

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Հ Ա Տ Ո Ր

XX

Т О М

Հայաստանի կենսաբ. ինստիտ, 33, 1145—1247
Биолог. ж. Армении, 33, 1145—1247

1967

М. Е. ТЕР-МИНАСЯН

ЖУКИ-ДОЛГОНОСИКИ РОДА *LIXUS* F. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) В ФАУНЕ КAVKAZA

Обширное семейство отряда жесткокрылых, жуки-долгоносики, объединяет целый ряд подсемейств, для представителей которых характерна сложнейшая биологическая специализация. Эта специализация проявляется в приспособлениях к определенным экологическим условиям жизни видов как по линии морфологических особенностей, так и связей с вполне определенными группами кормовых растений. В пределах семейства Curculionidae эти связи очень широки. Имеются данные о питании и развитии долгоносиков на видах более чем 100 семейств растений [38]. Особенно много видов долгоносиков развивается за счет растений из семейств сложноцветных, маревых, зонтичных, крестоцветных, бобовых, розоцветных. Почти все части растения подвергаются нападению различных видов долгоносиков как в личиночной, так и во взрослой фазах, причем вредить могут обе фазы. Дикорастущие виды растений часто служат резервуариями для размножения вредных видов, переходящих с них на культурные растения из тех же семейств. За последнее время делаются попытки использования некоторых видов долгоносиков для подавления их кормовых растений, являющихся сорняками.

Фауна жуков долгоносиков Кавказа по предварительным подсчетам объединяет около 1300 видов, причем эту цифру нельзя считать исчерпывающей. Многие районы Кавказа изучены весьма недостаточно, с другой стороны, явно недостаточно разработана систематика целых подсемейств и родов долгоносиков, что вносит значительные трудности в определение состава фауны Кавказа.

Для мировой фауны подсемейства Cleopinae, в состав которого входит и род *Lixus* F., Чики [30] указывает 1208 видов. В вышедшей позднее литературе эта цифра возросла еще на несколько десятков видов. Около 450 видов Cleopinae известны для фауны СССР. Это — жители открытых пространств, распространенные главным образом в степях и пустынях Палеарктики. Наиболее излюбленными кормовыми растениями их являются маревые и сложноцветные. Поэтому ряд видов Cleopinae является серьезными вредителями важнейших сельскохозяйственных культур, в первую очередь, свеклы.

Виды рода *Lixus* F. обзору кавказских представителей которых посвящена настоящая работа, жуки с узкой или продолговато-овальной формой тела, иногда с удлинненными, вытянутыми за брюшко острыми вершинами надкрылий. Крылья обычно хорошо развиты, с полным жил-

кованием; лапки с губчатыми подошвами, приспособленными к лазанию по растениям. При жизни жуки покрыты желтой или красновато-коричневой пылью. Все развитие видов *Lixus* происходит в стеблях кормовых растений, куда перезимовавшая, обычно, самка весной откладывает яйца.

По кормовым связям виды *Lixus* обнаруживают большее по сравнению с другими *Cleopinae* разнообразие. Они известны с растений из семейств: *Amarillidaceae*, *Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cheporodiaceae*, *Portulacaceae*, *Capparidaceae*, *Cruciferae*, *Saxifragaceae*, *Papilionaceae*, *Geraniaceae*, *Polygonaceae*, *Malvaceae*, *Umbelliferae*, *Scrophulariaceae*, *Compositae*.

Род *Lixus* представлен во всех зоогеографических областях. По-видимому, это наиболее древний род в подсемействе *Cleopinae*.

Данные о распространении видов рода *Lixus* по зоогеографическим областям

Виды	Палеарктическая	Неарктическая	Эфиопская	Индомалайская	Неотропическая	Австралийская	Всего
<i>Lixus</i> F.	160	79	142	28	81	17	507

По этой таблице видно, что наиболее богата видами *Lixus* Палеарктическая область (160 видов), следующие за ней места занимают Эфиопская (142 вида), Неотропическая (81 вид) и Неарктическая (79 видов) области. Индо-Малайская (28 видов) и Австралийская (17 видов) области не богаты представителями рода *Lixus*.

В фауне СССР известно более 100 видов рода *Lixus*.

Определение видов *Lixus* Кавказа может быть проведено по трудам Петри [44], Гофмана [38], Лукьяновича [40], Тер-Минасян [22]. На Кавказе род *Lixus* представлен следующими видами. Данные по виду включают после латинского названия вида цитату его первоописания, сведения по биологии (где имеются соответствующие наблюдения) и общие данные по географическому распространению.

1. *Lixus meles* Bohemann [28].

Азербайджан (Нахичеванская АССР, Кировабад).

2. *L. subulatus* Faust [35].

Долина Аракса, Муганская степь; Средняя Азия.

3. *L. kraatzi* Saviomont [29].

По Токгаеву и Непесовой [24] развивается в галлах на побегах черного саксаула.

Азербайджан (Муганская степь, Зувант), Армения (Эчмиадзин); юг европейской части СССР, Средняя Азия.

4. *L. paraplecticus* Linné [40].

Личинка развивается в стеблях различных зонтичных. Данные о

биологии и вреде приведены у Лукьяновича и Рейхардта [11], Зорауера [50], Шерфа [51].

Кавказ; европейская часть СССР, Якутия, Амурская область, Приморский край. Малая Азия, Иран.

5. *L. caucasicus* Petri [44].

Кавказ.

6. *L. canescens* Fisher-Waldheim [25].

На *Strambe maritima*, Кавказ; юг европейской части СССР, Крым.

7. *L. iridis* Olivier [42]. Капустный фращник.

По Пьеру [45] личинка в стеблях зонтичных, в том числе и культурных.

Кавказ; европейская часть СССР, Средняя Азия, Сибирь, Якутия, Западная Европа, Иран.

8. *L. nordmanni* Hochhut [5].

Кавказ.

9. *L. christophi* Faust [36].

Армения (Севан).

10. *L. myagri* Olivier [42].

Биология изучена Романовой [15], Урбаном [53], Добровольским [6], Самедовым [18], Шерфом [51]. Личинка развивается в корнях капусты, а также в стеблях крестоцветных (*Sysimbrium*). Жук отмечен также на чертополохе.

Армения (долина Аракса); европейская часть СССР на север до Воронежа, зап. Казахстан. Средняя и южная Европа.

11. *L. punctirostris* Bohemann [28].

Кормовое растение *Berteroa incana*. На южной Украине найден в канавках вокруг свекловичных плантаций.

Северный Кавказ; юг и юго-восток европейской части СССР. Венгрия, Югославия.

12. *L. subtilis* Bohemann [28].

Свекловичный стеблеед.

Вредит сахарной свекле, жуки объедают листья и стебли, личинка повреждает высадки [3, 7, 10, 12, 15, 16, 48, 51].

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия. Средняя Европа, Сирия.

13. *L. incanescens* Bohemann [28].

В Средней Азии отмечен как вредитель свеклы. Указан также на других маревых, в частности, на *Salsola kali*, Suaeda [1, 4, 19, 26].

Кавказ; юг и юго-восток европейской части СССР, Средняя Азия. Иран, Турция.

14. *L. baculiformis* Petri [43].

На солянках (*Eurotia*, *Halocnemum*).

Кавказ; средний и южный Казахстан.

15. *L. salsolae* Becker [2].

В качестве кормовых растений указаны *Salsola kali* и *Kochia prostrata*.

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия.

16. *L. sinuatus* Motschulsky [13].

Бруннер [4] отмечает как вредителя сахарной свеклы в Средней Азии.

Кавказ; юго-восток европейской части, Средняя Азия. Балканский п-ов.

17. *kulzeri* Zumpt [55].

Армения (Фонтан).

18. *L. curtirostris* Tournier [52].

Кавказ (Ленкорань). Ирак.

19. *L. sanguineus* Rossi [49].

Развивается в стеблях сложноцветных. Отмечен также на горчице.

Кавказ; юг европейской части СССР. Степная зона Европы.

20. *L. elegantulus* Bohemann [28].

На видах *Carduus*.

Кавказ (Грузия, Азербайджан). Восточное Средиземноморье.

21. *L. convexicollis* Petri [43].

Кавказ (Армения). Сирия.

22. *L. colchicus* Petri [43].

Кавказ (долина Аракса). Сирия.

23. *L. furcatus* Olivier [42].

В Армении личинка развивается в стеблях *Prangos ferulacea*.

Кавказ (северный Кавказ, долина Аракса, Севан); юг европейской части СССР. Малая Азия, Сирия, Алжир.

24. *L. obesus* Petri [43].

В Армении развивается в стеблях *Prangos ferulacea* [21].

Кавказ (долина Аракса, Севан, Коджоры, Ленкорань). Северо-западная Турция.

25. *L. albopictus* Reitter [47].

Кавказ (долина Аракса, Ереван).

26. *L. cylindricus* Linné [40].

Указан на зонтичных [38, 51, 54].

Кавказ; средняя и южная полоса европейской части СССР. Малая Азия, Иран.

27. *L. eversmanni* Hochhut [5].

Армения.

28. *L. motacilla* Bohemann [28].

Кавказ (долина Аракса, Баку).

29. *L. farinifer* Reitter [47].

Кавказ (долина Аракса).

30. *L. excelsus* Faust [35].

Кавказ (долина Аракса, Ереван); Туркмения. Иран.

31. *L. linnei* Faust [33].

Указан как вредитель крестоцветных в Азербайджане [18].

Кавказ; средняя и южная полоса европейской части СССР, западная Сибирь, Средняя Азия. Средняя и южная Европа.

32. *L. apfelbeki* Petri [43].

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия, Венгрия, Балканский п-ов.

33. *L. ascanii* Linné [40], белополосатый ликсус, свекловичный стеблеед.

Вредит посадкам капусты, горчицы, редиса. Отмечен на *Sisymbrium*, *Erysimum*, лебеде. Личинка развивается в стеблях [3, 10, 15, 51].

Кавказ; средняя и южная полоса европейской части СССР, Средняя Азия. Средняя и южная Европа, северная Африка, Иран.

34. *L. astrachanicus* Faust [32].

Кавказ (Ереван); Туркмения, южный Казахстан. Египет.

35. *L. tigrinus* Reitter [46].

Кавказ (долина Аракса), Средняя Азия. Сев.-вост. Турция.

36. *L. circumcinctus* Bohemann [28].

В Армении на *Crambe armena* [20].

Кавказ (долина Аракса, Армения); Средняя Азия. Малая Азия, Иран.

37. *L. noctuinus* Petri [43].

Кавказ (долина Аракса, Ереван); Туркмения.

38. *L. reitteri* Faust [35].

Кавказ (долина Аракса); Туркмения.

39. *L. polylineatus* Petri [43].

Кавказ (долина Аракса, Ереван); Туркмения.

40. *L. rubicundus* Zoubkoff [8].

Отмечено питание листьями шпината и свеклы. Развивается на лебеде [4, 6].

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия. Средняя Европа, Малая Азия, Иран.

41. *L. algirus* Linné [40]. Бобовый фрячник. Бобовый стеблеед.

Личинка развивается в стеблях *Althea rosea*, *Malva silvestris*. Жук отмечен на *Carduus* и *Atriplex*. В Таджикистане жуки повреждают листья малины [9, 18, 28, 38, 51].

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия, Средняя и южная Европа, Средиземноморье, Малая Азия.

42. *L. speciosus* Miller [41].

Кавказ (Нагорный Карабах). Сирия, Палестина, Кипр.

43. *L. heydeni* Faust [35].

Кавказ.

44. *L. bardanae* Fabricius [31].

Личинка развивается в стеблях различных щавелей. Отмечено также повреждение жуками *Laserpitium gallicum* [10, 18, 51, 53].

Кавказ; вся степная зона Палеарктики, Средняя Азия. Средняя и южная Европа, Малая Азия.

45. *L. vilis* Rossi [49].

Личинка развивается в корневой шейке *Erodium cicuticosum* [38].

Кавказ. Южная и юго-восточная Европа, Малая Азия, северная Африка.

46. *L. malatianus* Faust [34].

Армения (найден С. М. Хнзоряном). Ирак.

47. *L. salicorniae* Faust [33].

На *Salicornia*.

Кавказ; Средняя Азия.

48. *L. punctiventris* Bohemann [28].

Развивается в стеблях сложноцветных. Повреждает люцерну, эспарцет, шадар (*Trifolium resupinatum*) [14].

Кавказ; юг европейской части СССР. Южная Европа, Средиземноморье.

49. *L. maicopicus* Ter-Minassian [23].

Северный Кавказ.

50. *L. fasciculatus* Bohemann [28].

На *Atriplex* и *Chaenopodium*.

Северный Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия. Юго-восточная Европа.

51. *L. talyshensis* Ter-Minassian [23].

Азербайджан (Ленкорань).

52. *L. elongatus* Goeze [37].

Развивается в стеблях сложноцветных. В Туркмении отмечено развитие в стеблях кузинии [24].

Кавказ; юг европейской части СССР, Средняя Азия. Средняя и южная Европа, Средиземноморье.

53. *L. cardui* Olivier [42].

Свекольный фракчик, будяковый стеблеед. Тичинка в стеблях сложноцветных, в частности *Oporogon asantium* [4, 6, 10, 18, 24, 51].

Кавказ (широко распространен); средняя полоса и юг европейской части СССР, Средняя Азия. Средняя и южная Европа, Северная Африка, Иран.

54. *L. scolorax* Bohemann [28].

На сложноцветных.

Кавказ; юго-восток европейской части СССР. Южная Европа, Средиземноморье.

55. *L. lutescens* Carionmont [29].

Развивается в стеблях *Carduus* [20].

Кавказ (долина Аракса). Малая Азия, южная Европа.

56. *L. operculifer* Petri [43].

Кавказ.

Кавказские виды *Lixus* по типам ареалов, принятым в настоящей работе, могут быть сгруппированы следующим образом:

I. Широко распространенные палеарктические виды

1. *L.* (s. str.) *paraplecticus* L.
2. *L.* (*Eulixus*) *iridis* Ol.
3. *L.* (*Compsolixus*) *axanii* L.

II. Широко распространенные средиземноморские виды

1. *L.* (*Eulixus*) *myagri* Ol.
2. *L.* (*Eulixus*) *punctirostris* Boh.
3. *L.* (*Ortholixus*) *sanguineus* Rossi.
4. *L.* (*Ortholixus*) *elegantulus* Boh.
5. *L.* (*Callistolixus*) *furcatus* Ol.
6. *L.* (*Callistolixus*) *cylindricus* L.
7. *L.* (*Compsolixus*) *linnei* Fst.
8. *L.* (*Paralixus*) *astrachanicus* Fst.
9. *L.* (*Lixoglyptus*) *spartii* Ol.
10. *L.* (*Dilixellus*) *algirus* L.
11. *L.* (*Dilixellus*) *rubicundus* Zoubk.
12. *L.* (*Dilixellus*) *punctiventris* Boh.
13. *L.* (*Dilixellus*) *vilis* Rossi.
14. *L.* (*Dilixellus*) *fasciculatus* Boh.
15. *L.* (*Dilixellus*) *bardanae* F.
16. *L.* (*Lixochelus*) *elongatus* Goeze.
17. *L.* (*Lixochelus*) *cardui* Ol.
18. *L.* (*Lixochelus*) *scolopax* Boh.

III. Восточно-средиземноморские виды

1. *L.* (*Eulixus*) *subtilis* Sturm.
2. *L.* (*Eulixus*) *incanescens* Boh.
3. *L.* (*Ortholixus*) *curtirostris* Tourn.
4. *L.* (*Lixoglyptus*) *circumcinctus* Boh.
5. *L.* (*Dilixellus*) *speciosus* Mill.
6. *L.* (*Dilixellus*) *malatianus* Fst.
7. *L.* (*Lixochelus*) *lutescens* Cap.

IV. Кавказские эндемики

1. *L.* (*Eulixus*) *caucasicus* Petri
2. *L.* (*Eulixus*) *nordmanni* Hoch.
3. *L.* (*Eulixus*) *christophi* Fst.
4. *L.* (*Eulixus*) *baculiformis* Petri
5. *L.* (*Eulixus*) *kulzeri* Zumpt.
6. *L.* (*Ortholixus*) *colchicus* Petri
7. *L.* (*Callistolixus*) *obesus* Petri
8. *L.* (*Callistolixus*) *albopictus* Reitt.
9. *L.* (*Callistolixus*) *eversmanni* Hochh.
10. *L.* (*Callistolixus*) *motacilla* Boh.

11. *L. (Callistolixus) farinifer* Reitt.
12. *L. (Dilixellus) maicopicus* T.—M.
13. *L. (Dilixellus) talyshensis* T.—M.
14. *L. (Dilixellus) heydeni* Fst.
15. *L. (Lixochelus) operculifer* Petri

V. Ирано-туранские виды

1. *L. (Eulixus) canescens* Fisch.—W.
2. *L. (Eulixus) salsolae* Beck.
3. *L. (Eulixus) sinuatus* Motsch.
4. *L. (Compsolixus) excelsus* Fst.
5. *L. (Compsolixus) linnei* Fst.
6. *B. (Compsolixus) apfelbecki* Petri
7. *B. (Paralixus) astrachanicus* Fst.
8. *B. (Paralixus) tigrinus* Reitt.
9. *L. (Hapalixus) noctuinus* Petri.
10. *L. (Hapalixus) polylineatus* Petri
11. *L. (Dilixellus) salicorniae* F.
12. *L. (Dilixellus) bardanae* F.
13. *L. (Lixesthus) meles* Boh.
14. *L. (Phillixus) subulatus* Fst.
15. *L. (Phillixus) kraatzi* Cap.

Резюмируя итоги анализа фауны *Lixus* Кавказа, следует отметить некоторые ее особенности.

Фауна *Lixus* Кавказа включает значительное число видов (56) и имеет средиземноморский облик. В ней представлены все палеарктические подроды рода. Несколько уступая среднеазиатской фауне по числу автохтонных видов, фауна *Lixus* Кавказа значительно богаче европейской фауны.

Своеобразие изучаемой фауны подчеркивается при сравнении ее с фауной Марокко (по данным каталога Кошера [39]). Кошер приводит для Марокко всего около 30 видов; из них общими для Кавказа и Марокко являются следующие, главным образом широко распространенные в Средиземноморье виды—*L. iridis* Ol., *L. myagri* Ol., *L. furcatus* Ol., *L. ascanii* L., *L. rubicundus* Zoubk., *L. algirus* L., *L. bardanae* F., *L. vilis rossi*, *L. punctiventris* Boh., *L. elongatus* Goeze, *L. cardui* Ol., *L. scolopax* Boh., *L. lutescens* Cap.

Значительно более специфичную группу составляют виды, общие для Кавказа и Средней Азии (виды Ирано-туранской группы).

Для фауны *Lixus* Кавказа, как и других кавказских *Cleopinae*, характерно отсутствие связей с палеарктической группой *Lixus*, что объясняется прежде всего биологическим своеобразием рода — приуроченностью его видов к пустынной и степной растительности, определившей современные границы их ареалов.

Дальнейшее изучение особенностей распространения, кормовых связей и фаз развития отдельных видов *Lixus* кавказской фауны, внесет много нового в познание изучаемой группы.

Зоологический институт
АН СССР

Поступило 30.III 1967 г.

Մ. Ե. ՏԵՐ-ՄԻՆԱՍՅԱՆ

ԿՈՎԿԱՍԻ *LIXUS* F. ՅԵՂԻՆ ՊԱՏԿԱՆՈՂ ԵՐԿԱՐԱԿՆՃԻԹ
ԲՁԵՋՆԵՐԻ ՖԱՈՒՆԱՆ (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)

Ա մ փ ո փ ու մ

Ներկա հոդվածը նվիրված է *Lixus* F. ցեղի կովկասյան ֆաունայի բնութագրմանը:

Երկարակնճիթ բզեզների ընտանիքը, որին պատկանում է և *Lixus* F. ցեղը, ընդգրկում է մի շարք ենթատեսակներ, որոնց ներկայացուցիչների համար բնորոշ է բարդ կենսաբանական մասնադիտացում: Այդ մասնադիտացումը արտահայտվում է թե՛ տեսակների որոշ մորֆոլոգիական առանձնահատկություններով, ըստ նրանց էկոլոգիական պայմանների, և թե՛ միանգամայն որոշակի կերաբույսերի հետ ունեցած կապերի միջոցով:

Հայտնի են բույսերի ավելի քան 100 ընտանիքների ներկայացուցիչների կենսաբանական կապերը երկարակնճիթ բզեզների հետ: Վայրի բույսերը հաճախ ռեզերվացիա են դառնում վնասատու տեսակների համար, որոնք հետագայում անցնում են նույն ընտանիքների մշակովի տեսակների վրա:

Կովկասյան երկարակնճիթ բզեզների ֆաունան ընդգրկում է մոտ 1300 տեսակ և այդ թիվը դեռ սահման չէ, հետագա ուսումնասիրությունները դեռ կավելացնեն այն: *Lixus* F. սեռի համաշխարհային ֆաունան կազմված է մոտ 500 տեսակից, տարածված բոլոր գոտեկողմաֆիական մարզերում: Կովկասում այդ սեռը ներկայացված է ընդամենը 56 տեսակով, որոնք ըստ իրենց արիտզների խմբավորված են 5 խմբում՝ լայն տարածված պայեսարկտիկ տեսակներ, միջերկրական լայն տարածված տեսակներ, արևելյան միջերկրական տեսակներ, կովկասյան էնդեմներ, իրանա-թուրքական տեսակներ:

Lixus F. ցեղի կովկասյան ֆաունան շատ ավելի հարուստ է եվրոպական ֆաունայից, սակայն նրա էնդեմների թիվը պակաս է միջինասիական էնդեմների թվից:

Այս խմբի տարածման և կենսաբանության հետագա ուսումնասիրությունները Կովկասում նոր և հետաքրքիր տվյալներ կտան կովկասյան ֆաունայի ճանաչման համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алеева М. Н. Тр. Респ. ст. заш. раст., 1, Алма-Ата, стр. 14—43, 1953.
2. (Беккер А.) Becker A. Bull. Soc. Nat. Mosc., XL, 1 стр. 113, 1867.
3. Бельский Б. И. Сборн. в С. С. У. Сахаротреста, Киев, стр. 135—137, 1929.
4. Бруннер Ю. Н. Зоол. журн., XXIII, 6, стр. 1238, 1954.
5. (Гохгут И.) Hochgut I. H. Bull. Soc. Nat. Mosc., XX, 2, стр. 448—587, 1847.
6. Добровольский Б. В. Вредные жуки, стр. 204. Ростов н/Д, 1951.

7. Зверезомб-Зубовский Е. В. Вредители сахарной свеклы, стр. 110—141, Киев, 1957.
8. Зубков Б. (Zoubkoff B.). Bull. Soc. Nat. Mosc., VI, стр. 335, 1833.
9. Кулинич П. Н. Жуки, вредящие плодовым и орехо-плодовым культурами южного склона Гиссарского хребта. Стр. 126, Душанбе, 1965.
10. Лукьянович Ф. К. Практический определитель долгоносиков, встречающихся на свекловичных плантациях. Стр. 22—37, Киев, 1930.
11. Лукьянович Ф. К. и Рейхардт А. Н. Тр. по защ. раст. 1-ая серия, Энтомология, вып. 5, стр. 124—125, 1932.
12. Масловский Н. Н. Тр. центр. н.-и. инст. сахар. пром. 17, стр. 188—200, 1934.
13. (Мочульский В.) Motschulsky V. Bull. Soc. Nat. Mosc., XXXII, 3, стр. 137—139, 1849.
14. Рекач В. Н. и Добрецова Т. А. Тр. Закавказск. н.-и. хлопкового инст., ЗАКНИХИ, 45, стр. 181, 1935.
15. Романова В. П. Изв. Сев. Кавк. кр. ст. защ. раст., 4, стр. 235—242, 1928.
16. Савздарг Э. Э. Докл. Тимиряз. с/х. акад. III, стр. 91—94, 1946.
17. Савздарг Э. Э. Докл. Тимиряз. с/х. акад., XI, стр. 109, 1949.
18. Самедов Н. Г. Фауна и биология жуков, вредящих сельскохозяйственным культурам в Азербайджане. Баку, 248—249, 281, 1963.
19. Соснина М. А. Вредители сахарной свеклы и меры борьбы с ними в условиях Узбекистана. Стр. 10, Самарканд, 1952.
20. Тер-Минасян М. Е. Тр. Зоол. инст. АН СССР, VI, стр. 3—44, 1940.
21. Тер-Минасян М. Е. Изв. Арм. ФАН СССР (II), I, стр. 93—99, 1943.
22. Тер-Минасян М. Е. Зоол. сборн. Зоол. инст. АН АрмССР, IV, стр. 71—96, 1946.
23. Тер-Минасян М. Е. Энт. обозр., XV, 1, стр. 150—151, 1966.
24. Токгаев Т. и Непесова М. Изв. АН Туркмен. ССР, сер. биол., стр. 1—53.
25. (Фишер Г.). Fischer de Waldheim. Bull. Soc. Nat. Mosc., VIII, стр. 160—164, 1835.
26. Яхонтов В. В. Вредители сельскохозяйственных растений и продуктов Средней Азии и борьба с ними. Стр. 408, Ташкент, 1953.
27. Bodenheimer F. S. Zeitschr. angew. Ent. 13, стр. 477—482, 1928.
28. Bohemann C. H. Genera et Species Curculionidum, III, 1, стр. 23, 1836, 1843.
29. Carionnot G. Ann. Soc. Ent. France (5), стр. 49—73, 234—506, 1874.
30. Csiki E. Coleopterorum Catalogus W. Junk—S. Schenkling, 134, стр. 1—152, Berlin, 1934.
31. Fabricius I. Species Insectorum, 1, стр. 164, 1781.
32. Faust I. Deutsch. Ent. Zeitschr. XXVII, 2, стр. 193—207, 1883.
33. Faust I. Hor. Soc. Ent. Ross., XXII, стр. 158, 1888.
34. Faust I. Deutsch. Ent. Zeitsch. II, стр. 321—336, 1890.
35. Faust I. Hor. Soc. Ent. Ross. XXV, стр. 399—404, 1891.
36. Faust I. Deutsch. Ent. Zeitschr., 1—2, стр. 61—63, 1892.
37. Goeze I. A. Entomolog. Beiträge I, Leipzig, стр. 379, 1777.
38. Hoffmann A. Coléoptères Curculionides. Faune de France, т. 52, стр. 438—448; т. 59, стр. 487—549; т. 62, стр. 1755—1837, 1950, 1954, 1958.
39. Kocher L. Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc., IX, Rhynchophores Rabat, стр. 103—110, 1961.
40. Linné C. Systema Naturae ed. X, стр. 380, 1758; XII, стр. 610, 1767; I, стр. 1851, 1781.
41. Miller L. Wien. Ent. Monatschr. V, стр. 208, 1861.
42. Olivier A. G. Entomologie, V, стр. 239, Paris, 1807.
43. Petri K. Wien. Ent. Zeit., XXIII, стр. 65—77, 1904.
44. Petri K. Bestimmungs-Tabellen der Europäischen Coleopteren. 54. Curculionidae. Lixus F., Pascau, стр. 1—62, 1904—1905.
45. Pierre M. L'Echange. Revue Linnéenne, XIX—X, стр. 108—110; 116—117, 1903.

46. Reitter E. Deutsch. Ent. Zeitschr., 1, стр. 159—160, 1890.
47. Reitter E. Wien. Ent. Zeit. XI, стр. 64, 1892.
48. Rivnay E. and Venecia Melamed. Ktavim. Rec Agric. Res. Stat., 7, 1, стр. 63—82, 1956.
49. Rossi P. Fauna etrusca, I. Liburni, стр. 111, 1790.
50. Soraue r P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, 1954.
51. Scherf H. Abhandlungen der Senkenberg. Naturforsch. Gesell. 506, стр. 132—143. 1964.
52. Tournier H. Verh. Naturf. Ver. Brünn. XVII, стр. 34, 1878.
53. Urbann C. Ent. Blätt., X, 1/2, стр. 28—32, 1914.
54. Vitale F. Natural. Sicil., XXI, стр. 137—142, 1909—1910.
55. Zumpt F. Mitt. Deutsch. Ent. Gesell., 3, стр. 37—94, 1932.

С. К. КАРАПЕТЯН, Р. Г. БАЛАСАНЯН

ВЛИЯНИЕ МУКИ ИЗ ВИНОГРАДНЫХ ЛИСТЬЕВ НА ОБМЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ПТИЦ

Изучение процесса переваривания корма является необходимым этапом для определения питательности корма и организации правильного кормления животных. Определение степени переваримости питательных веществ кормов и рационов имеет большое значение, благодаря чему становится возможным, с одной стороны, оценить корма по питательности, с другой — определить потребность животных и птиц в необходимых питательных веществах. После тщательного изучения химического и аминокислотного состава, витаминности и содержания микроэлементов в свежих и в высушенных виноградных листьях, результаты которых были ранее опубликованы [5, 6], нами в 1965 г. были поставлены специальные опыты по изучению обменных процессов. В частности, изучалось влияние муки из виноградных листьев на переваримость рациона кур, а также коэффициенты переваримости питательных веществ.

Материал и методика. Опыты проводились в Институте физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР. В первой серии опытов по изучению влияния муки из виноградных листьев и люцерновой муки на переваримость рациона, куры были разбиты на две равные группы в каждой по три головы. Одна из них (опытная) получала в рационе 10 г муки из виноградных листьев, а другая (контрольная) — 10 г люцерновой муки.

Обе группы находились в одинаковых условиях содержания. Продолжительность опыта 22 дня — с 24 июня по 15 июля 1965 г., из них предварительных 12 и учетных 10 дней.

Во второй серии опытов по установлению коэффициентов переваримости питательных веществ муки из виноградных листьев и люцерны птицы были разбиты также на две равные группы по три головы в каждой. В этой серии опыт состоял из двух вариантов, длительностью 32 дня, с 20 июля по 20 августа 1965 г.

В первом варианте второй серии опыта, который также длился 22 дня (12 предварительных и 10 учетных дней), в рацион включалось небольшое количество (2 г) испытуемого корма.

Во втором варианте для того, чтобы уровень питания в обоих рационах не отличался резко, часть основного рациона в одном случае заменялась мукой из виноградных листьев 12 г (опытная группа), в другом — таким же количеством люцерновой муки (контрольная) по разности между результатами этих вариантов (приняв в расчет количество основного рациона постоянным) вычислялась переваримость испытуемой муки из виноградных листьев и люцерны. В этом варианте опыта учетных дней 10.

Исследования проводились по дифференциальному методу. Во всех опытах использовались куры русской белой породы в возрасте 2 лет, которые содержались в батарейных клетках.

До начала опыта, предварительно в течение 12 дней, кур приучали к изучаемому корму. Во время опыта взвешивание кур, учет яйценоскости и веса яиц производили индивидуально.

В состав рационов опытных кур входили ячмень, мешанка, содержащая муку из виноградных листьев, кукуруза, горох, отруби, шрот, мел, рыбий жир; минеральные корма, витамины А, В₁, В₂ и С.

Для контрольных кур состав рационов был такой же, как и для подопытных, с той лишь разницей, что в мешанку вместо муки из виноградных листьев была включена люцерновая мука. Кормление производилось 3 раза в сутки. На весь период опыта корм заранее отвешивался (в отдельные мешочки на каждый день). Химический анализ и вычисление коэффициентов переваримости производились по общепринятой методике М. И. Дьякова [3] и П. Х. Попандопуло и др. [8] (табл. 1).

Таблица 1

Химический состав кормов и экскрементов кур
(в состоянии первоначальной влажности %)

Наименование	Вода	Сухое ве- щества	Органиче- ские веще- ства	Сырой про- теин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ
Ячмень	10,76	89,24	87,03	11,30	1,49	7,74	66,50
Комбикорм	10,92	89,08	82,31	22,07	2,75	8,75	48,74
Мука из виноградных листьев	8,77	81,23	81,36	23,32	3,60	11,28	43,16
Люцерновая мука	7,80	92,20	78,10	25,74	2,73	19,17	30,46
Экскременты опытной группы (О. Р. + мука из виноградных листьев)	77,40	22,60	20,07	8,70	0,78	3,84	6,75
Экскременты контрольной группы (О. Р. + люцерновая мука)	77,58	22,42	18,96	9,06	0,75	4,92	4,23

Результаты первой серии опыта по переваримости рациона показали, что введение в рацион муки из виноградных листьев в количестве 10 г на голову в день по переваримым питательным веществам практически не отличается от рациона, содержащего такое же количество люцерновой муки (табл. 2).

