлексов, Л. С. Гамбаряна показал, что роль центрального отдела двигательного анализатора (сигмовидных извилин коры) различна в осуществлении двигательных реакций разной степени сложности. Этим са-

мым удастся в какой-то степени примерить противоречия, имеющиеся в литературе по данному вопросу. Сопоставляя свои данные с литературным материалом, Л. С. Гамбарян приходит к важному предположению, что замыкание временных связей происходит как по системе «кора-кора», так и по системе «кора-подкорка-кора». Одно из доказательств образования «корково-подкорково-корковых» связей автор усматривает и возможности образования временных связей у животных с перерезанным мозолистым телом. Таким образом, сложная нейродинамическая структура межцентральных взаимоотношений, обеспечивающая осуществление двигательного акта, является результатом совместного функционирования коры обоих полушарий и подкорковых образований мозга. Каждому из этих уровней присуща специфическая роль в целостной структуре двигательного акта.

Система центральной интеграции двигательных актов включает как обязательное звено, помимо рассмотренных компонентов, мозжечок с его многочисленными афферентными и эфферентными связями. Опыты автора с экстирпацией мозжечка у собак позволили установить нарушение нормальной динамики образования тонических электрооборонительных условных рефлексов. Эти данные в последнее время были подтверждены в экспериментальных исследованиях других авторов (Фанарджян, Маркарян и др.). Удаление мозжечка в комбинации с ампутацией конечностей или разрушением лабиринтов дают автору основание рассматривать мозжечок как звено центрального отдела двигательного анализатора, где осуществляется анализ и синтез проприоцептивной информации.

Углубленное изучение согласованной работы больших полушарий и мозжечка с неизбежностью поставило вопрос об оценке роли проводящих систем двигательного анализатора.

Многочисленные и тонко выполненные эксперименты с высокой перерезкой задних столбов спинного мозга или их удалением в сочетании с различными формами ампутации конечностей или экстирпацией мозжечка и сигмовидных извилин позволили автору обосновать концепцию о дополнительных путях проприоцептивной сигнали-

зации. Электрофизиологические исследования подтвердили представление о наличии окольных проприоцептивных путей, которые, по мнению автора, находятся в боковых и передних столбах спинного мозга. Их функциональная роль настолько велика, что в случае повреждения задних столбов они могут обеспечивать полноценную информацию о состоянии мышечной системы организма. Нельзя не отметить большое значение этих фактов для клиники.

Синтезируя собственный и литературный материал, автор в конце монографии дает обобщающую схему двигательного анализатора, включая в нее проводящие пути (в том числе и окольные), мозжечок, образования ствола мозга и ближайшей подкорки (в том числе и ретикулярную форму) и кору больших полушарий.

Рассмотрение структуры двигательного анализатора позволило Л. С. Гамбаряну прийти к важному обобщению, согласно которому строго разграничиваются понятия «локализация анализатора», имеющего анатомически очередную структуру, и понятие «локализация функции», являющейся продуктом динамического объединения комплекса анализаторов и обеспечивающейся сложно разветвленной анатомической системой.

Указанные теоретические обобщения, хотя и с неизбежностью вытекают из общего направления исследований лабораторий, в которых выполнялась данная работа (лаборатория проф. Э. Ш. Айрапетьянца и лаборатория проф. П. К. Анохина), однако являются оригинальными и имеют самостоятельный научный интерес.

Книга Л. С. Гамбаряна написана понятным, легким и простым языком. Автор умело сочетает оригинально задуманный эксперимент с тонкостью его исполнения и широким теоретическим осмысливанием.

В целом монография Л. С. Гамбаряна — глубокое и последовательное исследование, которое является серьезным вкладом в разработку проблемы двигательного анализатора.

Имеются все основания считать, что книга будет благопринято принята специалистами разных областей — физиологами высшей нервной деятельности, нейрофизиологами, нейрохирургами и врачами.

Кандидаты биологических наук А. С. Батуев и В. Л. Бианки.

гор. Ленинград.

Поступило 5.VI 1962 г.