Живой вес кур до и после опыта у обеих групп почти не изменился. Средний вес кур контрольной группы до опыта составил 1357, после опыта 1360 г; у кур опытной группы—1313 и 1314 г. На основании полученных результатов можно заключить, что мука из виноградных листьев полностью заменяет люцерновую муку.

Одновременно с определением коэффициентов переваримости был установлен также баланс азота. Содержание азота в яйце нами не определялось, мы пользовались данными Э. Э. Пенионжкевича [7], имея в виду, что химический и аминокислотный состав яичных белков относительно стабилен [2, 4, 9].

Таблица 2
Сравнительные данные коэффициентов переваримости рационов кур, получавших муку из виноградных листьев и люцерны

Группы	Органические вещества	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ
Опытная (О. Р. + мука из виноградных листьев)	67,01	81,31	53,33	31,48	68,30
Контрольная (О. Р. + люцерновая мука)	69,50	81,95	52,48	24,65	74,67

Таблица 3
Баланс азота (на голову в сутки г)

Группы	Потребление азота с кормом	Выделено азота в г			баланс
		с пометом, включая мочу	с яйцом	всего	
Опытная (О. Р. + мука из виноградных листьев)	1,824	1,252	0,012	1,264	+0,560
Контрольная (О. Р. + люцерновая мука)	1,862	1,295	0,007	1,302	+0,560

Как видно из табл. 3, баланс азота был положительным для обеих групп.

Результаты второй серии опыта по определению коэффициентов переваримости питательных веществ муки из виноградных листьев и люцерны показали, что первая содержит переваримые органические вещества 46,74%, протеина—70,39, жира—94,44 и клетчатки—13,39%, а люцерновая мука—46,86, 65,76, 96,43 и 16,66% (табл. 4).

Таблица 4
Сравнительные данные коэффициентов переваримости муки из виноградных листьев и люцерны

Наименование	Органические вещества	Сырой протеин	Сырой жир	Сырая клетчатка	БЭВ
Мука из виноградных листьев	46,74	70,39	94,44	13,39	38,65
Люцерновая мука	46,86	65,76	96,43	16,16	45,39

Приведенные данные показывают, что по коэффициентам переваримости органических веществ, жира и сырой клетки, мука из виноградных листьев не уступает люцерновой муке, а по сырому протеину несколько превышает ее (4,63%).

Литературные данные разных авторов о переваримости питательных веществ люцерновой муки заметно расходятся, что можно объяснить различием как пород, типа, конституции и возраста опытных птиц, так

и качества кормов, химический состав и питательность которых не всегда одинаковы в связи с различием климатических, почвенных и агротехнических условий возделывания кормовых культур. Так, по данным Убельса (цитировано по [1]), коэффициент переваримости протеина люцерновой муки составил 65,0%, жира 25,0 и безазотистых экстрактивных веществ 20,0%. По результатам опытов Х. Д. Титуса (цитировано [1]), коэффициент переваримости протеина люцерновой муки составил 85,0, жира—40,0 и клетчатки—4,0%. По данным наших исследований, коэффициент переваримости протеина люцерновой муки составил 66,28, клетчатки—17,18 и БЭВ—45,54%.

Таким образом, результаты наших исследований показали, что по содержанию важных для организма птиц переваримых питательных веществ мука из виноградных листьев не только не уступает такой высокопитательной многолетней кормовой культуре, как люцерна, но и по некоторым из них несколько превосходит ее.

Полученные данные вполне согласуются с результатами наших исследований [5, 6] по изучению как химического, витаминного и микроэлементного состава муки из виноградных листьев, так и ее влияния на рост и развитие цыплят и яйценоскость кур.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 16.V 1966 г.

Ս. Կ. ՄԱՐԱԳԵՏՅԱՆ, Ռ. Գ. ՔԱՂԱՍԱՆՅԱՆ

ԽԱՂՈՂԻ ՏԵՐԵՎԵՆԻԻՅ ՊԱՏՐԱՍՏՎԱԾ ԱՂՅՈՒԻ ԱԶԴԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ
ԹՌՉՈՒՆՆԵՐԻ ՆՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ ֆ ո փ ու մ

ՈԱ-8244

Կերի մարսելիովթյան աստիճանի որոշումն ունի կարևոր նշանակություն, քանի որ այն հնարավորություն է տալիս մի կողմից՝ գնահատել տվյալ կերի սննդարժեքը, իսկ մյուս կողմից՝ պարզել կենդանիների ու թռչունների պահանջը անհրաժեշտ սննդանյութերի նկատմամբ:

Ներկա հոդվածում հեղինակների նպատակն է եղել պարզաբանել խաղողի տերևներից պատրաստված ալյուրի ազդեցությունը հավերի րնդհանուր կերաբաժնի և նրա առանձին սննդանյութերի մարսելիովթյան գործակցի վրա:

Նյութափոխանակության վերաբերյալ մեր կատարած փորձերի արդյունքները մեզ հիմք են տալիս հանգելու հետևյալ եզրակացություններին.

խաղողի տերևներից պատրաստված ալյուրի պարունակած սննդանյութերն ունեն մարսելիովթյան բավականաչափ բարձր գործակից և այդ ցուցանիշով ոչ միայն չեն գիշում, այլև որոշ չափով գերազանցում են առվույտի ալյուրից:

Այդ նոր սպիտակուցա-վիտամինային կերի ավելացումը թռչունների կերաբաժնին՝ նպաստում է կերաբաժնի պարունակած սննդանյութերի մարսելիովթյան գործակցի բարձրացմանը:

Խաղողի տերևներից պատրաստված ալյուրը՝ որպես սպիտակուցա-վիտամինային սննդի աղբյուր, գյուղատնտեսական թռչունների կերաբաժնում կարող է լիովին փոխարինել առվույտի ալյուրին:



Ստացված տվյալները լավ համընկնում են հեղինակների այն հետազոտությունների արդյունքների հետ, որոնք նվիրված են եղել խազողի տերևներից պատրաստված ալյուրի քիմիական, վիտամինային ու միկրոէլեմենտային կազմին և այդ կերանյութի ազդեցությունը ձտերի ամսան ու դարգացման և հավերի ձվատվության վրա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аль-Зоджаджи Р. Д. Журн. Птицеводство. 9. 12—15, 1964.
2. Алмквист Х. Д. Сб. статей, М., Изд. иностр. литературы, 1952.
3. Дьяков М. И. Основы рационального кормления птиц. М., 1933.
4. Կարապետյան Ս. Կ. ԴԱՆ ԱՆ ՍՍՏՐ, տ. 126, 1. 1959.
5. Կարապետյան Ս. Կ., Բալասանյան Ք. Գ. Изв. с/х наук. Мин. произ. и заготовок с/х продуктов, 8—9, 97—106, 1964.
6. Կարապետյան Ս. Կ., Բալասանյան Ք. Գ. Журн. Птицеводство. 5. 12—14, 1965.
7. Пеннионжкевич Э. Э. Сельскохозяйственная птица. т. 2. 232, 1962.
8. Попандопуло П. Х., Маркова К. В., Горбачева А. П., Рубнинова С. С. Методика зоотехнического анализа, М., 1956.
9. Романов А. Л., Романов А. И. Птице яйцо. М., 223—251, 1959.

Ю. А. МАГАКЯН

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ РЕГУЛЯЦИИ РОСТА В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Несмотря на большое количество работ, посвященных проблеме регуляции эмбриогенетических процессов, она все еще остается нерешенной. Очевидно, что вся система регуляции роста и дифференцировки двух основных процессов эмбрионального развития складывается из иерархии отдельных взаимосвязанных «механизмов»: от внутри- и межклеточных взаимоотношений до таких сложных интегрированных систем регуляции, как нервная и гормональная. Очевидно также и то, что в процессе эмбриогенеза происходит своего рода перераспределение ролей в этом сложном комплексе регуляторных «механизмов», обуславливаемое степенью развития зародыша. В раннем эмбриогенезе, когда высокодифференцированные системы находятся на стадии закладки, доминирующую роль играют внутри- и межклеточные «механизмы» регуляции, в основе которых лежат взаимокоррелирующиеся отношения высокомолекулярных соединений, определяющие, в конечном итоге, ход дифференцировки и рост зародышевых тканей. Поэтому установление количественных характеристик наиболее существенных сторон роста и дифференцировки в норме и при различных нарушениях, вызываемых экспериментальным путем, должно способствовать раскрытию «механизмов» регуляции этих процессов.

В эмбриогенезе различных видов позвоночных обнаруживается ряд индуцирующих агентов, образующих противоположно направленные градиенты, природа которых до сих пор не может считаться твердо установленной. Одни исследователи [30—32*] считают, что вещества, избирательно подавляющие или, наоборот, стимулирующие развитие той или иной ткани, являются белками, другие [29, 36—38] отдают предпочтительную роль в явлениях индукции рибонуклеопротеидам и третью [23—27]—РНК. Однако, если подойти к регуляции развития не как к отдельному акту действия и не как к определенному взаимодействию, а как к закономерному движению во времени и пространстве множеств компонентов [11], взаимосвязанных и скоррелированных наследственной информацией, то можно с достаточной убежденностью считать, что все индуцирующие вещества или группы веществ являются звеньями одной цепи. Начальным звеном в ней является генетическая информация, а каждое следующее звено или звенья — это информация, распределяющаяся в различной степени в динамичном комплексе веществ (нуклеино-

* В этом разделе цитируются главным образом обзорные или итоговые работы.

вых кислот, нуклеопротеидов, структурных белков и энзимов), находящихся в неустойчивом равновесии [12].

Можно предположить, что наиболее интимным способом осуществления регуляторной функции является выделение клетками нуклеопротеиновых комплексов, характер действия которых должен определяться их специфической структурой, детерминированной, в свою очередь, информацией ДНК. Приняв сказанное за рабочую гипотезу, мы попытались в качестве активного действующего начала использовать ДНК, предполагая, что количественные характеристики изменений в развитии реципиента, вызванных введением этого соединения, позволят судить о его роли в регуляции процессов роста и дифференцировки.

Поскольку в настоящем сообщении невозможно охватить все стороны рассматриваемой проблемы, мы ограничимся изложением и обсуждением экспериментальных данных лишь по вопросу участия ДНК в регуляции эмбрионального роста.

Материал и методика*. В качестве тест-объектов использовались эмбрионы птиц, что вызывалось необходимостью максимально ограничить непосредственное влияние материнского организма на развитие. Инкубация яиц проводилась в лабораторном инкубаторе с автоматической регулировкой и непрерывной регистрацией режимов температуры и влажности. ДНК вводилась на физиологическом растворе (0,5 мг/см³) на ранних стадиях развития эмбрионов в подзародышевую полость, затем — в желточные, а на еще более поздних стадиях — в аллантоидные вены, с помощью прибора для микроинъекций, предложенного Лейбсоном и Плисецкой [2] и усовершенствованного автором. Для эмбрионов различного возраста дозы инъецируемой ДНК были определены эмпирически и будут приведены при изложении экспериментального материала. Обычно вводилось от 0,1 до 0,5 мл раствора (0,05—0,25 мг ДНК). Превышение оптимальных доз приводило к быстрой гибели зародышей, дозы же ниже оптимальных не вызывали заметных сдвигов в их развитии.

ДНК выделялась из тканей различных органов (головной мозг, печень, почка) млекопитающих (кролик, овца, свинья, собака) и птиц (куры, утки, индейка, гусь) по несколько видоизмененной методике Мирского и Поллистера [21]. После многократной очистки ДНП переосаждением, ДНК экстрагировалась при продолжительном встряхивании в растворе 1 М NaCl-хлороформ-бутанол (вместо октилового спирта в оригинальной методике) в соотношении 10 : 4 : 1 и фракционировалась центрифугированием до полного исчезновения белкового слоя, осаждалась в этаноле, очищалась многократным переосаждением и высушивалась сначала в эфире, а затем в вакуум-сушке. Сохранялась полученная ДНК либо под абсолютным спиртом при —12°C, либо в растворе 0,14 М

* Данное сообщение является по существу первым в серии предполагаемых статей по рассматриваемому вопросу, поэтому методическая часть исследований излагается достаточно подробно.

NaCl при 0°C. Препараты ДНК исследовались на присутствие белка (по содержанию азота и фосфора), определялась полимерность ДНК и нативность ее измерением гипохромизма и температуры плавления. Количество азота в различных препаратах колебалось от 0,0492 до 0,0587 мг/мл. Количество фосфора—от 0,0283 до 0,0330 мг/мл. Соотношение азота к фосфору при этом оказалось равным 1,77—1,74. Молярный коэффициент экстинкции лежал в пределах 6550—7100.

Контрольным эмбрионам вводилась денатурированная кратковременным нагреванием (10—30 мин.) до 100°C и последующим охлаждением в ледяной воде (для предотвращения агрегации) ДНК, а также чистый физиологический раствор в тех же количествах, что и нативная ДНК в подопытных группах. Третья часть контрольных эмбрионов оставалась интактной.

При постановке экспериментов мы исходили из того, что введение чужеродной ДНК непосредственно в организм эмбриона на ранних стадиях развития может нарушить систему детерминации, обеспечивающую нормальное течение эмбриогенеза, индуцируя реакции, не свойственные данному типу развития. Иначе говоря, была применена классическая схема опытов, принятая в экспериментальной эмбриологии, однако индуцирующим агентом являлось лишь одно высокомолекулярное соединение, благодаря чему удалось анализировать действие конкретного вещества, а не их комплекса.

Для выявления возможных сдвигов в процессах роста эмбрионов-реципиентов по отношению к контрольным были сняты следующие количественные характеристики, тесно связанные одна с другой: абсолютный вес и коэффициенты роста эмбрионов и отдельных органов, их относительный вес, коэффициенты митотической активности, «концентрация» ядер в определенном объеме ткани [8], процент многоядерных клеток, коэффициенты ядерно-цитоплазматических отношений и пр. Однако в данном сообщении будут представлены материалы, характеризующие лишь рост эмбрионов в целом.

Анализ роста эмбрионов проводился по следующей методике. Исходя из закона органического роста, по которому величина массы, растущей с постоянной скоростью, измеряется по формуле:

$$V = v_0 \cdot e^{ct},$$

где v_0 —начальная величина во время— t , а c —скорость роста, мы путем логарифмирования* определяли скорость роста по формуле:

$$C_v = \frac{(\lg v_2 - \lg v_1) \cdot 2,3026}{t_2 - t_1}$$

в каждый данный отрезок времени ($t_2 - t_1$, $t_3 - t_2$, $t_4 - t_3$ и т. д.). При этом было учтено, что еще в 30 годах многочисленными исследователями

* При вычислении средних величин мы использовали не абсолютные данные, а их логарифмы (геометрическая средняя), так как константы роста эмбрионов, как будет видно дальше, много выше 1.

[9, 10, 20, 22] было показано, что скорость роста, вычисленная по этой формуле (экспоненциальный рост), предполагает постоянство условий, в которых протекает рост. В действительности же в эмбриогенезе это постоянство исключается самим ходом развития, включающего в себя и рост, и дифференцировку, а скорость роста в определенный (достаточно большой) промежуток времени выражается формулой параболы:

$$v = mt^k,$$

где m — начальная масса, а k — константа роста во время t . Принимая, что $v_1 = mt_1^k$, $v_2 = mt_2^k$ и т. д., для всего эмбриогенеза мы определяли константы роста по Шмальгаузену [10]:

$$k = C_v \cdot \frac{t_2 - t_1}{2},$$

которые более точно характеризуют интенсивность роста эмбрионов, чем простое вычисление скорости роста, и создают условия для сравнения двух и более объектов вне зависимости от времени, так как время входит в константу роста в виде отношения двух величин*.

В тех случаях, когда наблюдений было не очень много ($n < 30$), мы оперировали не средними значениями, а индивидуальными данными по всему исследованному периоду эмбриогенеза, вычисляя константы роста по способу наименьших квадратов:

$$K = \frac{N \sum \lg v_i t_i - \sum \lg v_i \cdot \sum \lg t_i}{N \sum \lg^2 t_i - (\sum \lg t_i)^2},$$

где N — число индивидуальных данных (объем совокупности), v_i — все индивидуальные размеры, а t_i — соответствующие возрасты. При этом мы исходили из обоснованного в свое время Шмальгаузеном [10] положения о том, что если рост данного объекта является строго закономерным, а вычисление производится для действительно однородного, естественного периода роста (например эмбриогенеза), то все отклонения подопытных эмбрионов от кривой роста контрольных эмбрионов носят не случайный, а закономерный характер. Уже при наличии всего 50 индивидуальных данных в этих случаях получаются вполне достоверные результаты для обследуемого периода, что является важным условием для исследований в области экспериментальной эмбриологии, когда количество индивидуальных данных почти всегда весьма ограничено. Индивидуальные отклонения (ξ_i) полученных в эксперименте величин

* Скорость роста определяется делением логарифмического прироста на время, константа роста — умножением скорости роста на время, поэтому значение k не зависит от избранной единицы времени [10]. Метод определения скорости роста, предложенный Шмальгаузеном, по мнению Бергаланффи [13] и Винберга [1], не может быть принят за основу биологического роста, так как удельная скорость роста рассматривается им как функция времени, а не как функция достигнутой величины животного. Однако указанные авторы не учитывают того, что при этом появляется возможность объективного сравнения роста в разные промежутки времени.

(v_i), от средних теоретических, положенных в основу графического анализа, определялись по формуле:

$$\xi_i = \lg \hat{x} + k \lg t - \lg v,$$

где

$$\lg v = \lg \hat{x} + k \lg t,$$

а

$$\lg \hat{x} = \frac{\sum \lg v_i \cdot \sum \lg^2 t_i - \sum \lg v_i \cdot \lg t_i \cdot \sum \lg t_i}{N \sum \lg^2 t_i - (\sum \lg t_i)^2}.$$

Затем величины отклонений возводились в квадрат и средняя ошибка (S_x) вычислялась по формуле:

$$S_x = \pm \sqrt{\frac{N}{N \sum \lg^2 t_i - (\sum \lg t_i)^2} \cdot \frac{\sum \xi_i^2}{N-2}}.$$

Относительный вес подопытных эмбрионов рассчитывался по общепринятой формуле:

$$W_e = \frac{v_e \cdot 100}{v_k},$$

после статистической обработки составлялись гистограммы.

Результаты исследований. Прежде всего необходимо вкратце остановиться на характеристике роста контрольных (интактных) эмбрионов тех видов птиц, которые были использованы в экспериментах. В наших исследованиях основными объектами были эмбрионы, полученные от пекинской и мускусной уток и кур пород леггорн и белый плимутрок. Данные о характере роста этих эмбрионов приводятся на рис. 1.

Как видим, кривые роста в абсолютных цифрах дают возможность характеризовать эмбриональный рост исследованных форм, как параболический, что лишним раз подтверждает справедливость суждений Шмальгаузена [10]. Наиболее четко параболический характер роста проявляется у эмбрионов кур—быстрорастущей формы. Тип роста относительно медленнее растущих форм с растянутым периодом эмбриогенеза—пекинской и, в особенности, мускусной уток,—приближается к «логистической» кривой Пирля [28], имеющей S-образную форму. Имея в виду несимметричность

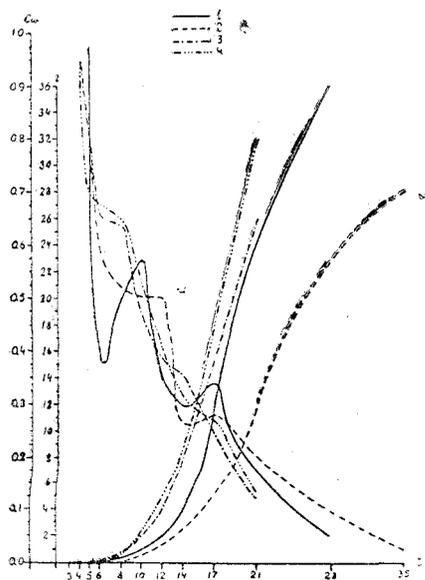


Рис. 1. Различия в динамике роста эмбрионов: 1—пекинской утки; 2—мускусной утки; 3—кур (леггорн) и 4—кур (белый плимутрок), в норме. g—абсолютный вес, C_v —скорость роста, t—время в сутках.

кривой роста у эмбрионов уток и чисто параболический характер их роста в течение большей части эмбриогенеза, мы, однако, считаем возможным не прибегать к вычислению констант роста по формуле Пирля для «логистической» кривой, а ограничились вышеприведенными формулами, дающими вполне приемлемые результаты и в этих случаях. Приводимые данные свидетельствуют о том, что даже у относительно близких форм животных характер роста эмбрионов имеет существенные различия, которые, естественно, следует учитывать при анализе экспериментального материала. Эти различия еще более четко выступают при рассмотрении кривых скорости роста (C_v). Если кривая скорости роста эмбрионов пекинской утки, сохраняя общую тенденцию стремления к гиперболе (рис. 1), имеет ломаный вид со спадами и пиками, в той или иной степени характеризующими неравномерный рост, то кривые скорости роста эмбрионов мускусной утки и, в особенности, эмбрионов обеих пород кур, свидетельствуют о гораздо более спокойном характере роста.

В целом скорость роста всех исследованных форм, вычисленная для всего эмбриогенеза (K), несмотря на значительные отклонения на различных фазах развития, лежит в пределах, характерных для эмбрионов птиц, и составляет для эмбрионов пекинской утки $4,030 \pm 0,203$, мускусной утки— $3,988 \pm 0,610$, леггорна— $3,941 \pm 0,098$ и белого плимутрока— $3,711 \pm 0,232$. Критерий достоверности различий для этих форм несмотря на $n \geq 50$ ниже 3, поэтому можно предполагать, что скорость роста эмбрионов птиц в большой степени определяется условиями развития, строго ограниченным пространством и питательными запасами яйца.

Введение различных ДНК существенным образом влияет на динамику роста эмбрионов-реципиентов. Выделенная из клеток головного мозга кур и инъецированная на 4 сутки развития эмбрионам пекинской утки (гетерогенетическая по отношению к реципиенту) ДНК вызывает резкое повышение интенсивности их роста с 5 по 8 сутки по сравнению с контрольными эмбрионами (рис. 2), после чего интенсивность роста подопытных эмбрионов имеет значения ниже, чем у контрольных, а затем, начиная с 17 суток, практически выравнивается с контрольными. Первый пик нарастания скорости роста, приходящийся на 10 сутки у контрольных эмбрионов, при этом полностью исчезает, однако второй пик (17 сутки) выражен значительно четче. Введение ДНК головного мозга кур эмбрионам мускусной утки также вызывает значительные сдвиги в интенсивности роста последних, по своему характеру весьма близкие к описанным выше (рис. 2). Точно такое же действие оказывает введение ДНК, выделенной из тканей головного мозга других видов позвоночных (кролика, овцы), если соблюдаются те же дозы и сроки введения.

Изложенное позволяет предполагать, что для регуляции роста эмбрионов на этих стадиях развития принадлежность ДНК тому или иному виду животного-донора не имеет решающего значения. Как будет по-

казано ниже, гораздо более существенным оказывается фактор времени, определяемый сроками инъектирования ДНК.

Кривые роста эмбрионов пекинской утки, которым вводилась ДНК, выделенная из печени свиньи, на 4, 5 и 6 сутки развития, приводятся на рис. 3. Введение указанной ДНК на 4 сутки вызывает ростовые реакции, практически не отличающиеся от описанных выше (рис. 2 и рис. 3), в

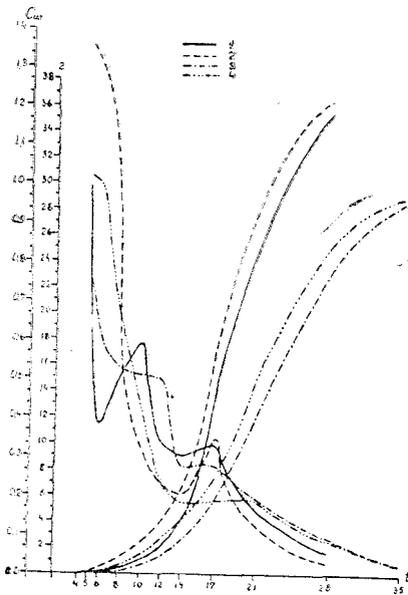


Рис. 2. Динамика абсолютного веса и скорости роста эмбрионов пекинской и мускусной уток в норме и под воздействием гетерогенетической ДНК головного мозга кур. 1—пекинская утка, контроль; 2—пекинская утка, введение ДНК —0,05 мг на 4 сутки; 3—мускусная утка, контроль; 4—введение ДНК —0,04 мг на 4 сутки.

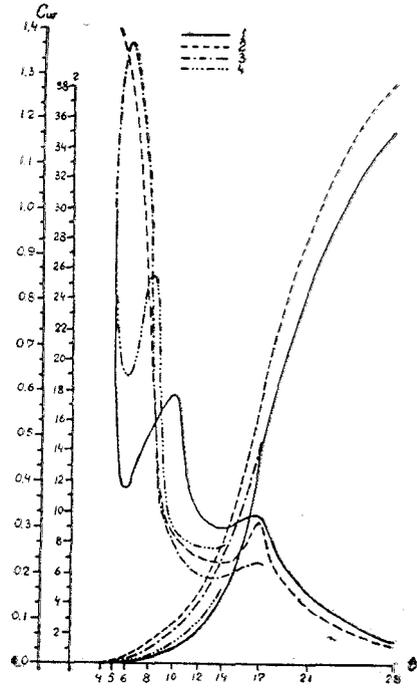


Рис. 3. Динамика абсолютного веса и скорости роста эмбрионов пекинской утки в норме и под воздействием гетерогенетической ДНК печени свиньи, инъектированной на различных стадиях развития реципиентов. 1—контроль; 2—введение ДНК —0,1 мг на 4 сутки; 3—то же,—0,2 мг на 5 сутки; 4—то же,—0,35 мг на 6 сутки.

то время как инъектирование той же ДНК на 5 и 6 сутки приводит к совершенно иным результатам: скорость роста в первом случае резко возрастает на следующие сутки после введения ДНК, достигая значений, характерных для эмбрионов, инъектированных на 4 сутки, затем падает и удерживается на низком уровне, во втором — отмечается незначительное повышение скорости роста на вторые сутки после инъекции и затем резкий спад. Общий характер кривой скорости роста в последнем случае достаточно близок к контрольной группе. Это свидетельствует о замедленном типе реакций более развитых эмбрионов на введение гетерогенетической ДНК по сравнению с ранними эмбрионами. В целом скорость роста эмбрионов (K), которым ДНК вводилась в более поздние сроки,

имеет тенденцию к снижению ($4,321 \pm 0,342$, $4,001 \pm 0,144$, $3,749 \pm 0,281$ соответственно), несмотря на повышение доз вводимой ДНК, что также говорит о падении с возрастом реактивности эмбрионов (в «генерализованном» плане) на введение чужеродной ДНК.

Выше отмечалось, что видовая принадлежность ДНК не имеет решающего значения для регуляции роста эмбриона, так как характер ответных реакций для всех использованных ДНК, при соблюдении аналогичных условий их введения, практически тождествен. Однако это справедливо лишь для гетерогенетических ДНК. Введение гомогенетической ДНК приводит к иным результатам. Если после введения гетерогенетической ДНК, как правило, наблюдается интенсификация роста эмбрионов на ранних фазах развития, то введение гомогенетической ДНК резко тормозит скорость роста эмбрионов-реципиентов (рис. 4). При этом также изменяется характер кривой роста, но не в том плане, как это можно было наблюдать при введении гетерогенетических ДНК. При инъектировании гомогенетической ДНК подавление скорости роста продолжается до 12 суток развития эмбрионов кур, затем скорость роста возрастает и к 14 суткам оказы-

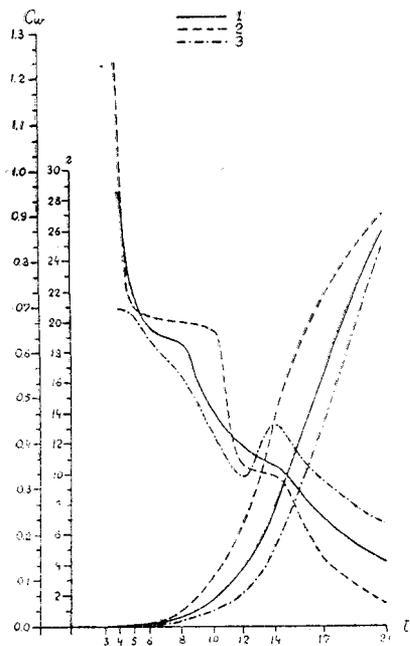


Рис. 4. Различия в динамике роста эмбрионов кур породы леггорн при инъектировании гетерогенетической и гомогенетической ДНК. 1 — контроль; 2 — введение ДНК почки овцы, $-0,05$ мг на 3 сутки; 3 — введение печени кур (леггорн), $-0,05$ мг на 3 сутки.

вается выше, чем у контрольных эмбрионов, сохраняя более высокие значения вплоть до вылупления. Интересно, что как при введении гомогенетической, так и гетерогенетической ДНК перелом в скорости роста происходит между 12 и 14 сутками развития эмбрионов кур (рис. 4), с той лишь разницей, что при введении гомогенетической ДНК скорость роста подопытных эмбрионов с этого времени превышает скорость роста контрольных, а при введении гетерогенетической ДНК она оказывается ниже, чем в контроле. Этот немаловажный факт приобретает еще большее значение, если учесть, что именно с этого времени у эмбрионов кур начинается плодный период развития. Такое же явление наблюдается у эмбрионов пекинской утки на 17 сутки, а у эмбрионов мускусной утки на 21 сутки развития, т. е. также во время перехода от зародышевого к плодному периоду развития (рис. 2).

Плодный период, помимо прочих признаков, характеризуется тем, что большинство эндокринных органов и относительно высокоразвитая

разная система приобретают возможность дифференциально контролировать и участвовать в регуляции деятельности различных функциональных систем. С этого времени в полной мере раскрываются коррелятивные отношения между различными высокоинтегрированными функциональными системами эмбриона, детерминированные всем филогенезом и, в связи с этим, с большим трудом выводящиеся из равновесного состояния. Не лишне отметить, что, когда введение той или иной ДНК оказывало сильное действие (при использовании несколько больших доз, чем обычно) и организм эмбриона при помощи компенсаторных реакций не мог восстановить равновесное состояние, присущее данному типу развития, то наступала гибель эмбриона, которая в большинстве случаев приходилась на первые сутки плодного периода развития. То же явление отмечалось при инъекции ДНК на сравнительно поздних фазах зародышевого развития. Возможно, это явление обуславливается также и тем, что интенсивность роста подвергнутых обработке эмбрионов превышает интенсивность роста питающих оболочек (обладающих определенной автономией), как это было показано нами ранее [3], отстающих в своем развитии от степени развития эмбрионов, при интенсификации последнего тем или иным способом.

Интересно проследить за отклонениями в весе эмбрионов-реципиентов от нормы в зависимости от введения различных ДНК и сроков их введения. На представленных ниже гистограммах (рис. 5) видно, что введение гетерогенетической ДНК, как правило, приводит к резкому увеличению относительного веса зародышей-реципиентов, однако это *нарастание веса происходит не сразу, а постепенно и лишь через несколько дней достигает максимума*. Для пекинской утки этот максимум приходится на 8 сутки в случае, если инъекция ДНК производилась на 4 сутки развития. У эмбрионов мускусной утки наибольшие отклонения в весе наблюдаются на 10 сутки, причем они менее выражены, чем у первых. У кур, наоборот, этот пик смещен вперед: при введении ДНК на 3 сутки максимум отклонений в весе наблюдается на 5 сутки.

Таким образом, у эмбрионов мускусной утки полная реализация информации, стимулирующая рост, наступает лишь на 6 сутки после ее поступления с введенной ДНК, у эмбрионов пекинской утки—на 4 сутки, а у эмбрионов кур—на 2. Эти различия определяются потенциальной энергией роста, которая должна быть тем большей, чем интенсивнее скорость роста ранних зародышей. Однако необходимо отметить, что указанные сроки максимальной реализации, стимулирующей рост информации, справедливы лишь для тех случаев, когда использовалась ДНК, выделенная из головного мозга. При введении ДНК печени или почки (в те же сроки и в тех же дозах) пики максимальных отклонений у подопытных эмбрионов смещаются на более поздние фазы развития (гистограммы г, д и е на рис. 5). Для куриных эмбрионов они соответственно приходятся на 8 и на 10 сутки. Эти различия определяются гетерохронией и компетентностью различных тканей подопытных эмбрионов

к вводимой ДНК. Затронутый вопрос представляет большой интерес и будет обсужден в последующих сообщениях.

Наконец, заслуживает внимания тот факт, что максимум отклонений в весе подопытных эмбрионов различных видов птиц достигает разных значений (рис. 5). Наибольшие отклонения отмечаются у эмбрионов пекинской утки, наименьшие—у кур, эмбрионы мускусной утки занимают промежуточное положение. Нам пока трудно объяснить полученные результаты. Весьма вероятно, что это определяется запасами питатель-

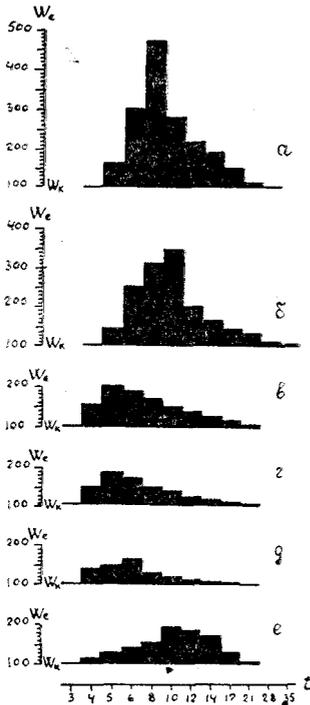


Рис. 5. Отклонения в весе эмбрионов-реципиентов от нормы после инъекций гетерогенетических ДНК. W_e — относительный вес подопытных эмбрионов в %; W_k — контроль; t — время в сутках. а — введение ДНК головного мозга кур (леггорн) эмбрионам пекинской утки, —0,05 мг на 4 сутки; б — то же эмбрионам мускусной утки, —0,05 мг на 5 сутки; в — введение ДНК головного мозга кролика эмбрионам кур породы белый плимутрок, —0,05 мг на 3 сутки; г — то же, эмбрионам кур породы леггорн, —0,05 мг на 3 сутки; д — введение ДНК печени овцы эмбрионам кур породы леггорн, —0,05 мг на 3 сутки и е — введение ДНК почки овцы эмбрионам тех же кур в те же сроки.

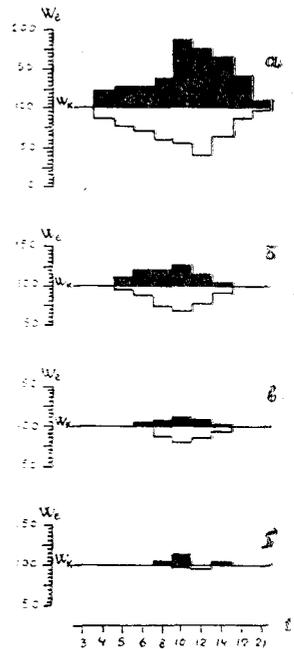


Рис. 6. Различия в реакции эмбрионов-реципиентов (леггорн) на введение ■ — гетерогенетической ДНК почки кролика и □ — гомогенетической ДНК печени кур породы леггорн. а — 0,05 мг на 3 сутки, б — 0,10 мг на 4 сутки, в — 0,15 мг на 5 сутки и г — 0,20 мг на 6 сутки.

ных веществ, заключенных в яйце, и возможностями их реализации. Яйца пекинских уток обладают наибольшими размерами, затем в убывающем порядке следуют яйца мускусной утки, белого плимутрока и леггорна. Что касается потенциальных возможностей реализации питатель-

ных веществ, заключенных в яйце, то они также должны быть выше у эмбрионов пекинской утки, так как ко времени пиковых отклонений в весе эмбрионы пекинской утки обладают наиболее мощной хорио-аллантоидной плацентой, а куры—наименее развитой. И по этому показателю эмбрионы мускусной утки занимают промежуточное положение.

В заключение остановимся на сравнительном анализе весовых показателей при введении гомо- и гетерогенетической ДНК в различные сроки развития эмбрионам-реципиентам. На гистограммах а, б, в и г (рис. 6) видно, что в отличие от гетерогенетической гомогенетическая ДНК в результате подавления скорости роста приводит к существенному снижению относительного веса подопытных эмбрионов, гистограмма которого является почти «зеркальной» по отношению к гистограмме относительного веса подопытных эмбрионов, обработанных гетерогенетической ДНК. Наиболее резкие отклонения в весе от нормы наблюдаются при ранних инъекциях (для куриных эмбрионов на 3 сутки). Несмотря на увеличивающиеся дозы вводимой ДНК, воздействие более поздних инъекций проявляется аналогично ранним, но в убывающей степени. Поэтому введение куриным эмбрионам на 5 сутки той или иной ДНК уже не дает существенного эффекта, а небольшие отклонения, наблюдаемые на гистограммах, недостоверны.

Следует рассмотреть также вопрос о контроле. В начале данного раздела были представлены характеристики роста интактных эмбрионов, являющихся основной отправной точкой для сравнения с экспериментальным материалом. Характеристики роста контрольных эмбрионов, которым вводился чистый физиологический раствор, ничем не отличаются от таковых у интактных эмбрионов, за исключением того, что непосредственно вслед за инъекцией (даже при оптимальных дозах), так же как и у подопытных эмбрионов наблюдается весьма короткая (не более 1—2 час.) задержка в росте, которая объясняется оперативным вмешательством и при соблюдении условий стерильности не отражается сколько-нибудь заметно на дальнейшем развитии эмбриона. Введение же денатурированной ДНК вызывает незначительные изменения в скорости роста эмбрионов, которые при статистической обработке во всех случаях оказались недостоверными и поэтому не были приведены в настоящем сообщении. Сравнительный анализ реакций, полученных в результате введения нативной и денатурированной ДНК, показал, что состояние инъекцируемой ДНК имеет гораздо большее значение для регуляции процессов дифференцировки [4].

Обсуждение результатов и выводы. Анализируя приводимый экспериментальный материал, мы придерживались представления о том, что самые интимные «механизмы» регуляции ростовых процессов в эмбриогенезе раскрываются на организменном уровне и изменения, происходящие на уровне межмолекулярных и межклеточных взаимоотношений, проявляются в виде изменений в интенсивности и скорости роста, в весовых показателях и пр., поддающихся точному учету и количественному анализу. Используя математические методы обработки эксперименталь-

ного материала, отражающего лишь изменения в весе эмбрионов, удается выявить реакции, возникающие в результате вмешательства в процессы регуляции белковых синтезов с помощью интраэмбриональных инъекций ДНК. Сказанное не означает, что ДНК непосредственно участвует в регуляции роста, тем более на уровнях органа или организма, однако исходя из изложенных в начале статьи представлений о механизме эмбриональной индукции, межклеточных и межмолекулярных взаимодействий в процессе белковых синтезов не трудно наметить пути возможной регуляции ростовых процессов с участием записанной в ДНК информации. Как было показано в свое время Эфрусси [16], зародыш представляет собой весьма удобный объект для обнаружения способа передачи информации именно потому, что эмбриональные клетки обладают двумя важными и связанными между собой свойствами, регулируемые ядерными «механизмами» — способностью к воспроизведению (рост) и способностью к изменению и эволюции (дифференцировка). А именно — общим свойством превращения генетических потенциальных возможностей в реализующиеся биохимические, а в конечном счете, физиологические и морфологические возможности [33—35]. Поэтому принятая методика получения и анализа экспериментального материала, по-видимому, отвечает поставленным задачам. О том, что этот путь экспериментальных эмбриологических исследований целесообразен свидетельствуют многочисленные работы, авторы которых экспериментировали не с ДНК, а другими биополимерами — различными белками, нуклеопротеидами и РНК [15, 15, 19, 23—26, 32, 36—38]. Однако эти работы, за исключением исследований Нью с соавторами [23—26], не позволяют сделать выбор между «механизмами» регуляции типа «шаблона» или типа «специфического предшественника». Отсюда применение чистых препаратов РНК (в экспериментах Нью) и ДНК у нас предполагает возможность ответить на этот вопрос хотя бы в первом приближении.

Прежде всего попытаемся определить параметры синтеза белка в зародыше. Таких возможностей, в известной мере схематично, можно наметить три: 1) синтез любого белка осуществляется путем перестройки белков-предшественников [18]; 2) синтез белка осуществляется путем присоединения аминокислот к уже существующим белкам-предшественникам или пептидам [17] и 3) синтез идет из аминокислот с помощью «шаблона» (ДНК или РНК). При рассмотрении работ, проведенных на бактериях, подавляющее большинство данных говорит в пользу третьей возможности. При изучении же позвоночных картина не столь ясна. Тем не менее работы Нью и наши исследования позволяют, как нам кажется, сделать вывод о предпочтительности третьей возможности перед первыми двумя, по крайней мере для ранних стадий эмбриогенеза. Препараты РНК или ДНК, будучи введенными в организм реципиента, должны, по нашим предположениям, играть роль «шаблона» для синтеза специфических белков, определяющих, в конце концов, реакции, проявляющиеся либо в виде изменений в морфогенезе [4, 24—27], либо в виде изменений

в процессах роста. Различные препараты ДНК обладают известной специфичностью и различной индуцирующей активностью. Имеющиеся в нашем распоряжении данные [3—5] и литературные сведения [19] говорят о том, что явление органоспецифической локализации, уже наблюдавшееся ранее при трансплантации в хорио-аллантоис, можно воспроизвести путем интраэмбриональных инъекций не только стимулируя рост, но и видоизменяя морфогенез отдельных органов. Это доказательство существенного сходства воспроизводимых различными способами явлений также говорит в пользу третьего предположения и открывает путь к исследованию проблемы регуляции роста и дифференцировки прямыми биохимическими методами, позволяя отказаться от более сложных «старых» методов экспериментальной эмбриологии.

Зоологический институт
АН АрмССР

Поступило 18.XI 1966 г.

ՅՈՒ. Է. ՄԱՂԱՔՅԱՆ

ՄԱՂՄԵԱՅԻՆ ԶԱՐԳԱՅՄԱՆ ՄԵՋ ԱՃԻ ԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ
ՄԻ ՔԱՆԻ ԶԱՐՅԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Ուսումնասիրությունների հիմքում ընկած է այն հիպոթեզը, որ էմբրիոգենեզի վաղ ստադիաներում կարգավորող ֆունկցիայի իրականացման ամենահավանական եղանակը նուկլեոպրոտեպինային կոմպլեքսների արտադրումն է բջիջների կողմից: Ազդեցության բնույթը որոշվում է նրանց յուրահատուկ կառուցվածքով, ԴՆԹ-ի դետերմինացված ինֆորմացիայով: Իր հերթին, միջմուկուլային և միջբջջային փոխհարաբերությունների մակարդակի վրա առաջացած փոփոխությունները, վերջին հաշվով, արտացոլվում են ֆիզիոլոգիական ու մորֆոլոգիական առանձնահատկությունների փոփոխություններում: Ուստի, օգտագործելով փորձնական նյութի անալիզի մաթեմատիկական մեթոդները, որոնք բնորոշում են սաղմերի աճման լոկ քանակական պարամետրերը, հաջողվում է վեր հանել սպիտակուցների սինթեզների պրոցեսների կարգավորման ԴՆԹ-ի ներառմանային ներարկմամբ միջամտելու հետևանքով առաջացած անակցիաները: Թուղունների էմբրիոգենեզի տարբեր ստադիաներում ԴՆԹ-ի պրեպարատների տարբեր դոզաների ներարկման՝ նրանց տարբեր տեսակային ու օրգանային պատկանելության դեպքում, հնարավոր եղավ ցույց տալ, որ հետերոգենետիկական ԴՆԹ-ն (այլ տեսակի) ինտենսիվացնում է վաղ ստադիայում ներարկված սաղմերի աճը և աչքի բնկնող փոփոխություններ չի առաջացնում ավելի ուշ ներարկումների դեպքում, շնչալից զոզանների ավելացմանը: Հոմոգենետիկական ԴՆԹ-ն կասեցնում է սաղմերի աճը:

Աճը խթանող կամ կասեցնող ինֆորմացիայի մաքսիմալ իրացումը, դատելով քաշի մեջ առաջացած շեղումներից, նայած սաղմի տեսակին վրա է հասնում ներարկումից 2—8 օր հետո: Դրանից հետո, հավասարակշիռ վիճակը, որը հատուկ է զարգացման տվյալ տիպին, այս կամ այն չափով վերականգնվում է: Մեծ նշանակություն ունի օրգանասպեցիֆիկ լոկալիզացիայի երևույթը արդեն վաղօրոք դիտված բրոն-ալանտոիսում, տրանսպլանտացիայի ժամանակ և վերարտադրվող ԴՆԹ-ի ներառմանային ներարկումների միջոցով, որոնք ոչ միայն խթանում կամ կասեցնում են աճը, այլև ձևափոխում են օրգանների

կոմպետենտ ու հյուսվածքների մորֆոգենեզը: Երևույթների՝ տարբեր եղանակներով վերարտադրման այդ էական նմանությունների հիման վրա հնարավոր է դառնում աճի կարգավորման պրոբլեմի ռատմաստիքները և բարձրակարգ կենդանիների դիֆերենցիացիային մերձենալ անմիջական բիոբիմիակայն մեթոդներով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Винберг Г. Г. Успехи соврем. биол., 61, 274, 1966.
2. Лейбсон Л. Г. и Плисецкая Э. М. Физиол. журн. СССР, 46, 1163, 1960.
3. Магакян Ю. А. Журнал общей биол., 23, 206, 1962.
4. Магакян Ю. А. Биол. журн. Армении, 19, 2, 21, 1966.
5. Магакян Ю. А. Тез. докл. на VII Всесоюзн. съезде АГЭ, Тбилиси, 1966.
6. Магакян Ю. А., Макарян С. Р., Мосьян И. А., Петросян А. В. Тез. докл. на совещ. «Морфологические и химические изменения в процессе развития клетки», Рига, 1965.
7. Спирин А. С. Биохимия, 23, 656, 1958.
8. Туманишвили Г. Д. Некоторые вопросы регуляции роста живых тканей. Из-во «Мецниереба», Тбилиси, 1965.
9. Шмальгаузен И. И. in Roux, Arch. Entw.-Mech., 109, 1927.
10. Шмальгаузен И. И. В сб. Рост животных, ред. Капланский и др., 8, Биомедгиз, М.—Л., 1935.
11. Эшби У. Р. Введение в кибернетику, ИЛ, М., 1959.
12. Эшби У. Р. Конструкция мозга, ИЛ, М., 1962.
13. Bertalanffi L. Theoretische Biologie. Berlin, 1942.
14. Ebert J. D. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 40, 377, 1954.
15. Ebert J. D. in Aspects of Synthesis and Order in Growth. Princeton Univ. Press 69, 1956.
16. Ephrussi B. in Units of Biological Structure and Function. Acad. Press. N—Y 29, 1956.
17. Flavin B., Anfinsen C. B. J. Biol. Chem., 211, 375, 1954.
18. Korik S. A., Chantenne H. Biochim. Biophys. Acta, 13, 209, 1954.
19. Mahler H. R., Walter H., Bulbenko M., Allmann D. W. В сб. Теория информации в биологии, 125, ИЛ, М., 1956.
20. McDowell E. C., Allen E., McDowell C. G. J. Gen. Physiol., 11, 204, 1927.
21. Mirsky A. E., Pollister A. W. J. Gen. Physiol., 30, 117, 1946.
22. Murray H. A. J. Gen. Physiol., 9, 112, 1925.
23. Niu M. C. in Differentiation and Growth, Princeton Univ. Press, 155, 1956.
24. Niu M. C. Anat. Rec., 131, 585, 1958.
25. Niu M. C. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 44, 1264, 1958.
26. Niu M. C., Cordova C. C., Niu L. C. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 47, 1689, 1961.
27. Niu M. C., Cordova C. C., Niu L. C. Proc. Nat. Acad. Sci., Wash., 48, 1964, 2962.
28. Pearl R. Proc. Amer. Phyl. Soc., 63, 114, 1924.
29. Ranzi S., Gavarossi G., Citterio P. Experientia, 17, 395, 1961.
30. Saxén L., Toivonen S. J. Embryol. Exp. Morphol., 9, 514, 1961.
31. Toivonen S. Rev. Suisse Zool., 57, Suppl. 1, 51, 1950.
32. Toivonen S. Успехи соврем. биол., 55, 87, 1963.
33. Weiss P. The Chemistry and Physiology of Growth, Princeton Univ. Press, 135, 1949.
34. Weiss P. Science, 115, 487, 1952.
35. Weiss P. I. Embryol. Exp. Morphol., 1, 181, 1953.
36. Yamada T. Experientia, 14, 81, 1958.
37. Yamada T. Adv. Morph., 1, 1, 1961.
38. Yamada T., Takata K. Embryologia, 3, 69, 1956.

А. К. ПАНОСЯН, В. Г. НИКОГОСЯН

СИНТЕЗ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ ЛИШАЙНИКАМИ И СОПУТСТВУЮЩИМИ ИМ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Целью настоящей статьи является освещение вопроса интенсивности синтеза физиологически активных веществ лишайниками Армении и различными микроорганизмами, развивающимися на них в периодах их жизнедеятельности. Для решения этой задачи из различных видов лишайников [4—6] были изготовлены соответствующие суспензии, а из микроорганизмов отдельных видов — культуральные жидкости.

Для получения лишайниковой суспензии на 3 г каждого вида лишайников добавляли 100 см³ дистиллированной воды, затем нагревали при температуре 75—85°С в течение 10—15 мин., после чего раствор фильтровали через фильтр Зейца. Для получения культуральных жидкостей микроорганизмов каждый вид выращивался на специфичной для этого вида питательной среде. После 5—7 дней роста культуральные жидкости снова фильтровались фильтром Зейца. В фильтрах, полученных из лишайниковой суспензии и культуральной жидкости микроорганизмов, определялось наличие физиологически активных веществ, в том числе ауксиноподобных, гиббереллиноподобных веществ и витаминов группы В.

Активность ауксиноподобных веществ в фильтрах лишайников и лишайниковых микроорганизмов в лабораторных условиях определялась методом А. Н. Бояркина [1], позволяющим судить об активности по их влиянию на колеоптилы пшеницы. Степень активности производить гиббереллиноподобные вещества определялась методом А. Н. Бояркина и М. Дмитриевой.

Для определения влияния фильтратов лишайниковых суспензий и культуральных жидкостей микроорганизмов на рост растений, эти фильтраты были разбавлены в отношении 1 : 5 и 1 : 10.

Способность лишайников и их микроорганизмов синтезировать витамины определялась чашечным методом, разработанным Н. Д. Иерусалимским, И. В. Коновой и Н. М. Нероновой [3], причем для определения лишайниковых витаминов методом Е. Н. Одинцовой [7] из лишайников изготовлялся автолизат. Для этого на одну часть лишайникового порошка добавляли 10 частей дистиллированной воды и после размешивания раствор наполняли в пробирки, добавляли к нему 5—7 капель толуола и закрывали ватой. После 23-часового хранения в шкафах при температуре 48°С вата заменялась резиновыми пробками и в этих условиях оставлялась 4 дня. Затем содержимое пробирок фильтровалось фильтроваль-

Биологический журнал Армении, XX, № 6—3

ной бумагой, полученные фильтраты стерилизовались в автоклаве в течение 20 минут под давлением 0,5 атм. Стерильные лишайниковые фильтраты несколько раз разбавлялись, из каждого раствора бралась 0,1 см³ жидкость и наполнялась в цилиндрики, заранее помещенные в чашки Петри. В соответствии с различными видами микроорганизмов в каждой чашке находилась агаризованная питательная среда. В качестве тест-объектов использовались микроорганизмы: для витаминов В₁, В₇ *Endomyces magnusii*, для В₁₂ *Escherichia coli* 113-3; для В₅ *Zugosaccharomyces marxianus*, а для В₃, В₆ *Saccharomyces Ludwigii*.

В исследуемых фильтратах количество витаминов определялось по диаметру зоны интенсивного роста микроорганизмов вокруг цилиндриков, помещенных в чашки Петри.

Таблица 1

Влияние метаболитов лишайников на проростки гороха и колеоптили пшеницы (длина проростков в мм)

Виды лишайников	Ауксиноподобные			Гиббереллиноподобные		
	Ф и л ь т р а т ы					
	без раз- ведения	1:5	1:10	без раз- ведения	1:5	1:10
<i>Ramalina strepsilis</i>	52	65	62	59	58	58
„ <i>asahinana</i>	50	55	69	58	56	55
<i>Lecanora muralis</i>	75	72	87	46	50	58
„ <i>melanophthalma</i>	74	80	88	42	45	56
„ <i>rubina</i>	48	52	64	46	48	58
<i>Caloplaca elegans</i>	74	83	76	50	48	51
<i>Gyrophora cinerascens</i>	86	68	70	48	50	60
„ <i>cylindrica</i>	94	94	83	52	55	48
„ <i>subglabra</i>	111	100	84	54	51	52
„ <i>vellea</i>	72	80	90	50	50	53
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	71	77	81	47	48	52
<i>Peltigera praetextata</i>	74	73	86	49	51	56
<i>Leptogium saturninum</i>	80	83	80	56	57	56
<i>Xanthoria parietina</i>	86	83	78	57	55	56
<i>Cornicularia normerica</i>	80	78	82	58	56	54
<i>Diploschistes scruposus</i>	83	80	81	56	54	54
<i>Parmelia caperata</i>	70	70	78	49	57	45
„ <i>acetabulum</i>	88	84	73	60	58	58
„ <i>scortea</i>	90	76	80	56	58	58
„ <i>olivacea</i>	92	82	78	60	51	50
„ <i>sulcata</i>	72	89	84	60	54	50
„ <i>moliuscula</i>	83	83	81	61	47	45
<i>Physcia alporia</i>	74	74	82	48	49	47
Вода	74			54		
Гетероауксин 0,01%	96					
Гиббереллин 0,005%				135		

Как видно из данных табл. 1, большая часть лишайников Армении синтезирует ауксиноподобные вещества, причем у различных видов лишайников способность синтезировать физиологически активные вещества проявляется в различной степени. С этой точки зрения заслуживают внимания лишайники *Gyrophora subglabra*, *G. cylindrica*, *G. vellea*, *Parmelia scortea*, *P. olivacea*.

Как выяснилось из наших исследований, положительное влияние, оказываемое филтратами лишайников на рост coleoptилей пшеницы, зависит от плотности лишайниковой суспензии. У одних видов лишайников эта активность проявляется при более плотных растворах, у других при более разреженных. По существу это показывает, что различные виды лишайников синтезируют различное количество ауксиноподобных веществ. Весьма вероятно, что ауксиноподобные вещества в лишайниках играют определенную роль в процессах образования ризоидов и их прикреплении к субстрату. Из данных той же таблицы следует, что в общей сложности лишайники либо не синтезируют гиббереллиноподобные вещества, либо синтезируют в очень малом количестве. Некоторые лишайниковые филтраты, наоборот, сильно задерживают рост проростков гороха. По-видимому, это следует объяснить тем, что в филтратах имеются соединения, которые или ослабляют влияние гиббереллина, или задерживают рост проростков гороха.

Значительный интерес представляет способность лишайников синтезировать витамины группы В. Наши исследования в этом направлении показали, что большая часть лишайников Армении синтезирует витамины группы В. Как видно из данных табл. 2, различные виды ли-

Таблица 2
Способность лишайников синтезировать витамины группы В
(количество витаминов в 1 г лишайника в γ)

Виды лишайников	Тиамин	Пантоте- новая кислота	Никоти- новая кислота	Пиридок- син	Биотин	В ₁₂
<i>Psoralina scoparia</i>	1,1	1,0	8,6	—	0,25	0,01
„ <i>polymorpha</i>	—	7,8	8,5	0,07	0,40	—
„ <i>strepsilis</i>	—	1,4	8,7	0,07	0,48	0,05
„ <i>asahinana</i>	1,2	0,9	0,1	0,06	0,25	—
„ <i>pollinaria</i>	9,4	4,7	4,7	0,09	0,40	—
<i>Farmelia proluxa</i>	следы	—	—	—	—	—
„ <i>olivacea</i>	0,6	следы	следы	—	0,25	0,08
„ <i>conspersa</i>	—	следы	следы	—	—	—
„ <i>moliuscula</i>	—	—	следы	—	—	—
„ <i>acetabulum</i>	0,1	5,1	0,9	0,08	0,10	0,08
„ <i>scortea</i>	0,2	0,8	4,2	—	0,13	0,03
<i>Evernia prunastri</i>	—	—	—	следы	—	—
<i>Lecanora rubina</i>	—	следы	следы	следы	0,25	0,03
„ <i>muralis</i>	—	0,2	следы	—	0,25	—
„ <i>melanophthalma</i>	0,3	2,5	4,3	0,06	0,25	0,04
<i>Gyrophora veilea</i>	9,3	0,9	1,0	—	1,62	—
„ <i>subglabra</i>	0,7	—	—	0,08	1,50	0,20
„ <i>cylindrica</i>	следы	—	8,8	—	1,60	0,20
„ <i>cinerascens</i>	следы	следы	—	0,08	1,60	следы
<i>Anaptichia ciliaris</i>	4,2	1,2	1,1	—	0,38	0,01
<i>Peltigera praetextata</i>	0,9	5,0	4,3	0,02	0,19	0,01
<i>Peltigera scabrosa</i>	0,5	4,1	5,6	—	0,11	0,01
<i>Physcia pulverulenta</i>	0,7	9,1	5,0	0,03	0,36	0,03
„ <i>aipolia</i>	0,3	4,7	8,6	0,02	0,28	0,01
<i>Caloplaca elegans</i>	0,2	8,8	10,2	0,09	0,25	0,08
<i>Dermatocarpon minutum</i>	0,9	0,4	0,3	—	1,35	0,09
<i>Xanthoria parietina</i>	10,1	9,4	4,3	0,08	0,40	0,25
<i>Leptogium saturninum</i>	—	следы	—	—	0,70	—
<i>Diploschistes scruposus</i>	—	—	следы	—	0,20	—

лишайников Армении по своей способности синтезировать витамины группы В сильно отличаются друг от друга: большая часть их частично синтезирует биотин и лишь некоторая часть — В₁₂. Лишайники *Ramalina scoparia*, *R. polymorpha*, *R. strepsilis*, *R. pollinaria*, *Peltigera praetextata*, *Physcia pulverulenta*, *P. aipolia*, *Caloplaca elegans* и *Xanthoria parietina* интересны тем, что они способны в большом количестве синтезировать пантотеновые и никотиновые кислоты, виды *Ramalina pollinaria*, *Xanthoria parietina* и *Gyrophora vellea* тем, что образуют в большом количестве тиамин. Некоторые лишайники, как *Parmelia prolixa*, *P. conspersa*, *P. moliuscula*, *Evernia prunastri* не синтезируют ни один из витаминов группы В. Как видим, различные виды лишайников обладают различной способностью синтезировать как ауксиноподобные вещества, так и витамины группы В. Иногда у различных видов, принадлежащих к одному и тому же роду, эта способность проявляется в различной степени.

По способности синтезировать ауксиноподобные, гиббереллиноподобные вещества и витамины группы В наибольший интерес представляют некоторые встречающиеся в лишайниках микроорганизмы. Различные виды этих микроорганизмов по способности синтезировать физиологические активные вещества сильно отличаются друг от друга.

Результаты исследований по выявлению способности лишайниковых микроорганизмов образовывать ауксиногиббереллиноподобные вещества и витамины группы В приведены в табл. 3, 4.

Из приведенных в табл. 3 данных видно, что способностью синтезировать ауксиноподобные вещества выделяются бактерии, принадлежащие к роду *Pseudomonas*. Особенно интенсивно эти бактерии образуют ауксиноподобные вещества, когда они развиваются на питательных средах Чапека и Эшби. Разные штаммы из рода *Pseudomonas* по интенсивности образования физиологически активных веществ также отличаются друг от друга. По способности синтезировать ауксиноподобные вещества заслуживают внимания штаммы *Pseudomonas rubra* 156, *Ps. chrysea* 117, *Ps. turcosa* 227, *Pseudomonas*—150, 152, 161, 214, 219, 229 и *Ps. desmolyticum* 25, сопутствующие как правило лишайники *Parmelia olivacea*, *P. moliuscula*, *P. prolixa*, *Ramalina strepsilis*, *Lecanora rubina*, *Caloplaca elegans*. Исследования показали, что когда фильтраты культуральных жидкостей бактерий разбавляются, влияние ауксиноподобных веществ ослабевает. Как лишайники, так и многие развивающиеся на них микроорганизмы гиббереллиноподобные вещества не образуют. На проростки гороха последние влияют как вода. Микроорганизмы, развивающиеся на лишайниках Армении, весьма интересны по способности синтезировать витамины группы В. Как видно из приведенных в табл. 4 данных, штаммы *Pseudomonas tuhogenes* 166, 167, *Ps. zelinskii* 203, *Ps. fluorescens* (2)¹, 105, 211 синтезируют в довольно большом количестве тиамин (250—1000 γ/л) и пантотеновую кислоту (3100—6700 γ/л). В течение своей жизнедеятельности большинство этих бактерий образуют значительное количество

Таблица 3
Влияние метаболитов лишайниковых микроорганизмов на проростки гороха
и колесптили пшеницы (длина проростков в мм)

Виды микроорганизмов	Штаммы	Ауксиноподобные			Гиббереллиноподобные		
		Фильтраты					
		без раз- ведения	1:5	1:10	без раз- ведения	1:5	1:10

На среде Андерсона

<i>Pseudomonas zelinskii</i>	203	68	73	94	39	45	40
" "	141	62	74	82	36	39	56
" "	182	66	85	98	35	40	57
" "	141	61	87	93	36	39	56
" "	176	66	81	96	35	44	56
" <i>nyxogenes</i>	166	63	86	86	36	47	58
" <i>fluorescens</i>	(2) ¹	65	100	90	35	50	44
<i>Pseudobacterium</i>	64	80	89	100	34	50	49
<i>Bacillus</i>	85	84	88	100	38	50	45
"	120	55	92	97	40	55	51
"	202	74	74	99	31	48	66
Контроль—среда		72	80	82	31	47	51

На среде Чапека

<i>Pseudomonas desmolyticum</i>	25	111	95	88	50	53	54
" <i>fluorescens</i>	99	103	98	92	48	50	56
" "	105	107	114	74	46	54	55
" <i>chrysea</i>	112	75	108	112	51	52	50
" "	127	117	102	111	50	52	53
" <i>turcosa</i>	227	116	110	102	46	46	53
" <i>rubra</i>	156	123	102	112	41	50	54
" 0	154	112	112	106	42	51	55
<i>Pseudomonas</i>	113	103	102	102	50	50	53
"	216	116	102	106	54	48	50
"	212	119	114	107	53	51	55
<i>Mycobacterium equi</i>	195	102	115	97	38	40	53
Контроль—среда		95	100	101	44	51	50

На среде Эшби

<i>Pseudomonas</i>	152	117	101	100	44	56	52
"	161	112	94	100	41	58	53
"	229	113	104	87	40	50	58
"	150	112	102	95	38	55	57
" <i>chrysea</i>	214	113	94	86	45	58	53
" <i>desmolyticum</i>	128	103	94	82	46	50	55
" <i>rubra</i>	185	88	99	94	49	53	56
Контроль—среда	187	100	82	75	48	57	53
Гетероауксин 0,01%		90	92	91	45	51	50
Гиббереллин 0,005%		103					

пиридоксина, биотина и даже витамины В₁₂. Штаммы *Pseudobacterium* 64, *Bac. polymixa* 85, *Bac. cereus* 10, *Pseudomonas zelinskii* 203 и *Ps. fluorescens* (2)¹ синтезируют никотиновую кислоту. По этому признаку особенно выделяется штамм *Pseudobacterium* 64, культуральная жидкость которого содержит 1200 г/л никотиновой кислоты, 6900 г/л тиамина и 4200 г/л пантотеновой кислоты.

Таблица 4
Способность лишайниковых микроорганизмов синтезировать витамины группы В
(количество витаминов в 1 л культуральной жидкости в γ)

Виды микроорганизмов	Штаммы	Тиамин	Пантотеновая кислота	Никотиновая кислота	Пиридоксин	Биотин	B_{12}
<i>Pseudomonas myxogenes</i>	166	1000	3400	—	15	100	1,5
"	167	850	3100	—	28	515	1,1
" <i>zelinskii</i>	203	250	3300	450	25	120	7,2
" <i>fluorescens</i>	(2) ¹	750	4150	800	80	100	12,6
"	105	1000	6700	—	70	52	2,0
"	211	—	3100	—	45	20	2,0
" <i>denitrificans</i>	165	—	—	—	90	82	—
" <i>rubra</i>	156	—	—	—	60	53	—
"	187	—	—	—	—	следы	—
"	154	—	—	—	—	следы	—
" <i>chrusea</i>	112	—	—	—	91	—	1,2
"	127	—	—	—	следы	—	0,8
"	128	—	—	—	следы	—	—
" <i>turcosa</i>	227	—	500	—	40	—	—
"	216	—	180	—	85	60	—
<i>Mycobacterium equi</i>	195	—	—	—	—	—	2,2
"	186	—	—	—	следы	следы	0,7
<i>Pseudobacterium</i>	64	6900	4200	1200	100	35	14,4
<i>Bacillus mesentericus</i>	38	4700	3000	—	80	90	—
" <i>cereus</i>	19	4600	—	450	25	48	—
" <i>polymixa</i>	85	4500	—	720	43	250	—

В большом количестве тиамин синтезируют также штаммы *Bac. mesentericus* 38 (4700 γ /л), *Bac. cereus* 19 (4600 γ /л) и *Bac. polymixa* 85 (4500 γ /л). Они интенсивно синтезируют и витамины, биотин и пиридоксин.

По содержанию биотина выделяются штаммы *Pseudomonas myxogenes* 167 (515 γ /л) и *Bac. polymixa* 85 (2500 γ /л).

Несмотря на это в лишайниковой микрофлоре существуют микроорганизмы (принадлежащие в основном к роду *Pseudomonas*), которые не синтезируют ни один из витаминов группы В.

Институт микробиологии
АН АрмССР

Поступило 8.VII 1966 г.

Հ. Կ. ՓԱՆՈՍՅԱՆ, Վ. Գ. ՆԻԿՈԳՅԱՆ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ՔՍԲԱՔՐՈՍՆԵՐԻ ԵՎ ՆՐԱՆՆ ՌԻՆԿՅՈՂ
ՄԻԿՐՈՐԳԱՆԵՐՆԵՐԻ ՀԻՉԻՈՂՈՐԴԱԳԵՄ ԱԿՏԻՎ ՆՅՈՒԹԵՐ
ՍԵՆՏԵՐԱԼՈՒ ՌԵՍԿՈՒՐՏԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ս ճ

Հայկական ՍՍՀ-ն ունի հարուստ քարաքոսային ֆլորա, որին մշտապես ուղեկցում են որոշ տեսակի միկրոօրգանիզմներ: Վերջին տարիներում մեր կատարած ուսումնասիրությունները ցույց տվեցին, որ թե քարաքոսաները և թե նրանց վրա մշտապես բնակություն հաստատող միկրոօրգանիզմները համա-

տեղ աճելու և զարգանալու ընթացքում արտադրում են ֆիզիոլոգիապես ակտիվ միացություններ: Այդ ուղղությամբ մեր կատարած հետազոտությունները ցույց տվեցին, որ Հայկական ՍՍՀ-ում տարածված քարաքոսները հիմնականում սինթեզում են աուքսինանման նյութեր, սակայն այդ ունակությունը տարբեր տեսակի քարաքոսների մոտ դրսևորվում է տարբեր ինտենսիվությամբ: Նրանք գիրերելինանման նյութեր կամ չեն սինթեզում, կամ սինթեզում են շատ աննշան քանակությամբ:

Հայաստանի քարաքոսների մեծ մասը սինթեզում են B խմբի վիտամիններ, ըստ որում տարբեր տեսակի քարաքոսներ՝ տարբեր ինտենսիվությամբ: Կան այնպիսի քարաքոսներ, որոնք B խմբի վիտամիններ չեն սինթեզում:

Հայաստանի քարաքոսներում բնակվող միկրոօրգանիզմներն աուքսինանման նյութեր սինթեզելու ունակությամբ նույնպես միմյանցից տարբերվում են:

Աուքսինանման նյութեր սինթեզելու ունակության տեսակետից մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում *Pseudomonas* ցեղին պատկանող բակտերիաները, որոնք զարգանալով Չապեկի և էչբիի առաջարկած սննդանյութերում, սինթեզում են մեծ քանակությամբ աուքսինանման նյութեր: Քարաքոսներում շարգացող բոլոր տեսակի միկրոօրգանիզմները գիրերելինանման նյութեր չեն սինթեզում, նրանք, ընդհակառակը, ավելի շատ սինթեզում են B խմբի վիտամիններ: Այդ հատկությամբ աչբի են ընկնում նույնպես *Pseudomonas* ցեղին պատկանող բակտերիաները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бояркин А. Н. Докл. АН СССР, 59, 9, 1948.
2. Бояркин А. Н., Дмитриева М. Физиология растений, т. VI, вып. 6, 1959.
3. Иерусалимский Н. Д., Конова И. В. и Неронова Н. М. Микробиология, т. XXVIII, вып. 3, 1959.
4. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биолог. науки), т. XVI, 10, 1963.
5. Никогосян В. Г. Изв. АН АрмССР (биолог. науки), т. XVIII, 4, 1964.
6. Никогосян В. Г. Биолог. ж. Армении, т. XIX, 3, 1966.
7. Одницова Е. Н. Микробиологические методы определения витаминов, М., 1959.

А. А. АВАКЯН, И. А. МАНУКЯН

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ СТАДИИ *L. tropica*

В последние годы широко используется метод тканевых культур для изучения возбудителя паразитарных болезней (токсоплазмоз, лейшманиоз и др.). Зарубежные авторы [3—7] исследовали в основном возбудителя висцерального лейшманиоза в клетках хозяина. С. М. Дегтяревой и Д. Н. Засухиным в 1959 г. [2] впервые было проведено изучение возбудителя кожного лейшманиоза в клетках культуры ткани. Е. М. Белова [1] в 1962 г. проводила изучение в культуре ткани куриных фибробластов различных видов и штаммов лейшманий.

Целью нашего исследования явилось изучение субмикроскопической организации возбудителя кожного лейшманиоза на всех стадиях его внутриклеточного развития, установление тонких взаимоотношений между паразитом и клеткой хозяина, выяснение степени цитопатогенного действия в связи с развитием и размножением лейшманий в клетках культуры ткани.

Материал и метод. В опытах были использованы первичные культуры клеток куриных фибробластов, перевиваемые линии клеток Геля и др. Культуру выращивали в маленьких чашках Петри с применением среды «199» с добавлением 10% бычьей инактивированной сыворотки. Заражение проводилось лейптоподными формами *L. tropica*, выращенными на двухфазной питательной среде. Перед заражением среду «199» сливали и на растущую ткань добавляли, предварительно отцентрифугированную, жидкую часть двухфазной среды и оставляли для контакта лептонад с клетками ткани на 1,5—2 часа при комнатной температуре. Затем вновь добавляли питательную среду «199» и чашки помещали в термостат при 37°C.

Фиксацию проводили через 12—24—48 и 72 час. после заражения 1% забуференным раствором $O_3 O_4$ в течение 30 мин., а также 2% раствором глютаральдегида на фосфатном буфере—5 мин., с дофиксацией 1% $O_3 O_4$ в течение 30 мин. Ткань обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и заливали в смесь метакрилатов с добавлением перекиси бензоила в качестве катализатора. Для заключения в метакрилат использовали металлические кольца. Срезы получены на ультратоме LKB-Producter, окрашивали 5% водным раствором уранилацетата, а также лимоннокислым свинцом. Электронные фотографии получены на микроскопе JEM-6C при 80 kw.

Параллельно с помощью светового микроскопа проводилось исследование зараженной культуры ткани в окрашенных препаратах.

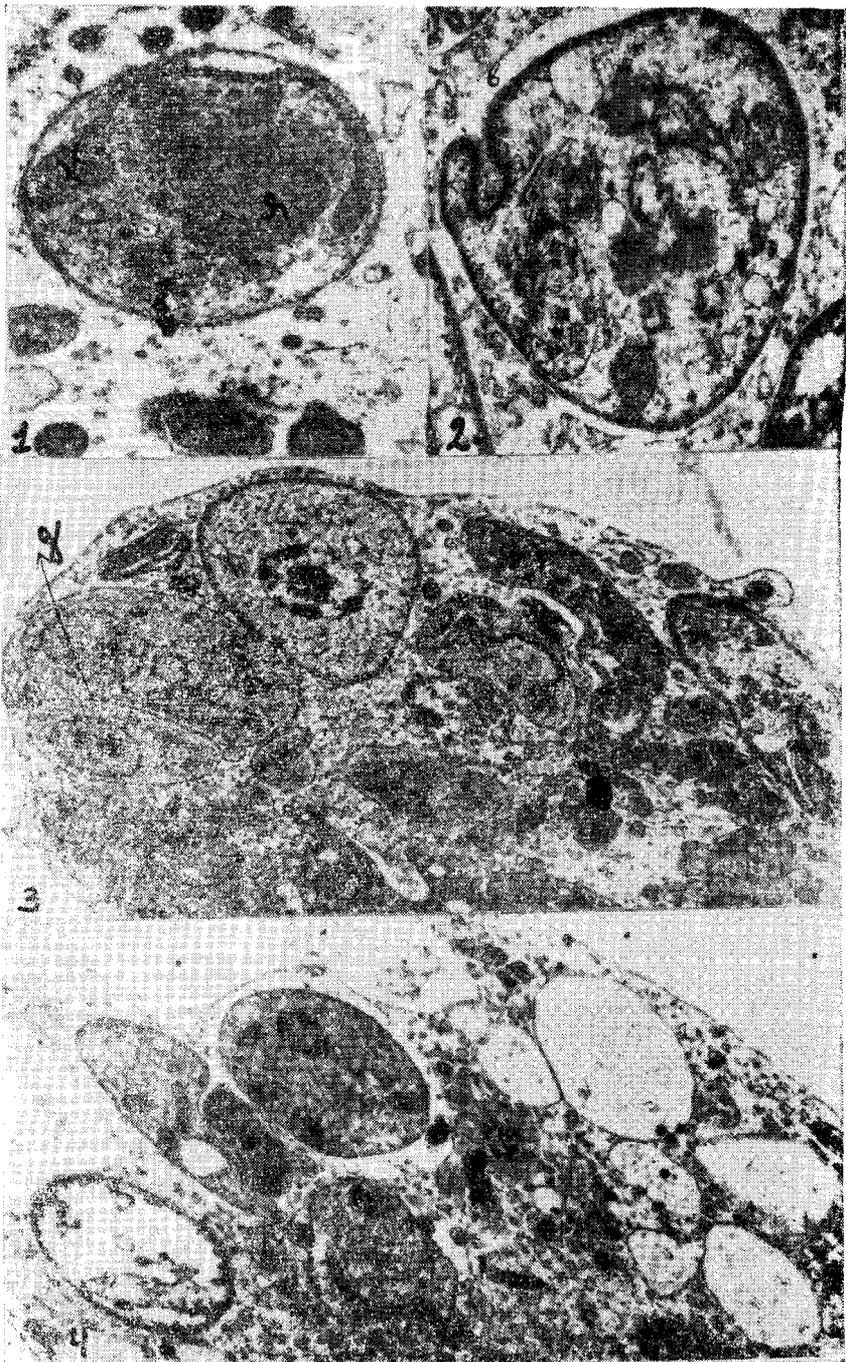


Рис. 1—2. 24 часа после заражения. $\times 27.000$. $0,5\mu = 13,5$ мм. Рис. 3. 48 часов после заражения. $\times 12.000$ $1\mu = 12$ мм. Рис. 4. 72 часа после заражения. $\times 10.000$ $1\mu = 10$ мм. Условные обозначения: я — ядро, к — кинетопласт, в — вакуоль, д — продольное деление лейшманий.

Результаты и обсуждение. Исследование проводили в динамике инфекционного процесса.

Через 12 час. после заражения все паразиты имели лептомонадную форму и находились вне клеток в культуральной жидкости. В клетках культуры ткани заметных изменений не обнаружено.

Через 24 час. отмечается массовое проникновение лептомонад в клетки, при этом в клетках паразиты округляются и, теряя жгут, переходят в лейшманиальную форму. Отдельные лейшмании в клетках фибробластов кур (ФЭК) заключены в вакуоль. Число пораженных клеток невелико (рис. 1—2).

Через 48—72 час. число пораженных клеток увеличено. Клетки культуры подвержены частичному разрушению. Ядро клетки оттесняется к периферии и деформируется. В цитоплазме имеется много больших и малых вакуолей. В больших вакуолях содержатся остатки погибших лейшманий. Монослой клеток нарушается и клетки фибробластов лежат группами в одиночку. В цитоплазме лейшмании нередко лежат беспорядочно, по 8—10 особей в каждой клетке. Встречаются делящиеся формы лейшманий, заключенные в вакуоль. В среде почти не встречается лептомонадных форм. Крайне редко отмечается выход лейшманиальных форм в культуральную жидкость. Вышедшие из клеток паразиты часто дегенерированы (рис. 3—4).

Изучаемая нами система «лейшмания-клетка» является недостаточно благоприятной как для паразита, так и для клеток хозяина, ибо наряду с наличием в клетках делящихся форм лейшманий имеет место и дегенерация паразита. Однако в этой системе возможно хорошо изучить моменты инвазии и внутриклеточного расположения лептомонад, а также их переход в лейшманиальную форму. По данным наших наблюдений, лептомонады активно проникают в клетку с повреждением ее поверхностной оболочки. Цитопатические изменения в клетке обусловлены развитием и размножением внутриклеточных паразитов.

Ереванский государственный университет
и Институт эпидемиологии и микробиологии
им. Н. Ф. Гамалеи АНМ СССР, г. Москва

Поступило 27.II 1967 г.

Ա. Ա. ԱՎԱԿՅԱՆ, Ի. Ա. ՄԱՆՈՒԿՅԱՆ

L. TROPICA-ի ՆԵՐՔԶՁԱՅԻՆ ՍՏԱԴԻԱՅԻ ԷԼԵՎՏՐՈՆՍԻԿՐՈՍԿՈՊԻԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

L. tropica-ի էլեկտրոնմիկրոսկոպիական ուսումնասիրության համար օգտագործվել են հավի ֆիբրոբլաստների առաջնային կուլտուրան և Hela-բջիջները: Բջիջների վարակումը կատարվել է L. tropica-ի լեպտոմոնադ ձևերով: Ուսումնասիրությունը կատարվել է վարակման պրոպեի տարբեր էտապներում:

Վարակումից 24 ժամ հետո նկատվում է, որ լեպտոմոնադները թափանցում են բջիջների մեջ, կորցնելով իրենց մտրակը, փոփոխվում են լեյշմանիալ ձևերի և կիսվելով բազմանում են:

48—72 ժամ հետո վարակված ու ձևափոխված բջիջների թիվն աճում է:

Բջջի վրա լեյշմանիայի ցիտոպաթոզեն ազդեցությունը պայմանավորված է ներբջջային ձևերի զարգացման ու բազմացման երևույթով:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Белова Е. М. Зоологический журнал, т. 43, вып. 12, 1961—62, 1964.
2. Дегтярева С. М., Засухин Д. Н. Медицинская паразитология и паразитарные болезни, т. 28, 6, 706—709, 1959.
3. Belle E. A. Canad. Med. Association J., v. 79, 9, 726—728, 1958.
4. Gavrillov W. et Laurencin S. Ann. Soc. Belge Medicine Tropicale, v. 18, 1, 41—56, 1933.
5. Hawking F. Traus Roy. Soc. of Trop. Med. and Hygiene, v. 41, 4, 545—554, 1948.
6. Lelijveld Z. et Atanasiu P. Ann. Inst. Pasteur, v, 110, 5, 788—791, 1966.
7. Lupasco Gh. et al. Arch. Roum de Pathologie experimentale et de microbiologie, v. 22, 1, 167—171, 1963.

Н. Е. САРАФЯН

ОДНА ЗАДАЧА О МНОГОУРОВНЕВЫХ СИСТЕМАХ УПРАВЛЕНИЯ

Большое значение имеет математическое моделирование многоуровневых систем управления. Это прежде всего объясняется тем, что благодаря такой структуре системы увеличивается гибкость, надежность, точность реакции на внешние изменения.

Под многоуровневой системой управления предположим систему, состоящую из нескольких уровней управления, где каждый уровень обладает следующими свойствами:

- 1) корректирует решение, полученное в низших уровнях;
- 2) определяет состояние системы в новой среде (расширенной).

Из этих свойств видно, что, во-первых, уровни будут располагаться определенным порядком; во-вторых, любое решение, выработанное в низших уровнях, многократно уточняется со стороны высших при их включении в работу, в третьих, ясно, что самый низкий уровень не будет обладать первым свойством. С другой стороны, для остальных уровней обладание этими свойствами является необходимым и достаточным условием, так как и в противном случае мы приходим к обычным системам управления, посредством которых, как известно, трудно моделировать системы управления вышеуказанного типа.

Известно, что при изменении окружающей среды живой организм изменяет свое поведение. Но выбор подходящего (оптимального) поведения в соответствующих средах является задачей управления (точнее вариационного типа): надо так реагировать на внешние воздействия, чтобы в результате получить наибольшую пользу (иными словами, обеспечить выживание). Поэтому целью нашей задачи моделирования мы выбрали процесс формирования поведения животных, используя некоторые известные принципы (иерархические [3]) построения центральной нервной системы высших животных. Следовало выяснить, каким образом и по каким принципам мозг животного организует поведение, обеспечивающее его выживание в непрерывно изменяющейся среде.

Говоря о мозге, будем понимать некую систему, состоящую из нескольких уровней, которые предназначены, главным образом, для анализа поступающей (афферентной) информации и интеграции этой информации в форме полезного действия*. Нас не интересует топология (структура), которая обеспечивает заданное действие. Мы здесь понимаем

* Здесь и в дальнейшем под «действием» организма будем подразумевать любую реакцию на любое воздействие извне, а под «поведением» совокупность действий.

таемся найти такой алгоритм, придерживаясь которого, система получила бы наибольшую пользу. Исходя из этого следует, учитывая существующие биологические факты, попытаться формализовать некоторые стороны работы ц. н. с. с помощью многоуровневых систем управления.

При работе мозга, то есть при формировании некоторого поведения, оказывается, что действие (реакция), выбранное в низших уровнях головного мозга (например, в продолговатом мозге), корректируется при включении в работу последующих уровней (например, мозжечка). Это означает, что вырабатываемая в низших уровнях системы реакция одновременно контролируется со стороны всех уровней, участие которых в формировании данного поведения является необходимым и достаточным условием. Поведение является оптимальным, если оно обеспечивает лучшее выживание. Вследствие такой работы последующие уровни всегда ведут себя в роли объединяющего, подчиняющего все действия остальных (низких) уровней. Интегративная деятельность высших уровней проявляется все более четко и тонко при увеличении числа уровней и достигает своего совершенствования на последнем уровне, то есть в коре больших полушарий и т. д. [4].

При моделировании, для простоты (не заботясь пока об изоморфизме) можно допустить, что биологическая многоуровневая система построена по следующему принципу.

Пусть имеется n уровней ($n=2, 3, 4, \dots$) управления, причем каждый уровень управления отличается от предыдущего числом управляющих переменных. С увеличением нумерации уровня управления число управляющих в нем переменных увеличивается, причем на одно. Так, пусть на первом уровне фигурирует переменная x_1 . Под x_i (и для любого $x_i: i=2, 3, 4, \dots$) можно подразумевать коллективное действие совокупности нейронов определенного центра*. А под центром, следуя Ухтомскому, можно принять группу клеток, деятельность которых является необходимым и достаточным условием для обеспечения данной функции организма. Естественно предположить, что эти «действия» имеют свои ограничения и изменяются в некотором, допустимом интервале, скажем, в интервале $0 \leq x_1 \leq c_1$, где $c_1 \geq 0$ есть некоторое число. Любому $x_1 \in [0, c_1]$ сопоставим некоторую функцию, которая оценивает выбранное значение. Пусть эта оценочная функция будет $\varphi_1(x_1)$. Следовательно, любому x_1 соответствует некоторое значение оценочной функции. Допустим, что на втором уровне фигурируют переменные x_1 и x_2 и ограничение на возможное изменение переменных имеет вид $0 \leq x_1 + x_2 \leq c_1$. Пусть функция $\varphi_2(x_1, x_2)$ представляет собой оценочную функцию на этом уровне и т. д. На n -ом уровне имеются переменные x_1, x_2, \dots, x_n с ограничениями в виде $0 \leq x_1 + x_2 + \dots + x_n \leq c_n$ и оценочная функция $\varphi_n(x_1, x_2, \dots, x_n)$. Таким образом, число переменных в функции определяет соответствующий уровень в иерархии. Каждо-

* В самом простейшем случае x_i можно связывать, например, с общим числом возбужденных нейронов данного нервного центра.

му уровню соответствует некоторая функция и все связи между элементами заменены только соотношениями типа $\sum_{i=1}^k x_i \leq c_k$, $k = 1, 2, \dots, n$

$x_i \geq 0$, $i = 1, 2, \dots, n$. Заметим, что такое соответствие между уровнями и функциями многих переменных чисто формальное. Можно легко видеть, что в результате такой формализации функционирование системы с уровнями заменена максимизацией суммы функций.

$$\varphi_i(x_1, x_2, x_3, \dots, x_i) \quad i = 1, 2, \dots, n,$$

где между переменными существуют определенные соотношения.

Точнее, это можно формулировать так: максимизировать сумму

$$\sum_{i=1}^n \varphi_i(x_1, x_2, \dots, x_i), \quad (2)$$

где переменные удовлетворяют следующим условиям

$$\begin{aligned} \text{а)} \quad & \sum_{i=1}^k x_i \leq c_k, \quad k = 1, 2, \dots, n \\ \text{б)} \quad & x_i \geq 0 \quad i = 1, 2, \dots, n \end{aligned} \quad (3)$$

Следует отметить, что переменные x_i , $i = 1, 2, \dots, n$ могут удовлетворять также некоторым другим условиям разного характера. Однако не будем их рассматривать.

Приступим к максимизации функции (2) с условиями (3). Для этого используем методы динамического программирования. Процесс оптимизации, как обычно, осуществляется по этапам: сначала максимизируется функция последнего этапа, потом рассматриваются максимизации функции последних двух этапов и т. д. Для нашего случая этот принцип применяется с некоторой модификацией. Сначала максимизируем последний уровень, где стоит функция n переменных. Но вместо максимизации

функции $\varphi_n(x_1, x_2, \dots, x_n)$ с условием $\sum_{i=1}^n x_i \leq c_n$, находим максимальные значения несколько измененной функции, а именно $\varphi_n(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-1}^0, x_n)$, где x_i^0 — некоторые фиксированные значения переменных x_i при условии $x_n \leq c_n$. На втором этапе будем максимизировать не функции

$$\varphi_{n-1}(x_1, x_2, \dots, x_{n-1}) + \varphi_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \quad (4)$$

с условием

$$\sum_{i=1}^k x_i \leq c_k \quad k = n-1, n \quad (5)$$

а функции вида

$$\varphi_{n-1}(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}) + \varphi_n^1(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, x_n) \quad (6)$$

с условием

$$x_{n-1} \leq c_{n-1} \quad x_{n-1} + x_n \leq c_n, \quad (7)$$

где x_i^0 , как и выше фиксированные значения x_i , $i = 1, 2, \dots, n-2$ и т. д.

Выведем рекуррентное соотношение, связывающее предыдущие этапы максимизации с последующими. Сначала напомним процесс максимизации последних двух этапов в более удобном виде. Для последнего уровня имеем

$$f_n(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-1}^0, c_n) = \max_{x_n \leq c_n} \varphi_n(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-1}^0, x_n), \quad (8)$$

а для двух последних

$$\begin{aligned} f_{n-1}(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-2}^0, c_{n-1}, c_n) = & \max [\varphi_{n-1}(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}) + \\ & + \varphi_n(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, x_n)] = \max_{x_{n-1} \leq c_{n-1}} [\varphi_{n-1}(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}) + \\ & + \max_{x_n \leq c_n - x_{n-1}} \varphi_n(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, x_n)]. \end{aligned} \quad (9)$$

Для того чтобы получить рекуррентное соотношение, позволим в (8) изменить x_{n-1} на интервале $[0, c_{n-1}]$. Тогда для любого $x_{n-1} \in [0, c_{n-1}]$, как параметра, мы имеем

$$f_n(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, c_n) = \max_{x_n \leq c_n} \varphi_n(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, x_n), \quad (10)$$

если предположить, что x_{n-1} и x_n не зависят друг от друга.

Второе слагаемое (9) представляет одномерную задачу и поэтому его можно заменить через $f_n(x_1^0, x_2^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, c_n - x_{n-1})$. В (10) заменено $c_n - x_{n-1}$, так как x_{n-1} и x_n связаны с (7). В итоге имеем

$$\begin{aligned} f_{n-1}(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, c_n) = & \max_{x_n \leq c_{n-1}} [\varphi_{n-1}(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}) + \\ & + f_n(x_1^0, \dots, x_{n-2}^0, x_{n-1}, c_n - x_{n-1})]. \end{aligned} \quad (11)$$

Рассуждая аналогичным образом, легко получить остальные рекуррентные соотношения

$$\begin{aligned} f_r(x_1^0, \dots, x_{r-1}^0, c_r, \dots, c_n) = & \max_{x_r} [\varphi_r(x_1^0, \dots, x_{r-1}^0, x_r) + \\ & + f_{r+1}(x_1^0, \dots, x_{r-1}^0, x_r, c_{r+1} - x_r, x_r, \dots, c_n - x_r)] \end{aligned} \quad (12)$$

для любого $r = 1, 2, \dots, n-1$.

Заметим, что при решении поставленной задачи мы использовали метод динамического программирования в таком виде, что оптимальное поведение формировалось снизу, т. е. для любого на первом уровне, остальные уровни вместе работали наилучшим образом и т. д. Можно показать также справедливость формирования поведения по обратному пути, т. е. сверху. Это означает, что для любого $x_n \in [0, c_n]$ остальные уровни в этом случае также работают вместе наилучшим образом. Для этого случая аналогичным образом можно написать рекуррентное соотношение, позволяющее формировать оптимальное поведение системы, начиная сверху.

Так, например, соотношения:

$$\begin{aligned} \hat{f}_r(c_1, c_2, \dots, c_r, x_{r+1}^0 \dots x_n^0) = \max_{x_r} f_{r-1}(c_1, \dots, c_{r-2}, \\ \min(c_{r+1}, c_r - x_r), x_r, x_{r+1}^0 \dots x_n^0) \end{aligned} \quad (13)$$

для $r = 2, 3, 4, \dots$ и для $r = 1$

$$\begin{aligned} \hat{f}_1(c_1, x_2^0, \dots, x_n^0) = \max_{x_1} [\varphi_2(x_1, x_2^0, x_3^0, \dots, x_n^0) + \\ + \varphi_{n-1}(x_1, x_2^0, \dots, x_{n-1}^0) + \dots + \varphi_1(x_1)] \end{aligned} \quad (14)$$

приводят к требуемому результату. Математически ни один из них не обладает особым преимуществом и дает одинаковый результат.

Таким образом, формально имеются два возможных способа формирования оптимального поведения. Какой именно из этих путей свойствен работе мозга? Имеются ли случаи, где участвует один способ, а в другом — второй способ формирования оптимального поведения и если имеются такие случаи, то какое биологическое преимущество между ними. Постановка физиологических экспериментов для ответа на эти вопросы нам кажется интересным как с чисто теоретической, так и с прикладной точек зрения.

Лаборатория нейробионики
АН АрмССР

Поступило 8.VIII 1966 г.

Ն. Ե. ՍԱՐԱԳՅԱՆ

ՉԵԿԱՎԱՐՄԱՆ ԲԱԶՄԱՄԱԿԱՐԳՎԱԿ ՍԻՍՏԵՄՆԵՐԻ ՄԻ ԿՆԳՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու ռ

Հոգիածում փորձ է արված կենտրոնական նյարդալին համակարգության աշխատանքը բացատրել ղեկավարման բազմամակարդակ սիստեմների օգնությամբ: Այդ նպատակով պարզեցվել են կենտրոնական նյարդալին համակարգության կապերը և կառուցվածքը: Այսպես, օրինակ, հաշվի չի առնված կեղևի կապը գլխուղեղի ստորին բաժինների հետ: Որոշ ֆորմալ մոտեցումից հետո կենտրոնական նյարդալին համակարգության աշխատանքը բերվել է բազմամակարդակ սիստեմների աշխատանքին: Սիստեմի լավագույն (օպտիմալ) վարքը գտնելու համար օգտագործվել են դինամիկ ծրագրման մեթոդները: Հիմնը վելով օպտիմալության սկզբունքի վրա, ստուգվել է անդրադարձ (ռեկուրենտ) առնչությունը, որի միջոցով որոշվում է սիստեմի վարքը որոշակի, գեոմետրիկ նացված միջավայրերում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Беллман Р. Динамическое программирование. Изд. ИЛ, М., 1960.
2. Беллман Р. Процессы регулирования с адаптацией. Изд. Наука, М., 1964.
3. Орбели Л. А. Избранные труды, т. II, изд. АН СССР, М., 1962.
4. Шерингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. В кн. Рефлекторная деятельность спинного мозга. Пер. с англ. д-ра А. А. Линдберга. Под ред. проф. Л. А. Орбели, М.—Л., Биомедгиз, 1935.

Г. Т. КАЗАРЯН

ВЛИЯНИЕ ДИНИТРОФЕНОЛА И ЭТИЛЕНДИАМИНТЕТРА- АЦЕТАТА НА ДЫХАНИЕ КОРЕШКОВ

В литературе имеются многочисленные работы по влиянию динитрофенола (ДНФ) и этилендиаминтетраацетата (ЭДТА) на обмен веществ живой клетки. Исследования последних лет [3] показали, что ДНФ является не только ингибитором окислительного фосфорилирования и дыхания, но и действует на синтез белков в живой клетке.

Специфическое действие ДНФ на процесс окислительного фосфорилирования живой клетки проявляется в том, что становится невозможным синтез новых молекул аденозинтрифосфата (АТФ), и следовательно, нарушается энергетический обмен клетки.

Е. Нидерганг-Камьен и Леопольд [5] изучали влияние ряда химических агентов на интенсивность дыхания и на транспорт ауксина в тканях изолированных участков стебля подсолнечника. Они обнаружили, что ДНФ полностью ингибирует транспорт ауксина в концентрациях, стимулирующих дыхание. Йодацетат, трийодбензойная кислота и другие ингибиторы сульфгидрильных групп сильно тормозят передвижение ауксина в исследуемой ткани при концентрациях, не угнетающих дыхание. Высокие концентрации ДНФ и других ингибиторов, угнетающих дыхание, полностью подавляют также транспорт ауксина. Из этих опытов авторы приходят к выводу, что полярное передвижение ауксина ингибируется теми же соединениями, что и дыхание.

Марре и Форти [4] изучали действие ауксина на уровень содержания АТФ в тканях растений в связи с вызываемым им увеличением интенсивности дыхания. Авторы задались целью выяснить, какие именно метаболические изменения в тканях растений, обработанных ауксином, являются непосредственной причиной активирования дыхания. Одной из возможных причин они считают увеличение использования энергии макроэнергетических фосфатных связей и понижение отношения АТФ/АДФ, что может стимулировать окислительные реакции. Кроме того, в этих экспериментах сравнивалось действие ДНФ и ауксина на интенсивность дыхания, учитывая при этом, что ДНФ является одним из наиболее характерных ингибиторов накопления АТФ, разобщающего фосфорилирование и дыхание.

В наших экспериментах изучалось влияние 10^{-2} М раствора ДНФ на интенсивность дыхания трехдневных проростков *Vicia faba*. Проростки выдерживались в 10^{-2} М растворе ДНФ 1 мин., 5, 20, 60, 90 мин., после чего промывались в проточной воде и переносились в аппарат

Варбурга для определения интенсивности дыхания. Интенсивность дыхания определялась мкл O_2 на 1 г сырого веса за 60 мин.

Таблица 1
Влияние ДНФ на интенсивность дыхания проростков *Vicia faba*

Варианты	Контроль	Экспозиция в растворе ДНФ				
		1 мин.	5 мин.	20 мин.	60 мин.	90 мин.
Интенсивность дыхания	$400,3 \pm 11,0$	$200,3 \pm 4,0$	$42,5 \pm 0,5$	$17,2 \pm 0,4$	$13,6 \pm 0,1$	$11,8 \pm 0,0$

Анализ данных показывает, что ДНФ оказывает разобщающее действие на дыхательный процесс проростков. Ингибирующее влияние ДНФ сильнее проявляется при длительных экспозициях. Так, если при 1 мин. экспозиции в растворе ДНФ интенсивность дыхания равна 200 мкл O_2 , то при 90 мин. экспозиции она уже составляет всего 11,8 мкл O_2 , т. е. интенсивность дыхания почти в 18 раз уменьшается.

Согласно литературным данным, ЭДТА в какой-то мере является восстановителем уровня окислительного фосфорилирования, ингибированного ДНФ.

В опытах Скулачева [2] ЭДТА повышало оптическую плотность митохондрий. По мнению ряда ученых, восстанавливающее действие ЭДТА заключается в адсорбировании Ca^{++} с клеточных стенок, вследствие чего проницаемость клетки повышается.

В проведенных экспериментах нами было обнаружено восстанавливающее, после действия ДНФ, действие ЭДТА на интенсивность дыхания корешков. Восстанавливающее действие ЭДТА проявляется также при регистрации сверхслабого свечения корешков *Triticum vulgare* [1], процесс окислительного фосфорилирования у которых был ингибирован ДНФ.

После выдерживания проростков определенное время в растворе ДНФ, они промывались в проточной воде и подвергались 20 мин. экспозиции в 10^{-2} М растворе ЭДТА, после чего определялась интенсивность дыхания.

Результаты эксперимента показывают, что 20-минутное пребывание проростков в растворе ЭДТА повышает интенсивность дыхания приблизительно в 1,5—1,7 раза по сравнению с интенсивностью дыхания проростков, подвергшихся только действию ДНФ.

Известно, что концентрация динитрофенола 10^{-2} М очень высокая и мы задались целью проверить: обратимо ли действие динитрофенола такой концентрации на процесс дыхания в условиях, когда после экспозиции в растворе динитрофенола проростки переносятся в раствор ЭДТА.

Опыт был поставлен по следующей схеме: корешки выдерживались в растворе динитрофенола 10^{-2} М 60 мин., а затем по истечении экспо-

Таблица 2
Влияние ДНФ и ЭДТА на интенсивность дыхания проростков
(в мкл O_2 на 1 г сырого веса за 60 мин.)

Варианты	Контроль	Экспозиция в растворе ДНФ				
		1 мин.	5 мин.	20 мин.	60 мин.	90 мин.
Интенсивность дыхания	400,3±11,0	200,3±4,0	42,5±0,5	17,2±0,4	13,6±0,1	11,8±0,0
	20-мин. экспозиция в растворе ЭДТА					
	417,1±6,0	346,5±1,6	60,2±1,0	54,9±3,5	28,0±1,0	24,6±0,0

зичии переносились в раствор этилендиаминтетраацетата на 20, 60 и 80 мин.

Таблица 3
Влияние различных экспозиций 10^{-2} М раствора ЭДТА на процесс дыхания проростков, ингибированного ДНФ

Варианты	Контроль	ДНФ 60 мин.	Экспозиция в растворе ЭДТА		
			20 мин.	60 мин.	90 мин.
Интенсивность дыхания	223,0±12,8	26,4±5,0	86,0±3,3	92,5±6,0	187,7±4,2

Анализ данных, приведенных в табл. 3, показывает, что происходит восстановление процесса дыхания, ингибированного динитрофенолом, в экспозиции 80 мин. на 84,3% по сравнению с контролем.

Следующий опыт преследовал цель «самовосстановления» дыхания проростков в 10^{-3} М растворе КСI после 60 мин. экспозиции в ДНФ. Проростки выдерживались в растворе динитрофенола 60 мин., а затем переносились в 10^{-3} М раствор КСI на 40, 80 и 140 мин.

Таблица 4
Влияние различных экспозиций в 10^{-3} М растворе КСI на процесс дыхания, ингибированного ДНФ

Варианты	Контроль	ДНФ 60 мин.	Экспозиция в растворе КСI		
			40 мин.	80 мин.	140 мин.
Интенсивность дыхания	323,6±6,8	34,5±2,5	66,7±1,2	72,8±4,8	115,9±4,4

Данные табл. 4 показывают, что «самовосстановление» процесса дыхания достигает наибольшей величины при экспозиции 140 мин. в растворе КСI и составляет 35,8% от контроля.

В ы в о д ы

1. Дыхание корешков *Vicia faba*, ингибированное динитрофенолом, восстанавливается этилендиаминтетраацетатом.

2. Концентрация динитрофенола 10^{-2} М не токсична для корешков. Его действие на растительный организм обратимо.

Армянский институт земледелия,
лаборатория биофизики

Поступило 14.XII 1966 г.

Հ. Տ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

ԴԻՆԻՏՐՈՖԵՆՈՒԻ ԵՎ ԷԹԻԼԵՆԴԻԱՄԻՆՏԵՏՐԱԱՅԵՏԱՍԻ ԱԶՂԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ԱՐՄԱՏԻԿՆԵՐԻ ՆՆՂԱՌՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո ւ փ ո ս լ ո ս

Հոդվածում ուսումնասիրված է ԴՆՖ 10^{-2} կոնցենտրացիայի ազդեցությունը բույսերի ծիլերի շնչառության վրա:

ԴՆՖ-ի լուծույթում շնչառությունը վերականգնվում է 10^{-2} էԴՏԱ-ի լուծույթում 20 րոպեի ընթացքում, որի շնորհիվ տեղի է ունենում բջիջների էներգետիկ աստիճանի վերականգնում: ԴՆՖ-ով խախտելիս:

Շնչառության վերականգնումը և ինքնավերականգնումը 10^{-2} Մ էԴՏԱ լուծույթում և 10^{-3} KCl լուծույթում, ասում է այն մասին, որ ԴՆՖ-ի այդպիսի բարձր խտության ազդեցությունը, ինչպիսին է 10^{-2} -ը, բուսական օրգանիզմի վրա թողնում է հետադարձ ազդեցություն:

Л И Т Е Р А Т У Р А

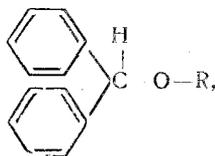
1. Կազարյան Գ. Դ., Առաքյան Ը. Մ., Ադջյան Ի. Ս. Биологический журнал Армении АН АрмССР. XIX. 8, 1966.
2. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. Изд-во АН СССР, М., 1962.
3. Grillo M. A., Caffiero M. Biochim. et biophys. acta, p. 2, 1, 1964.
4. Marre E. and Forti G. Physiol. plantarum. 10, 2, 1958.
5. Niedergang-Kamien E. and Leopold A. C. Physiol. plantarum. 10, 1, 1957.

Г. А. МЕДНИКЯН

К ФАРМАКОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ СОЛЕЙ ДИМЕТИЛАМИНОЭТАНОЛА И ХЛОРГИДРАТОВ ДИМЕТИЛ- АМИНОЭТИЛЕНОВЫХ ЭФИРОВ БЕНЗГИДРОЛА

Установлено, что область применения противогистаминных препаратов не ограничивается так называемыми аллергическими заболеваниями, они весьма эффективны при ряде нервных заболеваний, таких, как хорея, паркинсонизм, подкорковый энцефалит с гиперкинезом, синдром Меньера и др. Таким образом, противогистаминные препараты обладают весьма разносторонней терапевтической активностью.

Активными противогистаминными соединениями являются простые аминоэфиры бензгидрола, имеющие общую формулу:



где R является углеродной цепью, заканчивающейся первичным, вторичным или третичным азотом. Наиболее активными являются эфиры с остатками третичных аминов, эфиры с остатками вторичных аминов менее активны и наименее активны с остатками первичных аминов.

Соединения № 1—8 (таблица) были синтезированы в Институте тонкой органической химии АН АрмССР О. Л. Миджояном и Н. М. Морозовой. Наша цель была провести некоторый сравнительный фармакологический анализ указанных соединений. Исследовалась противогистаминная активность на кошках, где показателем служила степень гипотензивного действия гистамина под влиянием исследуемых соединений. После внутривенного введения наркотизированным кошкам исследуемых соединений в дозе 0,5—5 мг/кг веса животного эффект от гистамина, введенного внутривенно в дозе 1—2 γ /кг, в той или другой степени уменьшался. При этом выяснилось, что наибольшей противогистаминной активностью обладает хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола; 0,5 мг/кг этого соединения полностью и на продолжительное время снимает гистаминный гипотензивный эффект, вызываемый дозой 1 γ /кг. Через 3 часа гистаминный эффект восстанавливается лишь на 30%.

По противогистаминной активности на кровяном давлении следующее место может занять хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола (бенадрил), который в дозе 0,5 мг/кг снижает гистаминовый гипотензивный эффект от дозы 2 γ /кг лишь на 30%. Хлоргидрат

диметиламиноэтилового эфира ортометилбензгидрола (дисипал) и хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира метаметилбензгидрола обладают сравнительно еще меньшей противогистаминной активностью. В дозе 1 мг/кг они снижают гистаминную гипотензию лишь на 20—25%.

Что же касается хлорбензилгидрилата диметиламиноэтанола и его метиловых производных, то их противогистаминная активность выражена еще слабее, особенно у хлорбензилгидрилата диметиламиноэтанола: 5 мг/кг этого соединения снижает гистаминную гипотензию лишь на 10% (таблица).

Противогистаминное влияние исследуемых соединений обнаружилось и на гладкой мускулатуре изолированных кишечных отрезков морской свинки.

На этом объекте наибольшая активность также выявлена у хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола. В концентрации $5 \cdot 10^{-9}$ он снижает гистаминную контрактуру кишечного отрезка, вызванную гистамином в концентрации $1 \cdot 10^{-7}$ на 75%, а в концентрации $1 \cdot 10^{-8}$ снимает полностью. На этом объекте к предыдущему соединению по своей активности приближается хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола, который в концентрации $1 \cdot 10^{-9}$ снижает гистаминовую контрактуру на 60%, а в концентрации $1 \cdot 10^{-8}$ снимает полностью. Хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира ортометилбензгидрола в концентрации $5 \cdot 10^{-8}$ снижает гистаминную контрактуру лишь на 20%, а остальные соединения оказались еще менее активными, они в концентрации $5 \cdot 10^{-7}$ снижали гистаминную контрактуру лишь на 25—50% (таблица).

Таким образом, было установлено, что наиболее активным противогистаминным действием из исследованных соединений обладает хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола. Следующее место по своей активности занимает хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола (бенадрол, димедрол). Остальные соединения оказались более слабыми антигистаминными препаратами.

Общее действие и токсичность. Картина общего действия исследуемых веществ неодинакова у всех животных.

После подкожного введения белым мышам токсических доз хлорбензилгидрилата диметиламиноэтанола и его метиловых производных, а также хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола у животных появляется вялость, ограниченность движений, атаксия, в особенности задних конечностей, понижение рефлексов, в то время как у хлоргидратов диметиламиноэтилового эфира бензгидрола и его орто- и метаметиловых производных вскоре после введения токсических доз развиваются спонтанные, часто повторяющиеся продолжительные клонико-тонические и тетанические судороги. Смерть наступает от паралича дыхания.

Степень токсичности исследуемых веществ колеблется в широких пределах. LD_{50} при подкожном введении белым мышам равняется: для хлорбензилгидрилата диметилаэтанола 75,4 мг/кг, для хлорортометилбенз-

гидрилата диметиламиноэтанола 200 мг/кг, для хлорметаметил бензгидрилата диметиламиноэтанола 262 мг/кг, для хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира бензгидрола 50 мг/кг, для хлоргидрата диметилового эфира ортометилбензгидрола 260 мг/кг, для хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира метаметилбензгидрола 360 мг/кг и для хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола 600 мг/кг (таблица).

По зависимости степени токсичности исследуемых веществ от их химической структуры можно заключить, что включением метилового радикала как у хлорбензгидрилата диметиламиноэтанолов, так и в хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола токсичность снижается, причем снижение неуклонно прогрессирует по мере изменения положения метилового радикала из орто- в паразположение.

Вообще же хлорбензгидрилата диметиламиноэтанола и его метиловые производные токсичнее хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира бензгидрола и его метиловых производных. Наименее токсичным при подкожном введении белым мышам оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, LD_{50} —600 мг/кг.

Влияние на элементы вегетативной нервной системы изучалось как на целых животных, так и на изолированных органах. В остром опыте на кошках изучалось влияние исследуемых соединений на проведение возбуждения по системе блуждающего нерва. Показателем служила реакция кровяного давления при раздражении индукционным током шейного ствола блуждающего нерва до и после внутривенного введения веществ. Опыты показали, что исследуемые вещества обладают парасимпатикотропным действием. Наиболее активным оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира ортометилбензгидрола, который в дозе 0,25 мг/кг снимал реакцию кровяного давления на раздражение блуждающего нерва на 70%, а наименее активным оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, который в дозе 1 мг/кг снижал реакцию на 45% (таблица).

Через час проводимость возбуждения по блуждающему нерву полностью восстанавливалась. На целом животном обнаружено также холинолитическое действие, выражающееся в уменьшении гипотензивного эффекта при внутривенном введении ацетилхолина. Наиболее активным холинолитиком оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, который в дозе 1 мг/кг снижал ацетилхолиновый гипотензивный эффект (таблица).

Холинолитическое действие исследуемых соединений было обнаружено и на изолированных кишечных отрезках кошки и кролика. Следует отметить, что эти вещества оказывают холинолитический эффект в концентрациях, значительно превышающих те концентрации, которые оказывают отчетливое антигистаминное действие. Так, исследуемые соединения расслабляли ацетилхолиновую контрактуру кишечного отрезка в концентрации $1 \cdot 10^{-6}$, в то время как противогистаминное действие на

кишечном отрезке морской свинки проявлялось уже в концентрации $5 \cdot 10^{-9}$.

На кишечном отрезке было выявлено и миотропное действие исследуемых веществ. Наиболее активным оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира метаметилбензгидрида, который в концентрации $1 \cdot 10^{-7}$ снижал контрактуру кишечного отрезка от хлористого бария ($1 \cdot 10^{-4}$) на 50%, в то время как от остальных соединений этот эффект достигался при концентрации $1 \cdot 10^{-6}$. Таким образом, миотропное действие выявляется в концентрациях, значительно превышающих концентрации, вызывавшие противогистаминный эффект.

Исследования влияния веществ на чувствительность к ацетилхолину прямой мышцы живота лягушки показали, что после четырехминутного воздействия исследуемых веществ на мышцу в концентрации $1 \cdot 10^{-6}$, чувствительность к ацетилхолину снижалась на 30—50%.

Все эти исследования выявили холинолитическое действие исследуемых веществ.

Влияние на вегетативные ганглии изучалось на наркотизированных кошках. Исследовалось действие на эффект от субехолина (диэтилового эфира пробоковой кислоты). Как известно, субехолин избирательно действует на периферические никотиночувствительные холинореактивные системы и обладает стимулирующим действием на дыхание и кровяное давление. Степень ганглионарного действия исследуемых веществ определялась по уменьшению или снятию этого эффекта.

Исследуемые соединения в разной степени снижали эффект от субехолина. Наименее активными в этом отношении оказались хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола и хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира ортометилбензгидрола, который, снижал эффект от субехолина в дозе 3—5 мг/кг. Остальные соединения оказали такой же силы эффект в дозе 0,25—0,5 мг/кг.

Влияние на периферические чувствительные нервные элементы. Исследования терминальной анестезии по методу Ренье показали, что хлорортометилбензгидрилат диметиламиноэтанола, хлорметаметилбензгидрилат аминоэтанола, параклорметиламиноэтанола не обладают анестезирующим свойством. Остальные соединения обладают местноанестезирующим свойством различной силы. Наиболее активным оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, анестезирующая сила которого выражается в единицах Ренье:

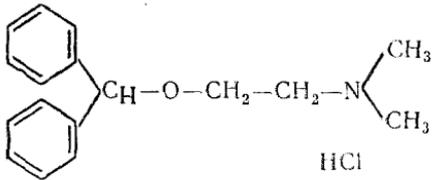
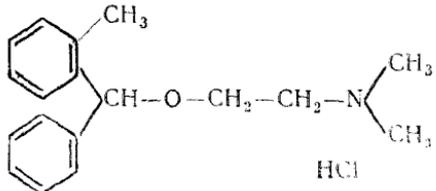
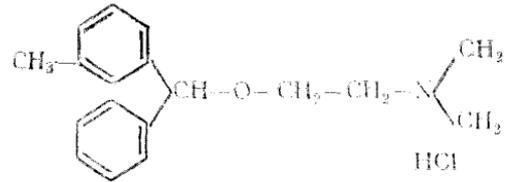
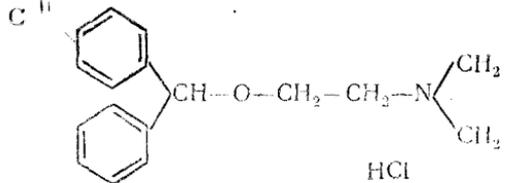
для 1% раствора	920
0,5%	» 445
0,25%	» 366
0,2%	» 42

Несколько меньше выражена анестезирующая активность у хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира ортометилбензгидрола и у хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира метаметилбензгидрола. Значительно

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕКОТОРЫХ ЧЕТВЕРТИЧНЫХ СОЛЕЙ ДИМЕТИЛАМИНОЭТАНОЛА

№ п/п	Препараты	Влияние минимальных доз (числитель) на эффект, выраженный в % (знаменатель) — от				Влияние минимальных доз в мг/кг на эффект от ацетилхолина в % на прямую мышцу живота лягушки	Влияние минимальных концентраций на эффект, выраженный в %			Терминальная анестезия в единицах Ренье, концентрация в %					LD ₅₀ мг/кг, п/к
		раздражения шейного блуждающего нерва	субхолина (либалиновый эфир пробковой кислоты)	ацетилхолина	гистамина		на гладкую мускулатуру кишки от			0,05	0,1	0,25	0,5	1,0	
							ацетилхолина	хлористого бария	гистамина						
1	5004 <chem>CCN(C)CCOC1=CC=CC=C1C2=CC=CC=C1.[Cl-]</chem>	0,25/25	0,25/10	2,0/20	5/10	5.10 ⁻⁷ /50	5.10 ⁻⁷ /50	1.10 ⁻⁶ /100	1.10 ⁻⁷ /30	—	79	96	290	404	75,4
2	5243 <chem>CCN(C)CCOC1=CC=C(C)C=C1C2=CC=CC=C1.[Cl-]</chem>	0,25/60	0,5/100	2,0/25	2,0/20	1.10 ⁻⁶ /30	1.10 ⁻⁶ /50	1.10 ⁻⁶ /80	5.10 ⁻⁷ /25	анестезии нет					200
3	5130 <chem>CCN(C)CCOC1=CC=C(C)C=C1C2=CC=CC=C1.[Cl-]</chem>	0,5/47	0,5/10	5,0/25	2,0/10	1.10 ⁻⁶ /50	1.10 ⁻⁶ /50	2.10 ⁻⁶ /50	5.10 ⁻⁷ /75	анестезии нет					220
4	5244 <chem>CCN(C)CCOC1=CC=C(C)C=C1C2=CC=CC=C1.[Cl-]</chem>	0,5/60	0,5/38	5,0/35	2,0/10	1.10 ⁻⁶ /30	1.10 ⁻⁶ /0	5.10 ⁻⁷ /75	5.10 ⁻⁷ /40	анестезии нет					260

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА АМИНОЭФИРОВ ЗАМЕЩЕННЫХ БЕНЗОГИДРОЛОВ

5	5136	 HCl	0,5/90	5,0/20	2,0/20	0,5/30	$1 \cdot 10^{-6}/50$	$1 \cdot 10^{-7}/25$	$1 \cdot 10^{-6}/100$	$5 \cdot 10^{-9}/60$	—	—	=	—	432	50
6	5242	 HCl	0,25/70	3,0/100	5,0/25	1,0/25	$1 \cdot 10^{-6}/50$	$1 \cdot 10^{-6}/60$	$2 \cdot 10^{-6}/50$	$5 \cdot 10^{-8}/20$	—	—	45	289	964	260
7	5241	 HCl	1,0/50	0,5/10	2,0/10	1,0/30	$1 \cdot 10^{-6}/54$	$1 \cdot 10^{-6}/75$	$1 \cdot 10^{-7}/75$	$5 \cdot 10^{-7}/50$	—	26	54	301	832	360
	5245	<p>C "</p>  HCl	1,0/45	0,5/20	1,0/34	0,5/100	$1 \cdot 10^{-6}/34$	$1 \cdot 10^{-6}/50$	$1 \cdot 10^{-6}/50$	$5 \cdot 10^{-9}/75$	—	42	366	445	920	600

слабее анестезирующая активность у хлоргидрата диметиламиноэтилового эфира бензгидрола, где для 1% раствора—432 ед. Ренье (таблица).

Влияние на периферические сосуды. Опыты, проведенные на сосудах изолированного уха кролика по методу Кравкова и Писемского, с перфузией растворов исследуемых соединений в концентрации 1 : 25 000, 1 : 50 000 и 1 : 100 000, показали, что эти вещества в указанных концентрациях не изменяют просвета сосудов изолированного уха.

В ы в о д ы

1. Наиболее активным противогистаминным действием обладает хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, следующее место по активности занимает хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира бензгидрола, однако токсичность его достаточно выражена $LD_{50}=50$ мг/кг, в то время как токсичность предыдущего препарата значительно меньше $LD_{50}=600$ мг/кг.

2. Все исследуемые вещества обладают холинолитическим действием. Они же являются достаточно активными ганглиоблокаторами. Наиболее активным из них является хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола.

3. Исследуемые соединения обладают местноанестезирующим действием. Наиболее активным анестетиком оказался хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола, анестезирующая активность 1% раствора которого выражается в 920 ед. Ренье.

4. В ряду исследованных соединений по своей сравнительно высокой противогистаминовой активности, наименьшей токсичности и по другим показателям следует выделить хлоргидрат диметиламиноэтилового эфира параметилбензгидрола.

Институт тонкой органической химии
АН АрмССР

Поступило 17.III 1966 г.

Գ. Ա. ՄԵԿԵԿՅԱՆ

ԹԵՆՋՆԻԳՐՈՒԻ ԳԻՄԵԹԻԼԱՄԻՆՈՒԹԱՆՈՒԱՅԻՆ ԷՍԹԵՐՆԵՐԻ
ՔԼՈՐԱԶԻՄԵՆԱԿԱՆ ԱՂԵՐԻ ԵՎ ԳԻՄԵԹԻԼԱՄԻՆՈՒԹԱՆՈՒԻ
ՄԻ ՔԱՆԻ ՉՈՐՐՈՐԳԱՅԻՆ ԱՂԵՐԻ ՇԱՐՄԱԿՈՂՈԳԻԱՅԻ ՇՈՒՐՁԸ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Հակահիստամինային պրեպարատները օժտված են բազմակողմանի թերապևտիկ ակտիվությամբ: Ակտիվ հակահիստամինային միացություններ են հանդիսանում բենզհիդրոլի հասարակ ամինոէսթերները ածխաջրածնային շղիթայով, որոնք վերջանում են առաջնային, երկրորդային և երրորդային ազոտով:

Անհամեմատ ավելի ակտիվ են երրորդային ամինային միացությունները, երկրորդային ամինային միացությունները համեմատաբար թույլ են, իսկ առաջնային ամինային միացությունները ևս թերեքան ունեն ամենացածր ակտիվությունը:

Ներկա հաղորդման մեջ բերված են դիմեթիլամինոէթանոլի մի քանի շորորդային աղերի և բենզհիդրոլի դիմեթիլամինոէթանոլային էսթերների քլորաջրածնական աղերի համեմատական ֆարմակոլոգիական ուսումնասիրությունների արդյունքները:

Ուսումնասիրված են նրանց հակահիստամինային ակտիվությունը կատուների վրա, որտեղ որպես ցուցանիշ ծառայել է հիստամինի կողմից արյան ճընշուման անկման աստիճանը ուսումնասիրվող պրեպարատների ազդեցության տակ:

Ուսումնասիրված է նաև փորձարկվող միացությունների ազդեցությունը ծովախոզուկի աղիի հարթ մկանային հատվածի, վեզետատիվ նյարդային համակարգի էլեմենտների, պերիֆերիկ զգացող նյարդային վերջույթների և պերիֆերիկ անոթների վրա: Ուսումնասիրվել են նաև ընդհանուր ազդեցությունը և տոքսիկականությունը:

Պարզված է, որ հետազոտված միացություններից անհամեմատ ավելի ակտիվ հակահիստամինային ազդեցությամբ օժտված է պարամեթիլ բենզհիդրոլի դիմեթիլ ամինոէթանոլային էսթերի քլորաջրածնական աղը: Հաջորդ տեղը ըստ ակտիվության զբաղեցնում է բենզհիդրոլի դիմեթիլամինոէթանոլային էսթերի քլորաջրածնական աղը: Բայց վերջինիս տոքսիկականությունը բարձր է՝ LD₅₀ = 50 մգ/կգ, այն դեպքում, երբ նախորդ միացության տոքսիկականությունն անհամեմատ ցածր է:

Բոլոր հետազոտված պրեպարատներն օժտված են խոլինոլիտիկ ազդեցությամբ: Նրանք հանդիսանում են բավական ակտիվ գանգլիոլիկատորներ:

Ուսումնասիրված միացություններից ամենաակտիվը պարամեթիլ բենզհիդրոլի դիմեթիլամինոէթանոլային էսթերի քլորաջրածնական աղն է:

Հետազոտված միացություններն օժտված են նաև տեղային անզգայացնող հատկությամբ, որանցից համեմատաբար ավելի ակտիվը պարամեթիլ բենզհիդրոլի դիմեթիլամինոէթանոլային էսթերի քլորաջրածնային աղն է: 1% լուծույթի անեսթետիկ հատկության ակտիվականությունը, արտահայտված միենի միավորներով, հավասար է 920-ի:

Այսպիսով, հետազոտված շարքի մեջ բարձր հակահիստամինային ակտիվությամբ և անհամեմատ ցածր տոքսիկությամբ աչքի է ընկնում պարամեթիլբենզհիդրոլի ամինոէթանոլային էսթերի քլորաջրածնական աղը:

Ս. Ա. ԽՐՄՈՒԴՅԱՆ, Ա. Ա. ՇԱՐՈԵՎ

О ЕСТЕСТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ГРУНТАХ, ВЫШЕДШИХ ИЗ-ПОД ВОД ОЗЕРА СЕВАН

В наших предыдущих сообщениях были изложены результаты обследования севанских грунтов и культивирования на них сосны, как наиболее перспективной для указанных грунтов [6, 7, 13]. В этой работе излагаются сравнительные данные о плодоношении и естественном возобновлении сохранившихся насаждений сосны посадки 1951 г.

Сосновые культуры на различных участках образовали изреженные насаждения, из которых наибольшими являются Норадузский и Цовинарский массивы, где местами деревья сомкнулись, образовав полноценные насаждения. Травяной покров при густом стоянии деревьев отсутствует. В редицах травяное покрытие составляет 40—80% с преобладанием *Agropyron repens*, *Lactuca tatarica*, *Artemisia scoparia*, *A. absinthium*, *Achillea micrantha*. Показатели роста деревьев сосны на различных типах севанских почвогрунтов, а также лесорастительные условия были охарактеризованы ранее [4].

В 1963—1965 гг. нами велись некоторые наблюдения за плодоношением и естественным возобновлением сосны обыкновенной в Норадузском, отчасти Мартунинском и Цовинарском лесничествах. Параллельно учитывалось плодоношение одновозрастных деревьев, произрастающих в орошаемых условиях Ереванского ботанического сада. Выяснилось, что деревья, произрастающие в крайне неблагоприятных почвенных условиях Норадуза, начали плодоносить в возрасте 8—9 лет, в то время как на Мартунинском и Цовинарском участках, где лесорастительные условия сравнительно лучше, сосна вступает в пору плодоношения несколько позже, в возрасте 11—12 лет. В Ереванском ботаническом саду на окультуренных почвах она начинает плодоносить еще позже, в возрасте 15—18 лет. Предварительные данные о качестве семян сосны обыкновенной приведены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что в Ереванском ботаническом саду шишки крупнее и тяжелее, абсолютный вес семян и их выход выше по сравнению с аналогичными показателями для деревьев, произрастающих на донных грунтах Норадузского побережья; всхожесть же семян здесь выше на 12%. Почему и можно сделать предварительное заключение о том, что на бедных сухих почвогрунтах Севана сосна вступает в пору плодоношения несколько раньше, чем на окультуренных поливных почвах. На почвогрунтах Цовинарского участка, где лесорастительные условия несрав-

Таблица 1
Показатели плодоношения сосны обыкновенной, произрастающей
в различных условиях

Место произрастания	Возраст деревьев	Кол. деревьев под наблюдением	Количество шишек на 1 дереве	Средний размер шишек в мм		Средний вес шишек с семенами в г	Среднее количество семян в шишке	Вес 1000 семян в г	Средний вес в одной шишке	Выход семян в %	Всхожесть семян в %
				длина	диаметр						
Норатусское побережье (донные грунты)	12	5	65	51,6	24,5	6,0	18	8,3	0,15	2,5	61,0
Ереванский ботанический сад (поливная культура)	12	10	147	65,8	28,9	6,9	18	10,5	0,19	2,7	48,0

ненно лучше, сосна также начинает плодоносить позже, чем на Норатусском участке.

Лет семян на севанских грунтах происходит в третьей декаде апреля и заканчивается в конце первой декады мая. Всходы самосева появляются в конце мая и первой декаде июня.

Предварительные наблюдения на модельных деревьях показали значительную разнородность их признаков — длины хвой, охвоенности, продолжительности жизни хвой, формы кроны и т. д. Замечено, что с увеличением урожая шишек продолжительность жизни хвой уменьшается, что резко ослабляет рост и охвоенность побегов.

Рост деревьев, ежегодно обильно плодоносящих (в среднем 650 шишек в год) и слабо плодоносящих (в среднем 40 шишек в год), показан

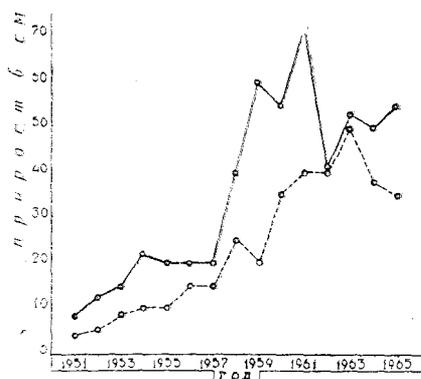


Рис. 1. Рост деревьев сосны в зависимости от обилия плодоношения.

— слабо плодоносящие,
- - - обильно плодоносящие.

на рис. 1. Кривые хода роста показывают, что с первого же года жизни обильно плодоносящие деревья уступают в росте малопродуктивным, т. е. угнетенные в росте деревья раньше вступают в пору плодоношения.

При учете естественного возобновления в насаждениях посадки 1951 г. выявлен обильный самосев 1—4-летнего возраста. Преобладает самосев трехлетнего возраста, что объясняется благоприятными метеорологическими условиями 1963 г. (около 800 мм осадков вместо 350 мм).

Приуроченность массового возобновления сосны к влажным годам отмечают А. М. Якшина и А. Г. Гаель [16] и А. М. Якшина [17] на Нарын-

еких бугристых песках Заволжья. На связь самосева сосны с метеорологическими условиями указывал также М. Д. Антипов [1]. Он наблюдал, что на песках Камышина в сухие годы погибают не только всходы данного года, но и самосев прошлых лет.

В Норадузском массиве нами производился количественный и качественный учет возобновления в насаждениях различной густоты. Подсчитывалось количество всходов на пробных площадях размером $100 \times 1 = 100 \text{ м}^2$ в трех повторностях (табл. 2).

Таблица 2
Возобновление сосны обыкновенной в зависимости от густоты древостоя

Густота насаждения	Количество деревьев на 1 га	Распределение самосева по возрасту в тыс. шт. на га (среднее из 3 повторностей)				Всего возобновления в тыс. шт. на 1 га
		1-летние	2-летние	3-летние	4-летние	
Редкое	812	10,76	8,91	5,02	2,31	27,00
Среднее	3226	28,70	12,85	2,09	2,05	45,50
Густое	6131	158,00	9,50	—	—	167,50

Наибольшее количество самосева (167,5 тыс. шт. на 1 га) наблюдается в густых насаждениях, однако в дальнейшем двухлеток остается очень мало, а самосев 3—4-летнего возраста отсутствует.

При редком стоянии деревьев общее количество самосева в 1,8 раза меньше, чем при среднем и 6,1 раза меньше, чем при густом стоянии. Зато в средних и редких древостоях сохраняются 3- и 4-летние сеянцы. Таким образом, хотя наибольшее количество самосева появляется в густых насаждениях, благонадежный подрост образуется только при среднем и особенно при редком стоянии деревьев.

Под отдельно стоящими соснами самосев встречается только под северной и восточной частями кроны (рис. 2), причем по мере удаления от ствола материнского дерева количество сеянцев уменьшается, а благонадежность увеличивается. Аналогичное явление наблюдается в насаждениях средней густоты, где встречаются единичные всходы низкой благонадежности и под западной и юго-западной частями кроны. Таким образом, возобновле-

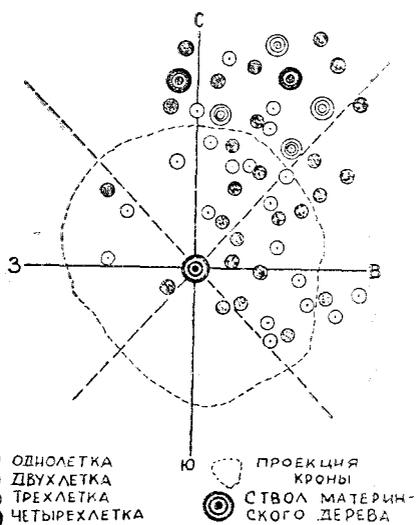


Рис. 2. Распределение самосева сосны под отдельно стоящими деревьями.

ние как у отдельно стоящих деревьев, так и в насаждениях сред-

ней густоты происходит на тех участках, где материнские деревья создают полуденную тень. Палящие лучи полуденного солнца под южной и западной частями кроны сильно нагревают и иссушают почвогрунты, что ведет к гибели молодых неокрепших всходов. В. П. Лохов [5], исследуя возобновление сосны в ленточных борах Алтайского края, также отмечает приуроченность подростка к более затененным местам. О. В. Шахова [15] также заметила улучшение состояния подростка сосны по мере удаления от материнского дерева на песках среднего и нижнего Дона. Однако по данным этого автора наилучшее развитие подростка наблюдается не только на северной, но и на западной стороне от материнских деревьев.

Естественному возобновлению сосны в массиве Норадузского лесничества в некоторой степени способствовала травяная растительность, которая здесь имеет следующий состав: *Melilotus officinalis*, *M. albus* (редко) *Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Rumex acetosa*, *Artemisia absinthium*, *Lactuca serriola*, *Taraxacum officinalis*.

На поверхности голых песков температура в середине лета часто доходит до 68°C, в то время как на участках с травяным покровом она не превышает 30—40°C, причем влажность почвогрунтов здесь несколько больше, чем на оголенных песках. Такие травянистые растения, как *Melilotus officinalis*, *Rumex acetosa*, *Lactuca serriola* благодаря своей глубокопроникающей стержневой корневой системе используют влагу глуболежащих слоев, не конкурируя с корневой системой молодых сеянцев сосны. Надземная масса этих трав выполняет роль мульчи, защищающей почвогрунты от потерь влаги, а молодые всходы сосны от палящих лучей солнца, создавая сравнительно благоприятные условия для возобновления сосны.

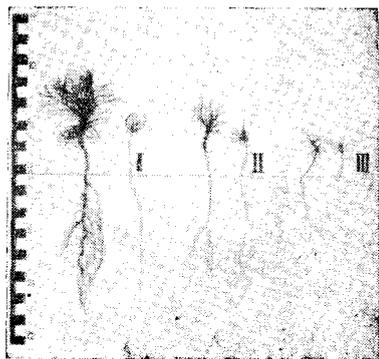


Рис. 3. Развитие однолетних и двухлетних сеянцев сосны при разной густоте древостоя. I—редкое стояние, II—средняя густота, III—густое насаждение.

Сеянцы 1—2-летнего возраста, растущие при густом, среднем и редком стоянии деревьев, показаны на рис. 3. Как видим, в густом древостое (III) сеянцы мелкие, имеют слабую корневую систему. Размеры однолеток и двухлеток почти одинаковые, хвоя бывает желто-зеленая.

Однако этого нельзя сказать об участках, где в травяном покрове преобладают *Agropyrum repens* и *Bromus inermis*, которые своей сильно разветвленной поверхностной корневой системой иссушают верхний слой почвогрунтов. Положительное влияние травяного покрова на возобновление и культуру сосны в условиях песчаных территорий южных засушливых районов СССР отмечают также А. С. Хайло [12], А. М. Якшина [17]. К такому заключению пришли и мы [14] при разведении сосны на севанских песках.

С уменьшением густоты древостоя состояние подроста улучшается (II—I). Различия в развитии всходов вызваны в основном разной интенсивностью освещения под кронами деревьев.

Влиянию света на возобновление, рост и развитие подроста посвящены многочисленные работы. Одни авторы—В. Г. Карпов [2], Л. П. Рысин [10] и др. основным фактором угнетения подроста сосны считают недостаток света. Другие—Фрике [11], М. А. Якшина и А. Г. Гаель [16], А. О. Рейнвальд [9], наоборот, фактором, вызывающим угнетение подроста, считают недостаток влаги, вызванный иссушением почвы корневой системой материнских деревьев.

Г. Ф. Морозов [8] пишет, что в различных географических районах отрицательное влияние на численность и рост подроста оказывают различные факторы: в одном случае недостаток света, в другом—влаги.

Для выяснения влияния светового фактора в условиях песчаных отложений Норадузского побережья, нами весной 1964 г. удалялись нижние ветки материнских деревьев в насаждениях разной густоты. До удаления нижних ветвей под кроной имелись только однолетки и единично угнетенные двухлетки, тогда как вне кроны встречался обильный благонадежный самосев 1—4-летнего возраста. Через некоторое время после удаления веток, отходящих от комля, была отмечена массовая гибель всходов, вызванная, очевидно, усилением освещения и высыханием грунта. Оставшиеся под пологом всходы приобрели темно-зеленую окраску и благополучно перезимовали, тогда как всходы, находящиеся под контрольными деревьями, почти полностью погибли. Следует отметить, что состояние оставшихся всходов под опытными деревьями улучшается по мере удаления от ствола. На второй год после удаления ветвей под кроной опытных деревьев наблюдалось массовое появление всходов сосны. В конце вегетации следующего года сохранившиеся старые сеянцы под опытными деревьями мало отличались от появившихся всходов в росте, и лишь вертикальный корешок у двухлетних сеянцев несколько удлинялся.

Таблица 3

Густота стояния деревьев	Число убранных мутовок	До обрезки, 1964 г.			После обрезки, 1965 г.			Число оставшихся на следующий год однолеток
		Общее количество самосева тыс. шт. на га			Общее количество самосева тыс. шт. на га			
		1-летние	2-летние	итого	1-летние	2-летние	3-летние	
Редкое	1	12	11	23	8	10	18	83,3
	2	11	9	30	6	9	15	81,8
	3	13	5	18	6	9,5	15,5	73,0
Среднее	1	29	18	47	22	21	43	72,4
	2	22	20	42	21	19	40	86,3
	3	31	25	56	27	29	56	93,5
Густое	1	117	17	134	112	32	144	27,3
	2	103	15	118	101	29	130	28,1
	3	128	17	145	105	39	144	30,4

Данные опыта по осветлению (табл. 3) показывают, что лучший результат получается при удалении трех нижних мутовок в насаждениях средней густоты, где некоторое увеличение количества света способствует более нормальному развитию молодых сеянцев.

Исследованиями Л. П. Рысина [10] установлено, что под полог деревьев проникает 2—4% освещенности, что недостаточно для роста всходов светолюбивых пород. Недостаток света, вызывая слабое развитие корневой системы (рис. 3) и ослабление растений, в целом приводит их к гибели. Кроме того, материнские деревья своей мощной корневой системой расходуют почвенную влагу верхних горизонтов, а молодые всходы, не имея возможности использовать влагу глубинных слоев, попадают в неблагоприятные условия. В. Г. Карпов [2, 3] также отмечает, что малое количество подроста клена и сосны непосредственно под пологом тесно связано с недостатком света, вследствие чего подрост образует слабую корневую систему, неспособную максимально использовать почвенную влагу.

В условиях песчаных почвогрунтов Севана приуроченность соснового подроста к более затененным кронами микроучасткам, а также повы-

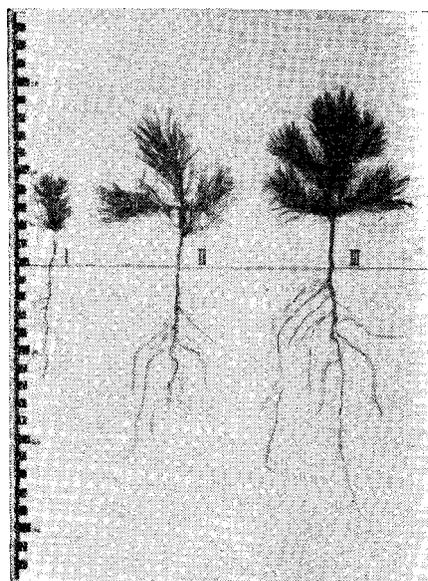


Рис. 4. Развитие трехлетних сеянцев сосны на различном отдалении от материнского дерева. I — у проекции кроны, II — на расстоянии 1 м от проекции кроны, III — на расстоянии 2 м от проекции кроны.

шение благонадежности подроста по мере удаления от материнских деревьев (рис. 4) связано в основном с увлажненностью грунта. Влияние этого фактора особенно проявляется вследствие высокой водопрони-

даемости песчаных отложений и низкого залегания уровня грунтовых вод (более 16 м).

Весной, когда почвогрунты влажны, наблюдается обилие самосева сосны как под кроной, так и в отдалении от нее. Однако в начале лета с усыханием верхнего слоя происходит массовая гибель всходов, которая наиболее сильно проявляется под кроной, в зоне максимального распространения корней материнских деревьев и на участках сильно заросших травянистой растительностью, с преобладанием компонентов, имеющих поверхностную корневую систему.

Гибель всходов в первой половине лета под пологом и на участках с сомкнутым травяным покровом, когда сосна нуждается еще в притенении, следует объяснить конкурирующей деятельностью корневой системы взрослых деревьев и травянистой растительности, максимально использующей запас влаги с поверхностных слоев. Наибольший выпад всходов наблюдается под сильно освещенными частями материнских деревьев, ибо, помимо света и почвенной влаги, решающую роль здесь играет также тепловой режим. На открытых площадях причиной гибели всходов является повышенная температура поверхности песков, обжигающая нежные всходы сосны.

Исследование влажности почвогрунтов под северной и южной частями кроны материнских деревьев (рис. 5) показывает различие содер-

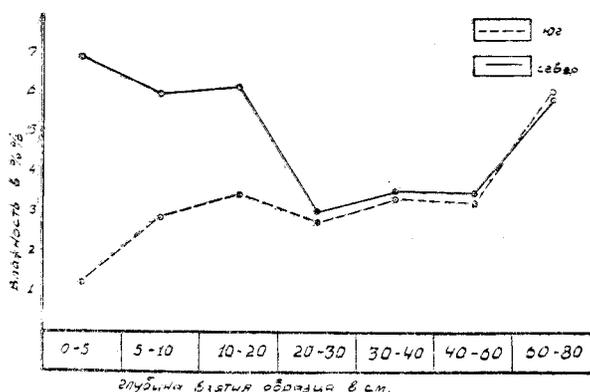


Рис. 5. Влажность почвогрунтов на расстоянии 1 м от проекции кроны у северной и южной части дерева.

жания влаги в верхнем 20 см слое. Так, например, у северной части на расстоянии 1 м от проекции кроны влажность слоя 0—5 см в пять раз больше, чем в том же слое у южной части кроны. В слое 5—10 см вдвое, а в слое 10—20 см влажность выше в 1,7 раза. В более глубоких горизонтах различие во влажности сглаживается.

Итак, гибель самосева под кроной происходит в первую очередь от недостатка света, проникающего сквозь полог материнских деревьев. Вне кроны гибель сеянцев сосны происходит под воздействием как сильного освещения, так и конкурирующей деятельности корней взрослых

деревьев и травянистой растительности, обладающей поверхностной корневой системой. С другой стороны, материнские деревья, притеняя какую-то часть земли от полуденных лучей солнца, создают благоприятные условия для роста и развития молодняка.

Исследование корневых систем показало, что однолетние сеянцы, расположенные непосредственно под кроной деревьев, образуют короткий вертикальный корневой тяж без боковых ответвлений (рис. 3). Длина корня не превышает 10 см. Пробивая подстилку на глубине 5—6 см, корень зачастую искривляется и идет горизонтально между подстилкой и почвогрунтом. Сеянцы, не получая достаточного света под кроной, погибают. Однолетние сеянцы, находящиеся вне проекции кроны, во вторую половину лета образуют тонкие, короткие боковые корневые ветвления — будущие горизонтальные корни. Длина главного корня здесь доходит до 13—15 см. На второй и последующие годы рост как подземных, так и надземных частей протекает вполне нормально. Формируется стержневой корень с хорошо развитым боковым ветвлением. У четырехлетней сосны длина вертикального корня достигает 30—40 см, т. е. он достигает более увлажненных слоев. При этом, на тех почвогрунтах, где микориза хорошо развита, общая длина и расчлененность горизонтальных корней меньше, чем на крупнопесчаных отложениях, где развитие микоризы слабое.

В ы в о д ы

1. В неблагоприятных условиях произрастания, какими являются обнаженные озерные отложения Норадузского побережья оз. Севан, сосна раньше вступает в пору плодоношения, чем на иловатых песчаных отложениях (Цовинарский участок). В насаждениях сосны обыкновенной, заложенных в 1951 г., существует естественное возобновление 1—4-летнего возраста. Вследствие отрицательного влияния сильного освещения и недостатка влаги в поверхностном слое песчаных грунтов возобновление приурочено к более затененным микроучасткам.

Однако сильное затенение также отрицательно сказывается на росте молодняка.

Наилучший рост самосева наблюдается в насаждениях средней густоты и при редком стоянии деревьев, под северной и восточной частями кроны, где всходы защищены от палящих лучей солнца.

2. Взрослые деревья своими корнями иссушают верхний слой грунта, тем самым препятствуя нормальному развитию подроста, а поэтому благонадежность последнего увеличивается по мере удаления от материнского дерева. Таким образом, взрослые деревья, с одной стороны, препятствуют развитию подроста, с другой, — защищают его от сильного освещения и перегрева.

3. Травянистая растительность слабой сомкнутости выполняет как бы роль кулис или зеленой мульчи, оберегая нежные всходы от ожогов,

а поверхностный слой почвогрунтов от потерь влаги на испарение. Эту функцию особенно хорошо выполняют травы со стержневыми корнями, в частности донник.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 24.I 1966 г.

Պ. Ա. ԽՈՐՀՈՐԴՅԱՆ, Ա. Ա. ՇԱՐՈՒՎ

ՍԵՎԱՆԱ ԼՃԻ ՋՐԵՐԻՑ ԱԶԱՏՎԱԾ ՀՈՂԱԳՐՈՒՆՏՆԵՐՈՒՄ
ՍՈՎՈՐԱԿԱՆ ՍՈՃՈՒ ԲՆԱԿԱՆ ՎԵՐԱԿԱՆԳՆՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հողվածում համառոտակի քննության են առնված Սևանա լճի շրերից ազատված հողագրունտներում 1951 թվականին ստեղծված սովորական սոճու տնկարկների պտղաբերման ու նրանց բնական վերականգնման հարցերը: Մասնավորապես, ուսումնասիրված են սոճու աճի և պտղաբերման միջև եղած կապը, լույսի ազդեցությունը մատղաշի զարգացման վրա, մայրական ու մատղաշ բույսերի փոխազդեցությունը, ինչպես նաև խոտածածկույթի ազդեցությունը բնական վերականգնման վրա:

Ուսումնասիրություններից հեղինակները հանգել են հետևյալ եզրակացություններին.

1. Աճման անբարենպաստ պայմաններում, ինչպիսիք հանդիսանում են Նորաղուզի առափնյա մերկացած ավազուտները, սոճին համեմատաբար վաղ է անցնում պտղաբերման, քան այն ծառերը, որոնք աճում են Մոզինարի ավազատիղմային նստվածքներում:

2. Ջրից ազատված հողագրունտներում 1951 թվականին ստեղծված սոճու տնկարկներում ամենուրեք նկատվում են 1—4 տարեկան հասակի սերմնաբույսեր, որոնք հողամասերում բաշխված են անհավասարաչափ: Ինտեսիվ լուսավորության և հողի վերին շերտում խոնավության անբավարար քանակի բացասական ազդեցության հետևանքով սոճու բնական վերականգնումն ընթացել է համեմատաբար սովորոտ հողակտորներում: Սակայն ուժեղ սովերը նույնպես բացասաբար է ազդել մատղաշ բույսերի աճման վրա: Խիտ տնկարկներում անբավարար լույսի հետևանքով ամենուրեք նկատվում է միամյա սերմնաբույսերի մասսայական չորացում: Երկամյա սերմնաբույսեր այստեղ հանդիպում են հազվադեպ, սակայն դրանք իրենց աճով շեն տարբերվում միամյա բույսերից:

Բնական վերականգնման ճանապարհով ստացված սերմնաբույսերի մոտ առավել աճ ու զարգացում նկատվում է միջին և նոսր խտության տնկարկներում, որտեղ նրանք աճելով սաղարթի հյուսիսային և արևելյան մասերում, պաշտպանված են արևի կիզիչ ճառագայթներից:

3. Սոճու մայր ծառերն իրենց արմատային սիստեմով չորացնելով հողի վերին շերտը, խոշրնգոտ են հանդիսանում մատղաշ բույսերի նորմալ աճին: Այդ իսկ պատճառով, որքան սերմնաբույսը հեռու է գտնվում մայր ծառից, այնքան լավ է աճում: Այսպիսով, մայր ծառերը մի կողմից խանգարում են

մատղաշի նորմալ աճին, մյուս կողմից՝ սովերացնելով որոշ տարածություն, նրանց պաշտպանում են արևի կիզիչ ճառագայթներից:

4. Տնկարկներում թույլ դարգացած կենդանի ծածկոցը որոշ չափով կատարում է կուլիսի կամ կանաչ մուլչի դեր՝ պաշտպանելով սոճու մատղաշ, նուրբ բույսերը այրվելուց, իսկ ավազային հողագրունաների վերին շերտը՝ խոնավության գոլորշիացումից: Այդ դերն առանձնապես լավ են կատարում առանցքային արմատ ունեցող խոտաբույսերը, մասնավորապես, իշաովույտը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Антипов М. Д. Сб. научно-исследовательских работ по защитному лесоразведению. Камышинский опытный пункт. Всесоюзный н.-иссл. инст. агролесомелиорации, 1958.
2. Карпов В. Г. ДАН СССР, т. XXV, 5, 1950.
3. Карпов В. Г. Труды Ин-та леса АН СССР, т. XXIX, 1953.
4. Карандина С. Н. и Эрперт С. Д. Сообщение лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 5, 1961.
5. Лохов В. П. Лесное хозяйство, 1, 1954.
6. Махатадзе Л. Б., Хуршудян П. А., Азарян В. А. Изв. АН АрмССР (биол. и сельхоз. науки), т. X, 5, 1957.
7. Махатадзе Л. Б., Хуршудян П. А. Тр. Ботанического ин-та АН АрмССР, т. XIII, 1962.
8. Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Изд. 2, М., 1923.
9. Райнвальд А. О. Изв. Имп. лес. ин-та, XXI, 1911.
10. Рысин Л. П. Лесное хоз-во, 10, 1964.
11. Фрике Ф. Реферат С. Богословского. Лесной журнал, 6, 1904.
12. Хайло А. С. Лесное хозяйство, 2, 1952.
13. Хуршудян П. А. Проблемы ботаники. т. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий, 1965.
14. Хуршудян П. А., Степанян М. А. Изв. АН АрмССР (биол. науки), XVIII, 4, 1965.
15. Шахова А. В. Тр. Всесоюзного научно-исследовательского ин-та агролесомелиорации, 1959.
16. Якшина А. М. и Гаеель А. Г. Бот. журнал, т. XL, 1, 1955.
17. Якшина А. М. Бот. журнал, т. XL, VII, 1962.

В. И. ХАЧОЯН

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ИНФЕКЦИЯ *TRYPANOSOMA* *BRUCEI* У СЕРЫХ ХОМЯЧКОВ

По данным ряда исследователей [3, 4, 9], возбудитель заболевания скота в Африке «нагана» является патогенным для большинства млекопитающих.

Целью настоящей работы является выяснение восприимчивости серых хомячков к трипаносомозам и, в частности, возможности экспериментальной инфекции *T. brucei* у весьма распространенных в Армянской ССР грызунов.

В данной работе использован штамм *T. brucei*, любезно предоставленный нам доктором А. Пахчаняном (Галвестон, Техас, США). Штамм, известный как Шиньянца III (*Shiniza III*), инфекциозен для домашних и лабораторных животных.

Серый хомячок *Cricetulus migratorus* Pal. в условиях Армянской ССР встречается почти повсеместно [1, 2], особенно часто в населенных пунктах, в жилых и хозяйственных помещениях. Вне населенных пунктов в естественно природных условиях они малочисленны, а в некоторых северных лесных районах республики не встречаются, что объясняется высокой влажностью и отсутствием открытых ландшафтов в этих районах.

Серые хомячки, преимущественно ночные животные, в населенных пунктах размножаются в течение всего года, заселяют места с наличием достаточного количества корма и приносят ощутимый вред хозяйству и, кроме того, подобно другим грызунам, могут являться резервуарами и переносчиками инфекционных болезней.

Серые хомячки были выловлены в жилых помещениях г. Еревана и до заражения содержались в стеклянных банках. За время двадцатидневного наблюдения эпизоотии у них не было. Вес грызунов колебался от 25 до 55 г.

Среди животных было 14 самок и 9 самцов. Перед заражением все подопытные хомячки обследовались на наличие в их крови трипаносом. Для этого из кончика хвоста каждого животного брали кровь, готовили раздавленную каплю и производили прямое микроскопирование. Результаты исследования во всех случаях оказались отрицательными. Считая такое исследование недостаточным для полного исключения спонтанного носительства трипаносом, каплю крови хомячков мы разбавляли физиологическим раствором и заразили внутривентриально группу биопробных животных (белых мышей).

В течение 10 дней контрольное исследование крови этих мышей оказалось отрицательным, падежа среди них не было. Эти исследования показали, что у выловленных нами хомячков спонтанный трипаносомоз отсутствует.

Опыты по заражению хомячков проводились на 23 животных, 6 из них были заражены подкожно, а 15—внутрибрюшинно суспензией крови белых мышей, предварительно зараженных трипаносомами (*Brucei*).

Двум контрольным животным кровь вводилась от здоровых белых мышей. Материал для заражения готовился путем смешивания одной капли крови белых мышей с 0,3 мл физиологического раствора (рН 7,2—7,4). Кровь мышей содержала от 50 до 60 живых подвижных трипаносом *Brucei* в каждом поле зрения (окуляр 7 и объектив 40). Ежедневно у животных бралась кровь для приготовления раздавленной капли, что просматривалось как при обычном, так и в темном поле зрения.

Кроме того, из каждой пробы крови готовили мазки, окрашивали по Романовскому-Гимза и каждый раз тщательно просматривали не менее 50 полей зрения.

В первые три дня при исследовании крови животных, зараженных как подкожно, так и внутрибрюшинно, трипаносом обнаружить не удалось. Только с четвертого дня в их крови обнаружили единичные трипаносомы в разных полях зрения.

Трипаносомы в крови имели характерное продолговатое тело, суженное на концах. У окрашенных трипаносом хорошо были видны жгут, ундулирующая мембрана, ядро, кинетопласт, а в темном поле зрения — характерные движения трипаносом.

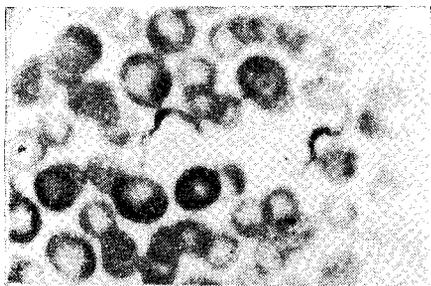


Рис. 1. *Trichomonas brucei* в крови серых хомячков. Окраска по Романовскому-Гимза. (X 900).

Зараженные животные с четвертого дня также становятся замкнутыми, сонливыми, прячутся, а с девятого дня они дерутся, появляется взъерошенная шерсть, учащенное дыхание, судороги, а при нарастании этих явлений наступает гибель животных.

Группа белых мышей была заражена кровью этих хомячков, взятой на пятый день после инокуляции. Как правило, все мыши инфицировались и гибли на 6—7 день. В крови и во внутренних органах мышей

обнаружены в большом количестве трипаносомы. Положительный эффект получили также при заражении здоровых хомячков кровью больных.

При инфицировании суспензией с большим содержанием трипаносом, а также слабых по внешнему виду хомячков это увеличение коли-

чества трипаносом протекало более интенсивно, чем у внешне более крепких или получивших меньшее количество трипаносом.

Контрольные хомячки вели себя как обычно.

Из инфицированных хомячков на 7 день два хомячка подверглись эфирному наркозу и были вскрыты для макро- и микроскопического исследования внутренних органов. Макроскопически внутренние органы гиперимированы, отечны. Кровь из сердца и отпечатки печени, селезенки, почек содержат огромное количество трипаносом.

У серых хомячков трипаносомоз в основном протекает остро. Из 18 случаев многие животные погибали на 12—14 день, но в трех случаях течение приняло затяжной характер и они побибли на 18—52 и на 112 день. Начиная с 4 дня, в острых случаях количество трипаносом в крови увеличилось и к моменту гибели грызуна доходило до 30 000—50 000 особей в 1 мм³ периферической крови. Подсчет вели в счетной камере Горяева и в качестве разбавителя использовали раствор люголя (йод—1,0, калий йодистый—2,0, дистиллированная вода 200 мл) [5].

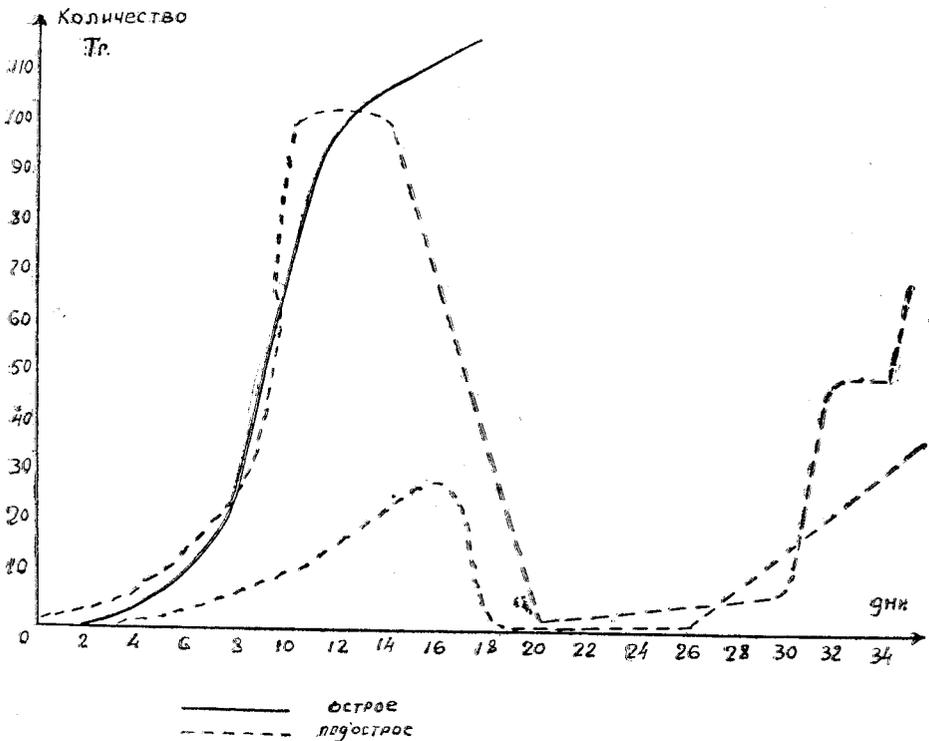


Рис. 2. Кривые увеличения количества трипаносом в крови серых хомячков при различных течениях инфекции.

При подострых случаях количество трипаносом в крови больного животного увеличивается менее интенсивно, начиная с 12 по 16 день остается почти на одном уровне, а затем это количество уменьшается и к 20—22 дню обнаружить трипаносом в крови (микроскопически) не удается, но для биопробных животных такая кровь остается инфициоз-

ной. Количество трипаносом после 22 дней в периферической крови хомячков вновь начинает увеличиваться до наступления гибели.

У этих 2 хомячков мы, по-видимому, имели дело с «рецидивными штаммами» [7], когда патогенные трипаносомы быстро приспосабливаются к различным антителам, которые хозяин последовательно вырабатывает в течение инфекции.

Данные увеличения количества трипаносом в периферической крови хомячков при различных течениях приводим на графике (рис. 2).

При остром течении в периферической крови хомячков чаще встречаются длинные формы трипаносом, достигающие до 26 м, а при подостром течении в поздние сроки больше встречаются короткие формы. Векерман [8] такие явления также объясняет появлением в крови животных иммунных тел, под влиянием которых происходит изменение трипаносом.

Мы провели специальные биометрические измерения трипаносом, измерив длину свободного жгута, расстояния от конца до ядра, от ядра до кинетопласта, от кинетопласта до конца, а также общую длину и ширину. Данные приведены в таблице.

Биометрические измерения трипаносом *Brucei* из периферической крови серых хомячков

	Длина свободного жгута	От переднего конца до ядра	Диаметр ядра	От ядра до кинетопласта	От кинетопласта до конца	Ширина	Всего
Колесания (шт)	4—9	4—9	1,3—2,5	3—8	1—2	1,5—3	16,5—27
Среднее (м)	7,5	7,3	1,8	5,1	1,4	2,24	22,6

Трипаносомы из крови серых хомячков оказались очень чувствительными к внешним факторам *in vitro* во влажных камерах при +5°C и при комнатной температуре, они быстро теряли подвижность и через 3 часа погибали, что напоминает выживаемость других африканских трипаносом [6].

В ы в о д ы

1. Серые хомячки могут быть моделью при изучении *Tg. brucei*.
2. У отдельных хомячков инфекция принимает подострое или хроническое течение.
3. Белые мыши, инфицированные непосредственно от хомячков, погибают на 1—2 дня позже.

Վ. Ի. ԽԱՉՈՅԱՆ

TRYPANOSOMA BRUCEI-Ի ՓՈՐՉԱՌԱԿԱՆ
ԻՆՖԵԿՑԻԱՆ ՄՈՆԻՐԱԳՈՒՅՆ ՀԱՄՍՏԵՐԻԿՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Ուսումնասիրվել է Հայաստանում մեծ տարածում գտած մոխրագույն համատերիկների ընկալումը *Tr. brucei*-ի նկատմամբ:

Պարզվել է, որ մոխրագույն համատերիկները կարող են տիպար հանդիսանալ այդ տրիպանոսոմոսի ուսումնասիրության դեպքում:

Առանձին համատերիկների մոտ այդ ինֆեկցիան ընդունում է ենթատուր կամ խրոնիկ ընթացք, որը չի նկատվում այլ կրծողների մոտ: *Tr. brucei*-ն իր վիրուլենտություները մասնակիորեն կորցնում է համատերիկների օրգանիզմում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Даль С. К. Животный мир Армянской ССР, Ереван, 1, стр. 166, 1954.
2. Соснихина Т. М. Зоологический сб. Института фитопатологии и зоологии АН АрмССР, стр. 55—82, 1950.
3. Эпштейн Г. В. Патогенные простейшие спирохеты и грибки. Госмедиздат, М., стр. 324, 1931.
4. Ноаче С. А. Приложение к Русскому архиву протистологии, т. V, 1926.
5. Petana W. B. Ann. trop. med. parasit. 58, 4, стр. 467—472, 1964.
6. Petana W. B. Trans. ROY soc. trop. med. Hyg. 57, 5, стр. 382—383, 1963.
7. Ritz. Arch Schiffs Tropenhyg BD—XX, 1916.
8. Vickerman. Natur 208, 5012, стр. 762—766, 1965.
9. Wenyon C. M. Protozoology, vol 1, New-uork, стр. 539—551, 1926.

С. М. МИНАСЯН, Л. Г. ОВСЕПЯН

ОБРАЗОВАНИЕ ПЛОДОВЫХ ПОЧЕК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КАЧЕСТВА ПОБЕГОВ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР

Известно [1—12], что у косточковых культур образование генеративных почек больше всего наблюдается на плодовых образованиях, на коротких побегах и относительно меньше — на длинных побегах. По длине побега образование плодовых почек наблюдается больше всего на верхней части и меньше — у основания побегов, хотя урожай в верхней части побегов и не образуется. Имея в виду сказанное, мы изучали побеги различной длины и отдельные зоны по длине побега у косточковых культур: вишни, сливы, абрикоса, кольчатки и ростовые побеги у яблони с целью выявления разницы внутренних условий образования генеративных почек.

Характеристика побегов различной длины и по длине побега изученных пород приводится в табл. 1. Независимо от пород процентное содер-

Таблица 1
 Содержание зольных веществ и азота в процентах и их отношение в побегах различной длины и по длине побега различных пород

Побеги	Вишня Любская				Слива Нансинская				Абрикос Еревани			
	зола	азот	отношение золы к азоту в величинах		зола	азот	отношение зольных веществ к азоту в ве- личинах		зола	азот	отношение золы к азоту в величинах	
			абсо- лютная	отно- сительная			абсо- лютная	отно- сительная			абсо- лютная	отно- сительная
Короткие	4,67	1,43	3,25	100	5,44	1,48	3,67	100	3,91	0,96	4,07	100
Средние	3,35	1,08	3,02	92,9	4,62	1,42	3,26	88,8	3,01	0,80	3,76	92,3
Длинные	3,13	1,14	3,00	92,3	3,37	1,29	2,61	71,1	2,25	0,84	3,67	65,60

Побеги различной длины

Короткие	4,67	1,43	3,25	100	5,44	1,48	3,67	100	3,91	0,96	4,07	100
Средние	3,35	1,08	3,02	92,9	4,62	1,42	3,26	88,8	3,01	0,80	3,76	92,3
Длинные	3,13	1,14	3,00	92,3	3,37	1,29	2,61	71,1	2,25	0,84	3,67	65,60

По длине побега

Верхние	4,01	1,28	3,15	100	2,80	1,10	2,54	100	3,03	1,19	2,54	100
Средние	3,50	1,25	2,80	89,4	2,27	0,904	2,49	98,0	2,29	0,93	2,46	96,8
Нижние	1,65	1,04	1,58	50,4	1,95	0,88	2,21	87,0	2,13	1,03	2,06	81,1

жание зольных веществ и азота больше у коротких и меньше у длинных побегов, причем, отношение зольных веществ к азоту больше у коротких побегов. По длине побега верхняя часть богата, а средняя часть и основание бедны золой и азотом. Показатель — отношение процента зольных веществ к проценту азота, при

этом больше в верхней части и соответственно меньше в средней и нижней частях побегов.

Условия для образования генеративных почек в верхней части побегов оптимальные, но образовавшиеся почки не находят достаточного количества пластических веществ для своего развития. На долю 1000 почек по длине побега вишни приходится биомасса: в верхней части 97 г, средней 352 г, основания 306 г. Как видно из этих данных, почки верхней части побегов имеют в своем распоряжении в три раза меньше биомассы, чем почки средней и нижней части, поэтому они и не образуют урожая.

На долю почек верхней части побега абрикоса приходится в четыре раза меньше биомассы, чем нижней и в полтора раза меньше, чем средней части побегов. Аналогичные данные получены и у сливы. Эти данные приводятся в табл. 2.

Таблица 2
Количество биомассы, приходящееся на 1000 почек по длине побега вишни, сливы и абрикоса в г

Побеги по длине	Культура		
	вишня	слива	абрикос
Верхняя	97,1	212,5	114,8
Средняя	352,5	248,0	264,4
Нижняя	306,4	335,0	502,9

У молодых деревьев яблони генеративные почки образуются на 3—4, 1—2-летних кольчатках, на прутиках и не образуются как на коротких ростовых побегах и тем более на длинных.

Результаты анализа в период закладки цветочных почек (1/VII—1963 г.) в упомянутых органах приводятся в табл. 3.

Таблица 3
Содержание золы и азота в процентах и их отношение в отдельных органах яблони сорта Зимний аркад (1.VII—1963 г.)

Наименование органа	Зола	Общий азот	Отношение процента золы к проценту азота в величинах	
	в процентах		абсолютная	относительная
Кольчатки 3—4-летние	5,78	0,89	6,45	100
Кольчатки 1—2-летние	4,23	0,83	5,09	78,4
Прутики	3,26	0,72	4,66	71,8
Короткие побеги	2,99	0,69	4,44	68,4

Большее содержание золы и азота, а также показатель отношения процента золы к азоту получается у кольчаток 3—4-летнего возраста и меньше—у ростовых побегов.

Кольчатки 3—4-летнего возраста в большей степени склонны к образованию цветочных почек (в них больше зольных веществ, азота и выше показатель отношения золы к азоту), чем короткие побеги, не образующие цветочные почки (у последних низки и упомянутые показатели).

Приведенные данные объясняют, почему в опытах И. А. Коломиеца [6] повышенная концентрация клеточного сока являлась условием образования генеративных почек. Концентрацию клеточного сока он определял по точке замерзания, а на последнюю, как видно, влияли зольные вещества.

Характерные данные получаются у взрослых и у пятилетних деревьев яблони сорта Боровинка в неурожайный год в отношении внутренних условий образования цветочных почек. Процентное содержание золы, азота и отношение их в кольчатках относительно больше у деревьев обоих возрастов, особенно в период активного роста и во время окончания вегетации роста. Показатель отношения содержания золы к содержанию азота у кольчаток в полтора раза больше по сравнению с ростовыми побегами, хотя по этому показателю кольчатки и ростовые побеги в начале роста не отличаются (табл. 4).

Как мы уже говорили, чем меньше отношение золы к азоту данного органа (побег, кольчатка, копыце, прутик и т. д.), тем этот орган больше проявляется стремление к росту и, наоборот, чем оно больше, тем более склонен он к образованию цветочных почек.

Из приведенного видно, что для образования цветочных почек необходимо изобилие зольных веществ (необходимых для данного вида) и азота, причем отношение их должно стоять на высоком уровне.

Независимо от культур, в коротких и верхних частях побегов, у которых степень образования генеративных почек выше, отмечается большее процентное содержание золы, в том числе фосфора, калия и азота, а в длинных побегах и основаниях — относительно меньшее. Эти цифры сами по себе говорят о зависимости образования генеративных почек от содержания золы, азота, фосфора и калия. Однако наличие этих веществ недостаточно для образования цветочных почек. Они должны находиться в определенных соотношениях с азотом и лишь тогда могут возникнуть объективные условия для образования цветочных почек.

Для того чтобы усилить образование цветочных почек, необходимо вводить в растения уравновешенное количество зольных веществ (калия, фосфора и других элементов, необходимых для растения) и азота.

При уменьшении азота усиливаются процессы, ведущие к образованию цветочных почек, которые в дальнейшем, не находя условий для своего развития, опадают. При увеличении доз азота усиливаются процессы, направленные к росту — исключаются условия образования цветочных почек. Этим именно и объясняется отсутствие урожая плодовых деревьев при одностороннем удобрении азотом и чрезмерное образование цветочных почек при удобрении калием, фосфором и другими нужными растению зольными веществами.

В ы в о д ы

1. Плодовые образования кольчатки и ростовые побеги яблони по процентному содержанию азота и золы (в том числе фосфора и калия) отличаются друг от друга. Это отличие становится наглядным в показателе отношения содержания золы к азоту. Относительно ими богаты кольчатка и прутики, а бедны ростовые побеги.

2. Однолетние побеги косточковых культур: вишни, сливы и абрикоса различной длины; короткие, средние и длинные и по длине побега верхние и средние части и основания качественно отличаются друг от друга. Короткие побеги и верхняя часть побегов по содержанию золы и азота, а также по показателям их отношения резко выделяются. Длинные побеги и основания (по длине побега) занимают крайне низкое положение, а побеги средней длины и средняя зона по длине побега занимают промежуточное положение.

3. По качеству короткие побеги стоят ближе к верхней части побегов, у которых процентное содержание золы и азота, а также показатель их отношения у культур почти равны. Эти побеги стоят ближе между собой и по образованию на них генеративных почек. Несмотря на качественное сходство у сливы и абрикоса урожай на верхней зоне побегов не образуется.

4. При относительно большом содержании золы, азота и показателя отношения золы к азоту образуется и относительно большее количество плодовых почек. При уменьшении показателей усиливаются ростовые процессы и ограничивается образование цветочных почек.

Институт виноградарства, виноделия
и плодоводства

Поступило 17.VIII 1965 г.

Ս. Մ. ՄԵՆՍՅԱՆ, Ի. Գ. ՀՈՎՍԵՓՅԱՆ

**ՊՏՂԱՏՈՒ ԿՈՒՆՏՐԱՆԵՐԻ ԾԱՂԿԱՔՈՂՔՈՋՆԵՐԻ ԱՌԱՋԱՑՈՒՄԸ
ԿԱՊՎԱԾ ՇՎԵՐԻ ՈՐԱԿԱԿԱՆ ՑՈՒՑԱՆԻՇՆԵՐԻ ՀԵՏ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Գրականության մեջ կան տարբեր կարծիքներ պտղատու կուլտուրաների ծաղկաբողբոջների առաջացման վերաբերյալ: Ոմանք գտնում են, որ այն կապված է ածխաջրատների և ազոտի փոխհարաբերության հետ: Ուրիշները գտնում են, որ ծաղկաբողբոջների առաջացման որոշակի պայմանը հանդիսանում է բջջահյութի խտությունը, առանձնապես աճման կոնոմ:

Այս հարցի լուսաբանման ուղղությամբ մեր հետազոտությունները տարվել են հնդավոր և կորիզավոր կուլտուրաների վրա:

Հայտնի է, որ հնդավորների մոտ ծաղկաբողբոջները գլխավորապես առաջանում են օդանիստերի վրա, իսկ կորիզավորների մոտ՝ միամյա շվերի վրա: Այդ է եղել պատճառը, որ մենք ուսումնասիրել ենք խնձորենու օդանիստերը,

իսկ կորիզավորներից բալենու, սալորենու և ծիրանենու երկար շվերը և ըստ նրանց երկայնքի գոտիները՝ վերին, միջին և հիմքի, նախօրոք իմանալով, որ կարճ շվերի վերին մասերում ըստ երկայնքի ավելի շատ ծաղկաբողբոջներ են առաջանում:

Հիշյալ հարցի պարզաբանման ուղղութիւամբ մեր կատարած հետազոտութիւնները մեզ բերել են հետևյալ եզրակացութիւններին.

1. Խնձորենու օղանիստերը և միամյա շվերը մոխրի և ազոտի (ինչպես և Ֆոսֆորի ու կալիումի) պարունակութեան տեսակետից տարբերվում են իրարից: Այդ տարբերութիւնը որոշակի է դառնում մոխրի և ազոտի տոկոսային հարաբերութիւնների ցուցանիշում: Հիշյալ ցուցանիշներով առանձնապես հարուստ են օղանիստերը և աղբատ՝ միամյա շվերը:

2. Կորիզավոր կուլտուրաների՝ բալենու, սալորենու և ծիրանենու տարբեր երկարութեան՝ կարճ, միջին, երկար միամյա շվերը և ըստ շվի երկայնքի՝ վերին, միջին և հիմքի գոտիները որակապես տարբերվում են իրարից: Կարճ շվերը և շվերի վերին գոտին մոխրի և ազոտի պարունակութեամբ, ինչպես և նրանց հարաբերութեան ցուցանիշներով որոշակիորեն տարբերվում են մյուս շվերից ու գոտիներից: Երկար շվերը և շվերի հիմքերը (ըստ շվերի երկայնքի) ունեն ծայր աստիճան ցածր ցուցանիշներ: Միջին երկարութեան շվերը և նրանց միջին գոտին ըստ երկայնքի, իրենց ցուցանիշներով բռնում են միջակա տեղ:

3. Կարճ շվերը որակական ցուցանիշներով ավելի մոտ են կանգնած շվերի վերին գոտուն, որոնց մոտ մոխրի և ազոտի պարունակութեան տոկոսը, ինչպես և նրանց հարաբերութեան ցուցանիշները համարյա թե հավասար են:

Այդ շվերը իրար մոտ են կանգնած և նրանց վրա առաջացող ծաղկաբողբոջների թվի տեսակետից: Սալորենու և ծիրանենու շվերի վերին գոտում, չնայած նրանց փայտանյութի ու բողբոջների բարձր որակին, պտուղներ չեն առաջանում, և այդ պատճառով, որ մեկ բողբոջին հասնող պլաստիկ նյութերի քանակը վաղ զարնանը, երբ դեռ բացակայում է ինտենսիվ ֆոտոսինթեզը, չի ապահովում ծաղկաբողբոջները:

4. Մոխրի, ազոտի և նրանց հարաբերութեան համեմատաբար բարձր ցուցանիշների դեպքում առաջանում են համեմատաբար մեծ թվով ծաղկաբողբոջներ: Այդ ցուցանիշների փոքրանալու դեպքում ուժեղանում են աճման պրոցեսները և սահմանափակվում է ծաղկաբողբոջների առաջացումը:

5. Պտղատու կուլտուրաների լավ բերք ստացվում է այն դեպքում, երբ բույսերն ապահովվում են անհրաժեշտ քանակի մոխրային էլեմենտներով և ազոտով: Ֆոսֆորական և կալիումական պարարտանյութերի դոզաների ավելացումը նպաստում է ծաղկաբողբոջների առաջացմանը, իսկ ազոտական պարարտանյութերի դոզայի ավելացումն ուժեղացնում է աճման պրոցեսները:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Басанько А. А. и Петрова-Гриненко В. В. Труды Крымской плодовой станции. 1913—1938 гг., т. 2, 1939.
2. Белозерский А. Н. Баховские чтения. Изд. АН СССР, 1959.
3. Залесский В. К. Превращения и роль соединений фосфора в растительных организмах. СПб, 1912.
4. Иванов Л. А. О превращениях фосфора в растении в связи с превращением белков. СПб, 1905.
5. Кизель А. Р. Химия протоплазмы. Изд. Советская наука, 1940.

6. Коломиец И. А. Преодоление периодичности плодоношения яблони, 1961.
7. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. Изд. АН СССР, 1955.
8. Сабинин Д. А. Бот. журн. 42 (7), 991, 1957.
9. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. Изд. АН СССР, 1963.
10. Спирин А. С. Баховские чтения. Изд. АН СССР, 1963.
11. Цельникер Ю. Л. Бот. журн., 35 (5), 445—460, 1950.
12. Цельникер Ю. Л. Сб., посвященный памяти Л. А. Иванова, стр. 81—96, 1963.

Վ. Ս. ԲԱԿԱԼՅԱՆ, Ա. Մ. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

ՊԱՐԱՐՏԱՆՅՈՒԹՅԵՐԻ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՇՆԱՆԱՑԱՆ ՅՈՐԵՆԻ ԱՆԱՏՈՄԱ-
ՅԻԶԻՈՂՈՂԻԱԿԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՎՐԱ

Ըստ տարեգրությունների և վիճակագրությունների, երկրագնդի ցամաքի 85%-ը այս կամ այն չափով ենթարկվում է երաշտի ազդեցության, որը հաճախ երկրագործությանը հասցնում է հսկայական վնաս: Այդ է պատճառը, որ ինչպես մեզ մոտ՝ Սովետական Միությունում, այնպես էլ արտասահմանում կատարվում են բույսերի ջրային ռեժիմի և շորագիմացկունությունների հարցի ուսումնասիրությունները նվիրված խոշոր աշխատանքներ:

Վերջին մի քանի տասնամյակների ընթացքում սկսել են ուսումնասիրել նաև պարարտանյութերի և նրանց մտցնելու ժամկետների ազդեցությունը բույսերի անատոմա-ֆիզիոլոգիական այնպիսի առանձնահատկությունների վրա, որոնցով բնորոշվում է բույսերի դիմացկունությունը երաշտի նկատմամբ:

Ն. Լ. Ուզոլսկայայի [7] և Կ. Մ. Միրոլյուբովի [4] տվյալներով, ֆոսֆորական պարարտանյութերը բարձրացնում, իսկ ազոտականները իջեցնում են բույսերի շորագիմացկունությունը: Ազոտական և լրիվ պարարտանյութերը բարձրացնում են բույսերի դիմացկունությունը միայն երաշտից առաջ հողը մտցնելու դեպքում [4]: Խոնավության պակասի դեպքում, ազոտական ֆոսֆոր բույսերի բերքատվությունն իջնում է ավելի շատ, քան ֆոսֆորականինը [6]: Ա. Մ. Ալեքսեևի [1, 2], ինչպես նաև Ն. Ա. Գուսևի հետ [3] համատեղ կատարված աշխատանքներով պարզվել է, որ վաղ ժամկետում տրված ֆոսֆորական պարարտանյութերը բարձրացնում են կոլլոիդների հիդրատացիայի աստիճանը, բջիջների օսմոտիկ ճնշումը, լավացնելով բույսերի ջրային ռեժիմը շորագիմացկունության բարձրացման ուղղությամբ: Ֆոսֆորա-կալիումական և ֆոսֆորա-ազոտական պարարտանյութերը նպաստում են կոլլոիդ կապված ջրի քանակության ավելացմանը [5]:

Չնայած հարցի կարևորությանը Հայաստանի պայմաններում այս ուղղությունում աշխատանքներ գրեթե չեն կատարվել: Այդ պատճառով, մեր առջև խընդիր դրեցինք պարզելու պարարտանյութերի և նրանց մտցնելու ժամկետների ազդեցությունը աշնանացան ցորենի մի քանի անատոմա-ֆիզիոլոգիական այնպիսի առանձնահատկությունների վրա, որոնցով բնորոշվում է բույսի ջրային ռեժիմը:

Ուսումնասիրվել են ջրի ընդհանուր քանակությունն ըստ թաց և չոր կշիռների, տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը կշռային եղանակով (մեկ գրամ չոր նյութի հաշվով, մեկ ժամում գոլորշիացած ջրի քանակությունը գրամներով), շորացման ընթացքը՝ ջուր պահելու ուժը որոշելու նպատակով (մեկ գրամ նյութի հաշվով, մեկ ժամում գոլորշիացած ջրի քանակությունը գրամներով, ջրի տարբեր գեֆիցիտների պայմաններում), ջրի դեֆիցիտը, հերձանքների քանակը և նրանց մեծությունը, ինչպես նաև կապված ջրի քանակությունը Օկունցովի և Մարինչիկի եղանակով:

Աղյուսակ 1-ի տվյալները ցույց են տալիս, որ աշնանացան ցորենի Բեզոստայա 1 սորտի մոտ լրիվ պարարտանյութերի ազդեցությունից, հետագա ազոտական սնուցումով ($N_{90}P_{90}K_{90} + N_{90}$), մի փոքր պակասում է ընդհանուր ջրի քանակությունը, իջնում է տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը և փոքրանում է տերևների շուր պահելու ուժը:

Այս փորձի ժամանակ ստուգիչ տարբերակի բույսերը (փորձը կատարվել է ամբողջական բույսերի վրա թփակալման փուլում, առանց արմատային սիստեմի) բաժանվել են երկու խմբի՝ փարթամ բույսեր, որոնց քաշը պարարտացված ֆոնի բույսերից քիչ է տարբերվել, և թույլ աճած բույսեր, որոնց քաշը 2 և ավելի անգամ փոքր է եղել: Այդպիսի խմբավորումն ունի այն նպատակը, որ, ինչպես ցույց են տվել մեր փորձերը, ամբողջական բույսերի ջրային ռեժիմի հարցերը ուսումնասիրելու ժամանակ, անկախ ֆոնից, կարևոր նշանակություն

Աղյուսակ 1

Պարարտացման ազդեցությունը աշնանացան ցորենի Բեզոստայա 1 սորտի բույսերի ջրային ռեժիմի մի քանի առանձնահատկությունների վրա (էջմիածնի երկրագործության ինստիտուտ, 26/3 1965 թ.)

Ցորենի խմբի №-ը	Ֆոնը	10 բույսի		Պոնավու-թյան %-ը		Ջրանյութի քանակությունը	Չորացման ընթացքը (1 գ շոր նյութի հաշվով, 1 ժամում գործընթացում ջրի քանակությունը դրամներով)				
		թաց կշիռը կադրոնի	բացարձակ կշիռը հողմի ներքո	բոս թաց կշիռ	բոս չոր կշիռ		30 րոպեում	60 րոպեում	120 րոպեում	120 րոպեում	5 ժամ 30 ր. գործընթացում ջրի քանակությունը %
1	Ստուգիչի խոշոր բույսեր	11,0900	1,5440	87,34	689,92	1,3989	0,8387	0,4323	0,3212	0,2678	36,49
2	Ստուգիչի մանր բույսեր	4,1210	0,5640	86,08	618,26	2,0957	0,8475	0,4238	0,3448	0,2996	38,07
3	$N_{90}P_{90}K_{90} + N_{90}$	11,2800	1,4280	86,30	630,58	1,3277	1,1589	0,6512	0,4448	0,3668	43,49

ունի նաև նրանց չափերը: Այդ բանը երևում է նաև աղյուսակ 1-ի տվյալներից: Նույն ֆոնի խոշոր բույսերն ունեցել են ընդհանուր ջրի ավելի մեծ պաշար, տրանսպիրացիայի ավելի փոքր ինտենսիվություն և ջուր պահելու ավելի մեծ ուժ, քան մանրերը: Այդ փաստը մասամբ կարելի է բացատրել նաև մանր բույսերի մոտ տեսակարար մեծ մակերեսի առկայությամբ: Հետևաբար, բույսերի ամբողջական ջրային ռեժիմը ուսումնասիրելիս, միայն որևէ գործոնի ազդեցությունը պարզելու համար, վերացնելով աճման վրա նրա թողած ազդեցությունը, անպայման պետք է ընտրել միանման խոշոր բույսեր, կամ վերցնել միայն տերևները:

Ուսումնասիրվել է նաև պարարտացման ազդեցությունը աշնանացան ցորենի էրիտրոլեուկոն 12 սորտի հասկից հաշված առաջին հարկի տերևների հերձանցքների թվի և մեծությունների վրա: Ուսումնասիրության արդյունքները բերված են աղյուսակ 2-ում:

Աղյուսակի տվյալներից երևում է, որ պարարտանյութերը զգալի ազդեցություն են թողնում նաև հերձանցքների թվի և նրանց մեծությունների վրա: Եթե լրիվ

Պարարտանյութերի ազդեցությունը աշնանացան ցորենի էրիտրոլեուկոն 12 սորտի տերևների հերձանցքների թվի և մեծության վրա

Տարբերակը №-ը	Ֆ ա ն ը	Հերձանցքների թիվը 1 մմ ² մակերեսում			Հերձանցքների մեծությունը M-ով		
		վերին էպիդերմիսի վրա	ստորին էպիդերմիսի վրա	ընդամենը	վերին էպիդերմիսի վրա	ստորին էպիդերմիսի վրա	միջինը
1	Ստուգիչ	60,8	33,1	93,9	62,06	57,77	59,92
2	P ₉₀ K ₉₀ + N ₆₀	62,2	40,0	102,2	60,11	60,82	60,47
3	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ + N ₃₀	50,9	32,0	82,9	64,47	57,22	60,85

պարարտանյութերը հետագա ազոտական սնուցումով (N₉₀P₉₀K₆₀ + N₃₀), ստուգիչի հետ համեմատած, պակասեցնում են հերձանցքների թիվը տերևի մեկ միավոր մակերեսում, մեծացնելով նրանց չափսերը, ապա ֆոսֆորա-կալիումական պարարտանյութերը հետագա զարնանային ազոտական սնուցումով (P₉₀K₉₀ + N₆₀), ընդհակառակը, նպաստում են նրանց թվի ավելացմանը և չափսերի փոքրացմանը:

Այսպիսով, եթե լրիվ պարարտանյութերը նպաստում են մեզոֆիտ կառուցվածքի զարգացմանը, ապա ֆոսֆորա-կալիումական պարարտանյութերը՝ ընդհակառակը: Նույն հարկի տերևների ջրային ուժի մի քանի առանձնահատկությունների ուսումնասիրության արդյունքները բերված են աղյուսակ 3-ում:

Աղյուսակի տվյալներից երևում է, որ պարարտացման երկու ֆոներն էլ նպաստել են հասկի հաշված առաջին հարկի տերևների թաց և շոր կշռի, ինչպես նաև ընդհանուր ջրի պաշարի ավելացմանը: Այդ ցուցանիշներով ստուգիչից ամենից շատ տարբերվում են N₉₀P₉₀K₆₀ + N₃₀ ֆոնի բույսերը: Տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը ամենից բարձր է եղել P₉₀K₉₀ + N₆₀ ֆոնում, որտեղ մեծ է եղել նաև տերևների ջուր պահելու ուժը: Աշնանից լրիվ պարարտանյութեր ստացած ֆոնի բույսերը ստուգիչից զրեթե չեն տարբերվել այդ ցուցանիշներով:

Կեսօրվա ժամերին տերևներում ջրի դեֆիցիտի որոշման արդյունքները ցույց են տալիս, որ ընդհանուր առմամբ այն եղել է փոքր բայց ամենից մեծ դեֆիցիտ ունեցել են պարարտացված ֆոնի բույսերը:

1966 թվականին նույն կարգի ուսումնասիրություններ կատարվել են աշնանացան ցորենի Բեզոստայա 1 սորտի վրա, ընդգրկելով պարարտացման ավելի շատ ֆոներ: Հերձանցքների թվի և մեծության արդյունքները, հասկից հաշված առաջին հարկի տերևների էպիդերմիսի վրա բերված են աղյուսակ 4-ում:

Ինչպես երևում է աղյուսակի տվյալներից, աշնանից միայն ֆոսֆոր և կալիում ստացած տարբերակներում, անկախ նրանից, զարնանը ազոտական սնուցում ստացել են թե ոչ, հերձանցքների թիվը մեկ միավոր մակերեսում մեծանում է, իսկ ազոտական բարձր ֆոնում, առանց կալիումի և լրիվ պարարտաց-

Պարարտացման ազդեցությունը աշնանացան ցորենի էրիտրոլեոկոն 12 սորտի սերեների չրային սեփիմի մի քանի առանձնահատկությունների վրա (11/6 1965 թ.), (էջմիածնի Մադիրների կալանսեսություն)

Տարեթիվի №-ը	Ց ա ն ք	40 տերերի		Ունիություն		Տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը	Չորացման ընթացքը (1 դ չոր նյութի հաշվով, 1 ժամում գոլորշիացած ջրի քանակությունը դրամներով)				Ջրի դեֆիցիտը տերերներում՝	
		Մաց կշիռը՝ գ	բացարձակ չոր կշիռը՝ գ	Մագ կշիռը	Չոր կշիռը		30 րոպեում՝	60 րոպեում՝	120 րոպեում՝	3 ժամ 30 ր. գոլորշիացած ջրի քանակությունը՝ %/6-ով	Մագ կշիռը	Չոր կշիռը
1	Ստուգիչ	8,2760	3,1374	62,09	163,79	0,7664	0,6055	0,4424	0,1602	68,54	9,60	29,42
2	P ₉₀ K ₉₀ +N ₆₀	10,1960	3,7695	63,03	170,47	0,8296	6,5679	0,5099	0,2307	63,85	15,84	62,12
3	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ +N ₉₀	10,6240	3,3487	68,48	217,25	0,7803	0,7664	0,5349	0,2415	67,81	13,70	50,57

Պարարտանյութերի ազդեցությունը աշնանացան ցորենի բեզոտայա 1 սորտի տերևների հերձանցքների թվի և մեծության վրա (1966 թ.)

Տարրերակի №-ը	Փոնը	Հերձանցքների թիվը 1 մմ ² մակերեսում			Հերձանցքների մեծությունը շ-ով		
		վերին էպիդերմիսի վրա	ստորին էպիդերմիսի վրա	զուտաբեր	վերին էպիդերմիսի վրա	ստորին էպիդերմիսի վրա	միջինը
1	Ստուգիչ	56,5	33,0	89,5	56,68	52,32	54,50
2	P ₉₀ K ₉₀	60,0	32,0	92,0	56,68	51,23	53,96
3	P ₉₀ K ₉₀ +N ₆₀	59,4	34,1	93,5	57,22	51,77	54,50
4	N ₉₀ P ₉₀ +N ₃₀	50,5	30,4	80,9	56,13	51,77	53,95
5	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ +N ₃₀	50,8	32,0	82,8	56,68	51,77	54,23

ման ֆոնում (4-րդ և 5-րդ տարբերակներ) նրանց թիվը պակասում է: Հերձանցքների միջին մեծության չափսերի միջև, փորձի տարբերակներում, 1966 թվականին էական տարբերություն չի նկատվել:

Ստացված արդյունքները մեզ թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ բույսի զարգացման սկզբնական շրջանում ֆոսֆորական և կալիումական պարարտանյութերը նպաստում են քսերոմորֆ կազմության զարգացմանը, հետագա ազոտական սնուցումը այդ կառուցվածքի վրա բացասաբար չի անդրադառնում: Բույսերի զարգացման վաղ շրջանից տրված ազոտական բարձր ֆոնը, անգամ ֆոսֆորի և կալիումի առկայության դեպքում, նպաստում է մեզոֆիտ կազմության զարգացմանը:

Աշնանացան ցորենի տերևներում կապված ջրի քանակության որոշման արդյունքները բերված են աղյուսակ 5-ում: Որոշվել է թույլ կապված (30%) և ուժեղ կապված (60%) ջրի քանակությունը:

Աղյուսակի տվյալները ցույց են տալիս, որ թույլ կապված ջրի քանակությանը տարբերակների միջև տարբերությունը փոքր է, շնայած ազոտական ֆոններում նկատվում է նրա քանակության մի փոքր պակասում: Տարբերությունը համեմատաբար ավելի վառ է արտահայտվում ուժեղ կապված ջրի քանակությունը որոշելիս:

Աղյուսակի տվյալները ցույց են տալիս նաև, որ որոշման երկու դեպքում էլ միայն ֆոսֆոր և կալիում ստացած տարբերակում, ուժեղ կապված ջրի քանակությունը տերևներում զգալի չափով մեծանում է, հետևաբար պակասում է ազատ ջրի քանակությունը:

Աշնանից ֆոսֆոր և կալիում ստացած, իսկ զարնանը ազոտ ստացած տարբերակում (P₉₀K₉₀+N₆₀) ուժեղ կապված ջրի քանակությունը գրեթե նման է ստուգիչին, իսկ լրիվ պարարտանյութեր ստացած (N₉₀P₉₀K₆₀+N₃₀) և հատկապես առանց կալիումի, միայն ֆոսֆոր և ազոտ ստացած տարբերակներում (N₉₀P₉₀+N₃₀) ուժեղ կապված ջրի քանակությունն զգալիորեն պակասում է:

Պարարտանյութերի ազդեցությունը աշնանացան ցորենի Բեղոտայա 1 սորտի տերևներում կապված չրի քանակության վրա

Տարբերակի Ձևը	Ֆ ո ն ւ ը	Սախարոզայի խտությունը 300/0						Սախարոզայի խտությունը 600/0					
		1/6			8/6			1/6			8/6		
		կապված չրի քանակությունը տերևներով						ը ս տ՝					
		Չրի քանակությունը պաշտովի	Քսայ կշռի	Նոբ կշռի	Չրի քանակությունը պաշտովի	Քսայ կշռի	Նոբ կշռի	Չրի քանակությունը պաշտովի	Քսայ կշռի	Նոբ կշռի	Չրի քանակությունը պաշտովի	Քսայ կշռի	Նոբ կշռի
1	Ս տ ու զ Ի Ն	61,49	45,21	170,82	63,81	47,57	187,00	30,53	23,30	89,36	31,55	23,25	91,24
2	P ₉₀ K ₉₀	61,42	44,56	167,12	66,35	49,56	195,81	36,09	26,39	98,15	41,76	31,19	123,21
3	P ₉₀ K ₉₀ +N ₆₀	59,70	44,33	170,11	64,36	47,33	178,89	30,95	22,99	89,38	31,49	23,26	87,52
4	N ₉₀ P ₉₀ +N ₃₀	57,77	43,60	177,24	60,65	44,85	172,10	25,51	19,23	77,66	30,97	23,64	90,70
5	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ +N ₃₀	53,80	40,84	169,47	64,26	47,06	175,84	28,52	21,65	89,82	31,12	22,79	85,15

Պարարտանյութերի ազդեցությունը աշնանացան ցորենի Բեզոստայա 1 սորտի տերևների չբային սեմիմի մի բանի ցուցանիչների վրա

Պիտուղների բան ամսաթիվը	Ջերմաստիճանը	Հարարեցման բանապիտուկները	Տարբերակի №-ը	Ց ո ս Ը	10 տերևի		Նունայության օ/օ-ը		Տրամադրված բնականից բյուրեղ կոնցենտրացիայի ընտանիքի ցուցիչը	Չորացման ցնիվացքը (1 ժամում, 1 զ չոր նյութի հաշվով, զսրբշիացած ջրի բանաձու- թյունը գրամներով)				
					Բաց կենթը ք	Բացարձակ չոր կենթը ք	ըստ Բաս կենթի	ըստ չոր կենթի		30 բույեում	60 բույեում	1 ժամ 30 բու- յեում կոցցրած ջրի բանակը օ/օ-ով	120 բույեում	3 ժամ 30 բու- յեում կոցցրած ջրի բանակը օ/օ-ով
1/6-66 Մ.	21-8	350%	1	Ս տ ու ղ ի չ	2,9032	0,8242	71,61	252,24	1,1487	0,6869	0,5456	41,53	0,3099	67,32
			2	P ₉₀ K ₉₀	2,4827	0,7185	71,06	245,54	1,1273	0,7098	0,4662	37,50	0,2976	56,48
			3	P ₉₀ K ₉₀ +N ₆₀	3,4672	0,9527	72,53	264,01	1,3018	0,4955	0,6415	37,78	0,3297	62,75
			4	N ₉₀ P ₉₀ +N ₃₀	3,9542	1,0195	74,22	287,86	1,4518	0,7749	0,5120	35,68	0,4625	67,81
			5	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ +N ₃₀	3,6172	0,8963	75,22	303,57	1,5644	1,1045	0,7112	47,47	0,4018	70,90
8/6-66 Բ.	26-8	550%	1	Ս տ ու ղ ի չ	3,3824	0,9386	72,25	260,37	1,1261	0,8167	0,6092	36,67	0,3738	61,32
			2	P ₉₀ K ₉₀	3,1854	0,8875	72,14	258,92	1,3225	0,6076	0,5015	31,16	0,4149	58,22
			3	P ₉₀ K ₉₀ +N ₆₀	3,4280	0,9031	73,65	279,58	1,1434	0,6289	0,5630	34,50	0,3732	61,20
			4	N ₉₀ P ₉₀ +N ₃₀	3,8724	1,0006	74,16	282,01	1,1250	0,7797	0,5068	37,66	0,3798	68,43
			5	N ₉₀ P ₉₀ K ₆₀ +N ₃₀	3,5867	0,9202	74,34	289,77	1,0542	0,6705	0,5395	33,01	0,4369	63,16

Աղյուսակի տվյալները պարզորոշ ցույց են տալիս կալիումի նշանակությունը ուժեղ կապված ջրի քանակության ավելացման դործում:

Կապված ջրի քանակությունը, բացի ընդունված ձևից (ըստ թաց և շոր կըշիոնների), ցույց ենք տվել նաև տոկոսներով, ըստ ընդհանուր ջրի պաշարի: Մեր կարծիքով, վերջին ցուցանիշը ամենից ճիշտ է բնորոշում կապված և ազատ ջրի հարաբերությունը տերևներում: Այդ միտքը հաստատում է աղյուսակի տրվյալների ավելի մանրամասն ուսումնասիրությունը: Ջրային ռեժիմի մյուս ցուցանիշների արդյունքները բերված են աղյուսակ 6-ում:

Աղյուսակի տվյալներից երևում է, որ, ստուգիչի հետ համեմատած, $P_{90}K_{90}$ ֆոնի բույսերի մոտ, հասկից հաշված առաջին հարկի տերևների միջին, ինչպես թաց, այնպես էլ շոր քաշը փոքրանում է: Մնացած բոլոր պարարտացման ֆոները նպաստել են այդ քաշերի մեծացմանը, իսկ ամենից շատ՝ $N_{90}P_{90} + N_{30}$ ֆոնը: Առանց ազոտի, միայն կալիում և ֆոսֆոր ստացած բույսերի տերևներում մի փոքր պակասել է ընդհանուր ջրի քանակությունը, իսկ ազոտական պարարտանյութերը, ընդհակառակը, նպաստել են նրա ավելացմանը: Ջրի ընդհանուր քանակությունը ամենից բարձր է եղել լրիվ պարարտացում ստացած տարբերակում:

Տրանսպիրացիայի ինտենսիվության որոշման արդյունքները ցույց են տալիս, որ առանձին բացառություններով պարարտացումը նպաստել է նրա մեծացմանը:

Ջուր պահելու ուժի որոշման արդյունքներից երևում է, որ աշնանից միայն կալիում և ֆոսֆոր ստացած տարբերակում ջուր պահելու ուժը մեծացել է, իսկ ազոտ ստացածներինը (4-րդ և 5-րդ տարբերակներ) փոքրացել:

Հավիական դյուդատնտեսական
ինստիտուտ

Ստացվել է 22.II 1967 թ.

В. С. БАДАЛЯН, А. М. ГРИГОРЯН

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА НЕКОТОРЫЕ АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Резюме

В статье описывается влияние удобрений и сроков их внесения на некоторые анатомо-физиологические особенности озимой пшеницы Безостая 1 и Эритролеукон 12, обуславливающие водный режим этих растений. Результаты этих исследований показывают, что полные удобрения, внесенные до посева с последующей весенней подкормкой азотом ($N_{90}P_{90}K_{90} + N_{30}$), по сравнению с контролем, способствуют уменьшению количества общей воды, интенсивности транспирации и водоудерживающей способности, количества связанной воды, числа устьиц на единицу поверхности листа (с незначительным увеличением их размеров). Эти изменения в сторону мезофитности сильнее всего выражаются у растений, не получивших калия ($N_{90}P_{90} + N_{30}$).

Фосфоро-калийные удобрения с дальнейшей азотной подкормкой или без подкормки ($P_{90}K_{90}$; $P_{90}K_{90} + N_{60}$), наоборот, способствуют повышению количества общей и связанной воды, увеличению водоудерживающей способности листьев, увеличению числа устьиц на единицу поверхности листа.

Следовательно, растения, получившие с начала своего развития фосфорные и калийные удобрения, развивают ксероморфную структуру, весенняя азотная подкормка в основном не нарушает ее. Растения, в самом начале своего развития обильно получившие азот, даже в сочетании с фосфорными и калийными удобрениями развивают мезофитную структуру и снижают устойчивость растений к неблагоприятным внешним условиям.

Особенности водного режима растений зависят также и от размеров растений. Как показали результаты исследований, крупные растения, по сравнению с мелкими, на одинаковом фоне имеют большое количество общей воды, малую интенсивность транспирации и большую водоудерживающую способность.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, 1948.
2. Алексеев А. М. Итоги работ Уч. зап. Казанского гос. ун-та им. В. И. Ленина, том III, кн. I, 1951.
3. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. Изд. АН СССР, М., 1957.
4. Мирюлюбов К. С. Советская ботаника, 4—5, 1938.
5. Советова Г. И. Уч. зап. Казанского гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. 116, кн. I, 1956.
6. Сойкина Г. С. Труды Ин-та физ. раст. АН СССР, т. 6, вып. 1, 1948.
7. Удольская Н. Л. ДАН СССР, т. 2, 1, 1934.

К. А. ДЖИВАНЯН

К СРАВНИТЕЛЬНОМУ ЭМБРИОГЕНЕЗУ СКЕЛЕТА ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПТИЦ

Эмбриогенезу скелета задних конечностей птиц посвящено сравнительно небольшое количество исследований [5, 10, 13, 18]. Морфологических работ, посвященных вопросу сравнения эмбрионального развития скелета задних конечностей птиц с различными условиями обитания и с разным типом размножения, в доступной нам литературе мы не встретили.

В задачу нашего исследования входило сравнительное изучение эмбриогенеза конечностей птиц разных типов размножения. В качестве объекта исследования были взяты передние и задние конечности у выводковых (кур, уток) и у птенцовых (голубь) птиц. В данном сообщении рассматриваются вопросы развития скелета задних конечностей.

Изучение ранних этапов развития скелета задних конечностей птиц даст возможность судить о некоторых общих, присущих всему организму, особенностях эмбрионального развития у разных групп птиц. Степень развития задних конечностей к моменту вылупления сама по себе может говорить о специфических особенностях развития этих групп птиц с различным способом обитания, у кур (сухопутный образ жизни), у уток (водоплавание) и у толубя (воздушный образ жизни).

Материал и методика работы. Наше исследование мы вели на датированных по суткам эмбрионах кур (породы Русская белая), пекинских уток и голубей. Было изучено 160 экземпляров, с пятого дня инкубации до момента вылупления. Материал фиксировался в 12% растворе формалина и заливался в парафин (до 10 дня инкубации) и в целлоидин. Серийные срезы окрашивались гематоксилинэозином, пикрофуксином по Ван-Гизону, ализарином. По серийным срезам с помощью рисовального аппарата проводилась графическая реконструкция эмбрионального скелета задних конечностей на разных стадиях инкубации кур, уток и голубей.

Для суждения о темпах роста, путем измерения толщины манжетки и диафиза костей, выведен индекс толщины костной манжетки бедренной и большеберцовой костей у трех изучаемых видов птиц, на разных стадиях инкубации.

Собственные исследования. На самой ранней, изученной нами, стадии—7 сутки инкубации у уток и 5 сутки 11 часов инкубации у кур—задние конечности находились на стадии лопатовидного выроста на боковой поверхности туловища с расширенным и округлым концом. На дистальном краю заметны три соответствующие II, III, IV пальцам выступа.

На этой стадии в задних конечностях у утки развиты прохондральные скелетные закладки следующих элементов: бедренная кость, удлиненно-овальной формы, дистально от нее расположены той же формы Tibia на преаксиальной стороне и Fibula на постаксиальной стороне. Fibula длиннее Tibia, а по ширине они на этой стадии особенно не отличаются.

Для данной стадии развития задних конечностей птиц характерно расположение двух элементов зейгоподия. Они лежат параллельно друг к другу, т. е. занимают то же положение, что и во взрослом организме. Tarsus заложен общей мезенхимной пластинкой. На его дистальном

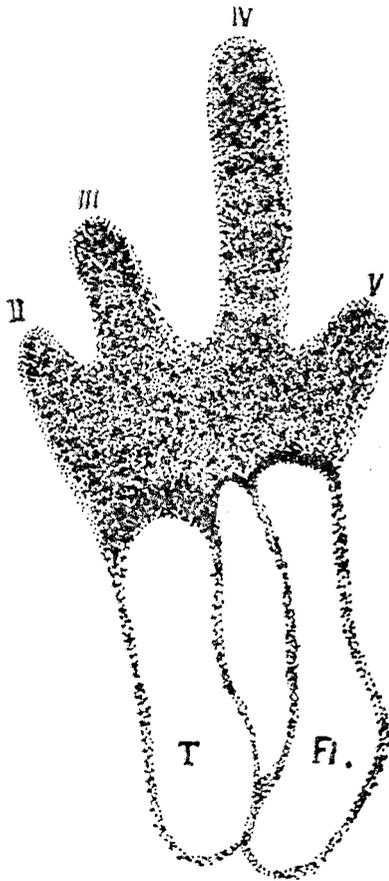


Рис. 1. Зародыш курицы 5 суток 11 часов инкубации. Правая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (30 срезов 10 μ).

краю заметны три выступа, соответствующих II, III, IV пальцевым лучам. IV пальцевый луч длиннее, выступы II, III пальцев менее заметны. На постаксиальной стороне заложен V палец в виде густой мезенхимной массы.

Таким образом, выявляется одна из основных тенденций в развитии конечностей, установленная А. Н. Северцовым [7] для развития передних и задних конечностей рептилий—постаксиально-преаксиальное направление в развитии. Такая рекапитуляция рептильного признака у птиц была описана для передних [2, 17, 9] и задних конечностей [18].

На этой стадии в процессе закладки скелетных частей задних конечностей утки выявляется и второе правило, установленное А. Н. Северцовым для развития конечностей рептилий—проксимодистальное направление в развитии с «перепрыгиванием» базиподия. Дистальные элементы закладываются позже проксимальных. Это видно по степени гистологической дифференцировки элементов: пальцевые лучи представлены сгущением мезенхимы, тогда, как элементы стилоподия и зейгоподия уже представлены прохондрием. Закладка элементов базиподия еще не намечается.

У кур на стадии 5 суток 11 часов инкубации закладка Fibula длиннее Tibia. Характерно то, что дистальный конец Fibula более или менее резко разграничен от мезенхимной пластинки tarsus-a и представлен предхрящом в отличие от дистального конца Tibia, который представлен сгущением мезенхимы и от tarsus-a не разграничен (рис. 1). Хотя этот конец Fibula

ничем не разграничен от остальной части элемента, ориентировка ядер клеток прохондрия в этом участке говорит о возникновении самостоятельного центра охрящевания.

От общей мезенхимной пластинки, в которой еще не обособлены элементы базиподия, отходят 4 мезенхимных выступа, соответствующих II, III, IV, V пальцам. IV пальцевой луч длиннее остальных и по гистологическому развитию опережает остальные. Ядра клеток в центре закладки ориентированы поперек длинной оси закладки. Остальные пальцы представлены мезенхимой.

Следующие, более сходные по морфологическому состоянию, стадии для всех трех видов, соответствуют 6 суткам 11 часам инкубации у кур, 8 суткам инкубации у уток и 5 суткам 12 часам инкубации у голубя.

На этой стадии у уток закладки элементов стилоподия и зейгоподия содержат хрящевые стержни. Дистальный конец Tibia без определенной границы переходит в окружающую мезенхимную ткань. На оси Fibula на этой стадии уже имеется удлинненно-овальной формы кальканеус (рис. 2). На его поверхности имеется выступ, соответствующий, по-видимому, *centrale fibulare*. Эти элементы представлены сгущением мезенхимы, но ядра клеток ориентированы в определенном направлении, что дает основание различать на срезах границы этих элементов.

На оси Tibia намечается прохондральный элемент, соответствующий *tibiale+centrale tibiale*. Судя по возникновению отдельных двух центров охрящевания, можно полагать, что на более ранней стадии *tibiale* и *centrale tibiale* закладываются отдельно. Начинается срастание *intermedium* с *tibiale+centrale tibiale*. *Intermedium* представлен сгущением мезенхимы.

Среди элементов метаподия по гистологической дифференцировке и анатомическому формированию преобладают *metatarsalia* III и IV пальцев. На их дистальных концах начинается отчленение первых фаланг. В дистальном ряду базиподия на этой стадии намечается два элемента, представляющих *tarsalia distalia* II+III и IV.

Аналогичная стадия развития конечностей у кур наблюдается на 6 сутки 12 часов инкубации. Здесь важно отметить, что закладка Tibia на этой стадии уже отличается большей мощностью по сравнению с

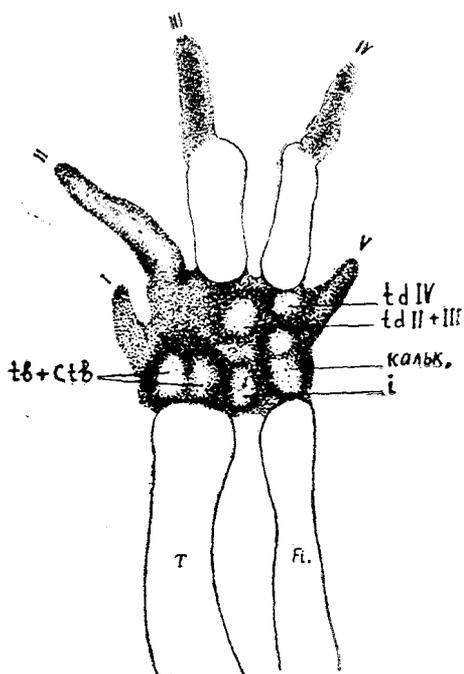


Рис. 2. Зародыш утки 8 суток инкубации. Правая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (55 срезов 10 μ).

Fibula. В отличие от уток в эмбриогенезе задних конечностей у кур самостоятельного закладывания tarsale distale IV не наблюдается. В дистальном ряду базиподия у кур имеется общий прохондральный элемент tarsalia distalia II+III+IV. Кальканеус морфологически не отличается от аналогичного элемента у уток. На этой стадии у кур удается наметить связь этого элемента с дистальным концом Fibula. Только складка с вентральной поверхности разделяет эти два элемента, а с дорзальной поверхности между ними нет никакой границы.

На оси Tibia дистально расположена общая протохондральная закладка tibiale + centrale tibiale + intermedium.

С постаксиальной стороны tarsus-а на этой стадии сохранился V палец, дистальный конец которого уже редуцирует. Появились первые фаланги II, III, IV пальцев.

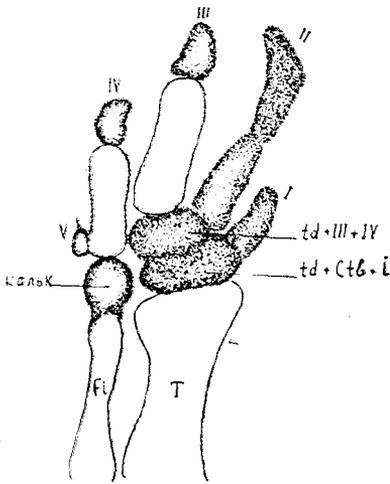


Рис. 3. Зародыш голубя 5 суток 12 часов инкубации. Левая задняя конечность с дорзальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (67 срезов 10 м).

Аналогичная стадия в эмбриогенезе задних конечностей у голубя наблюдается на 5 сутки 12 часов инкубации (рис. 3). Здесь также продолжает действовать постаксиально-преаксиальное направление в развитии: кальканеус, который разделен от Fibula лишь несколькими слоями плотно расположенных мезенхимных клеток, по степени развития хрящевой ткани опережает tibiale + centrale tibiale + intermedium, представляющих на этой стадии *Astrogalus*. Последний обнаруживается в виде сгущения мезенхимы. По появлению первых фаланг постаксиальная сторона также опережает преаксиальную. На дистальном конце III и IV пальцев появились первые фаланги, находящиеся на стадии прохондрия. I и II пальцевые лучи представлены сгущением мезенхимы. Наряду с этим редуцирующие элементы начинают расти медленнее. Разница в толщине между Tibia и Fibula очень велика, V палец находится в прохондральной стадии, его дистальный конец начинает редуцировать.

Следующая стадия формирования скелета соответствует 9 суткам инкубации у курицы и 6 суткам 12 часам инкубации у голубя.

Задние конечности на этой стадии начинают приобретать характерные черты птичьих конечностей. Увеличивается длина плюсны, на дистальном краю конечностей обнаруживаются пальцы в виде свободных выступов. Существенные изменения обнаруживаются и в скелете.

Элементы стилоподия и зейгоподия у утки представлены молодым эмбриональным хрящом. Началась редукция дистального конца Fibula. В проксимальном ряду базиподия имеется два элемента: *Astrogalus* —

результат слияния *tibiale*, *centrale tibiale*, *intermedium* и кальканеус. Каких-либо следов прежней самостоятельности составных частей этих элементов не обнаруживается. В дистальном ряду базиподия у утки на этой стадии образовался общий прохондральный элемент *tarsalia distalia II+III+IV* в результате слияния *tarsalia distalia IV* и *II+III*. От *metatarsalia III* и *IV* отчленились две фаланги. Первые из них прохондральные, а вторые представлены сгущенным мезенхимы. *Metatarsalia I* и *II* имеют одну фалангу. На этой стадии еще сохранился *V* палец. Он прохондральный.

На этой стадии задние конечности кур очень сходны с задними конечностями уток (рис. 4). У кур довольно редуцирована дистальная часть *Fibula*. На месте редукции сохраняется волокнистый материал, который связывает кальканеус с дистальным концом *Fibula*.

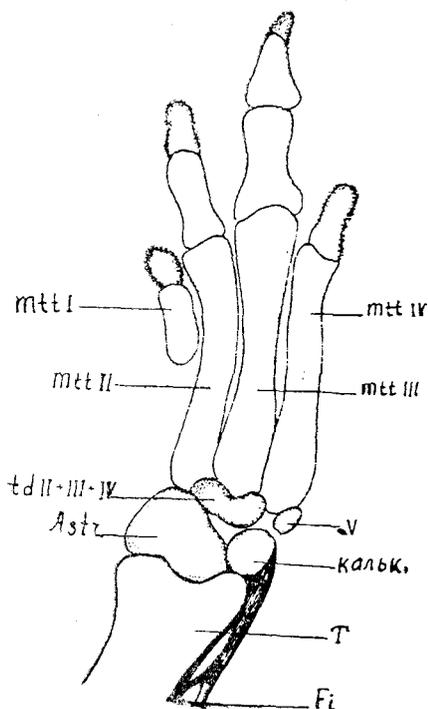


Рис. 4. Зародыш курицы 7 суток 11 часов инкубации. Правая задняя конечность с дорсальной поверхности. Графическая реконструкция скелета (74 среза 10 μ).

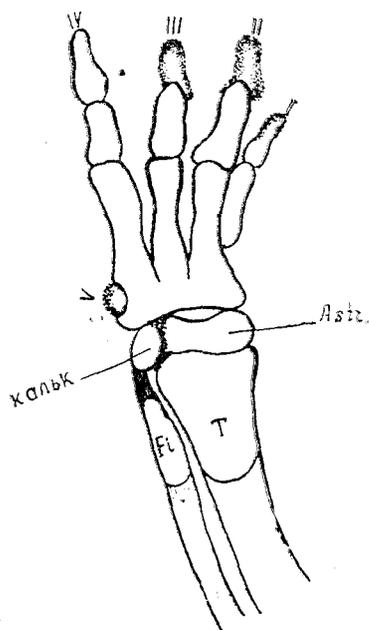


Рис. 5. Зародыш голубя 6 суток 12 часов инкубации. Правая задняя конечность с вентральной поверхности. Графическая реконструкция скелета (57 срезов 10 μ).

Морфологическая картина задней конечности голубя на этой стадии свидетельствует об интенсивном развитии процессов формирования скелета, характерным для ранних стадий развития эмбриона голубя. Редукция дистальной части *Fibula* началась. Как и у курицы на месте редукции сохранилась связка, соединяющая дистальный конец *Fibula* с кальканеус. На этой стадии последний уже начал сливаться с *Astrogalus*. На поверхности образующейся вследствие этого слияния так называемого

Astrogal-а сохранилась граница между ранее самостоятельными элементами (рис. 5).

Вторая важная особенность описанной стадии развития задних конечностей голубя является началом процесса срастания *tarsalia distalia* II+III+IV с проксимальными концами *metatarsalia* II, III, IV. Образуются первые две фаланги этих пальцев. Первый палец свободен и несет одну фалангу. Прохондральный V палец еще сохраняется.

Важные изменения в морфологической картине задних конечностей происходят на следующей стадии, соответствующей 8 суткам инкубации у курицы, 10 суткам у утки и 7 суткам у голубя. Для трех видов общим признаком этой стадии является исчезновение закладки V пальца. Вероятно, он полностью редуцируется или сливается с дистальными элементами базиподия. На этой стадии у кур и голубей уже завершено слияние *tarsalia distalia* II+III+IV с проксимальными концами элементов метаподия. Кроме того, у этих видов на данной стадии образовался так называемый *Astrogal* (Sog. *Astrogal*), как результат слияния элементов проксимального ряда базиподия. Начался также процесс срастания Sog. *Astrogal*-а с дистальными концами большеберцовой кости. Связка, связывающая конец *Fibula* с кальканеус, у кур и голубей на этой стадии уже не отмечается.

Эмбриогенетический процесс скелета задних конечностей уток на этой стадии отстает от аналогичного процесса у кур и голубей. Элементы базиподия (*tarsalia distalia* II+III+IV, *Astrogalus* и кальканеус) здесь еще сохраняют свою самостоятельность. Волокнистая связка соединяет конец *Fibula* с кальканеус. Мы ограничим описание эмбриогенеза скелета задних конечностей кур, уток и голубей только этими ранними стадиями.

Прежде чем перейти к обсуждению результатов сравнительного изучения эмбриогенеза задних конечностей, остановимся на вопросе об образовании одного из проксимальных элементов базиподия, кальканеуса, недостаточно освещенном в литературе. В литературе имеется мнение, что кальканеус образуется лишь одной *fibulare* (иногда — *centrale fibulare*). Как уже было отмечено, нами была обнаружена тесная связь кальканеуса с *Fibula*. Во всех изученных нами случаях эти два элемента на ранних стадиях разделяются друг от друга лишь несколькими слоями плотно расположенных мезенхимных клеток. Нами наблюдался также случай, где имелась связь этих двух элементов с дорзальной стороны (на 6 сутки 11 часов инкубации у кур). После редукции дистальной части малоберцовой кости на более поздних стадиях сохраняется связка, образованная волокнистой тканью, которая связывает конец малоберцовой кости с кальканеус.

Кроме того, в литературе имеются данные экспериментов [11, 12] с добавлением мезенхимного материала к развивающейся почке задней конечности цыпленка. В результате этих опытов повторилась морфологическая картина предплюсневого отдела, свойственная скелету конечности археоптерикса, когда дистальный конец малой берцовой кости

формируется более полно, образуя хорошо развитые наружные кости предплюсны, которые отсутствуют у современной птицы, но имеются у их ископаемых предков.

Данные наших наблюдений, а также и имеющиеся в литературе сведения экспериментальных работ позволяют предположить, что в состав кальканеуса, вероятно, входит и дистальный отчленившийся конец зачатка малой берцовой кости.

Подводя итоги сравнительного изучения эмбриогенеза скелета задних конечностей, важно отметить различия в количестве элементов tarsus-a и в сроках органогенеза у изученных трех видов птиц. Вследствие длительности эмбриогенеза у утки становится возможным появление самостоятельной закладки tarsale distale IV, который на ранних стадиях в силу преобладания в развитии постаксиальной стороны, раньше других отчленивается от базального конца IV пальцевого луча. Закладка такого элемента в эмбриогенезе задних конечностей кур и голубей, как уже было отмечено, не обнаруживается.

Для облегчения сравнительного описания процессов органогенеза и гистогенеза развитие основных элементов скелета задних конечностей кур, уток и голубей нами объединяется в таблице.

Т а б л и ц а

Сравнительные сроки органогенеза и гистогенеза задних конечностей эмбрионов кур, уток и голубей

П р о ц е с с	Возраст эмбриона в днях		
	курица	утка	голубь
Органогенез			
Образование прохондральной бедренной и берцовых костей	5,5	7	5
Образование проксимальных элементов базиподия	6,5	8	5,5
Образование дистальных элементов базиподия	6,5	8	5,5
Образование общей дистальной пластинки базиподия	6,5	9	5,5
Образование общей проксимальной пластинки базиподия	8	13	6,5
Редукция V пальца	8	10	7
Срастание проксимальных элементов базиподия с большеберцовой костью	9	13	8
Срастание дистальных элементов базиподия с плюсной	8	13	6,5
Начало образования пяточно-плюсневой кости	16	17	постэмб.
Образование интертарзального сочленения	9	15	8
Гистогенез			
Образование хряща бедренной и берцовых костей	6,5	8	5,5
Образование хряща кальканеуса	6,5	8	5,5
Образование хряща метаподиальных элементов	7	8	6,5
Перихондральное окостенение бедренной и большеберцовой костей	8	10	7
Перихондральное окостенение метатарзальных элементов	8	10	7,5
Резорбция диафизарного хряща бедренной и берцовых костей	10	12	9
Начало эндохондрального окостенения	16	19	постэмб.

При рассмотрении данных таблицы видно, что голубь и курица по степени органогенеза и гистогенеза опережают утку. В первой половине эмбриогенеза голубь на один день опережает курицу и еще больше утку. Так, на 6 сутки 12 часов инкубации у голубя начинается образование общей проксимальной пластинки базиподия, т. е. срастание кальканеуса с *Astrogalus*. У курицы аналогичный процесс наблюдается на 8 сутки инкубации, а у утки лишь на 13 сутки. На 8 сутки инкубации у голубя задняя конечность приобретает форму дефинитивного состояния, завершается слияние элементов базиподия с *Tibia* и *metatarsalia*, образуется интертарзальное сочленение. У курицы такое состояние морфогенеза наблюдается на 9 сутки, а у утки на 14 сутки.

Различна также судьба V пальца. Он закладывается на 7 сутки инкубации у утки, на 5 сутки 12 часов инкубации у курицы, на 5 сутки у голубя. Рекапитуляция одного из рептильных признаков, наблюдаемая нами на ранних стадиях эмбриогенеза передних и задних конечностей птиц, постаксиально-преаксиальное направление в развитии, на более поздних стадиях перестает действовать и V палец, постепенно редуцируясь, исчезает на 10 сутки инкубации у уток, на 7 сутки у голубя, на 8 сутки у курицы. На более ранних сроках инкубации у голубя начинается отставание в развитии редуцирующих элементов, например, более рано по величине начинает преобладать большеберцовая кость по сравнению с малоберцовой.

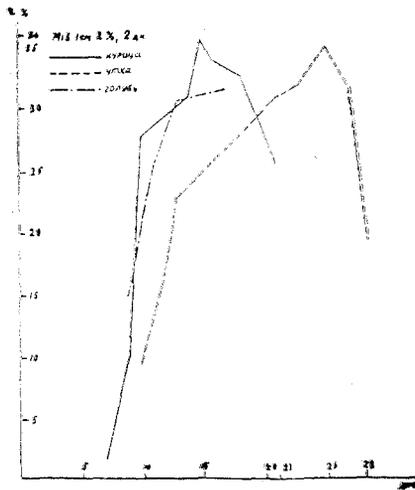


Рис. 6. Рост манжетки бедренной кости у кур, уток и голубей.

Учитывая, что указанные различия могут вытекать из различий в темпах роста, нами выведен индекс толщины манжетки отдельных костей скелета задних конечностей в различные сроки инкубации.

Как видно на рис. 6, интенсивность в развитии у голубя, отмеченная нами при изучении процессов органогенеза и гистогенеза, становится более наглядной при сравнении индексов толщины манжетки в эти сроки эмбриогенеза у трех изученных нами птиц.

Сравнивая моменты появления периостальной костной манжетки у изученных птиц, нетрудно заметить, что точка, соответствующая индексу толщины манжетки бедренной кости у голубя, находится несравненно выше, чем у утки.

Такую интенсивность дифференцировок в первой половине эмбриогенеза у птенцовых по сравнению с выводковыми птицами наблюдал Д. Н. Гофман [2] у воробья. Автор связывает это с усилением обменных

реакций, обеспечиваемых большим относительным содержанием энергетического вещества в яйцах птенцовых.

Восходящая линия кривой соответствует дальнейшему росту костной манжетки. Эта линия характерна у кур и голубей более отвесным положением по сравнению с утками, что говорит о более интенсивном течении процессов роста и дифференцировки костной ткани. Этот процесс усиленного образования грубоволокнистых костных балок продолжается у кур до 15 суток инкубации, у уток до 25, а у голубей продолжается до конца инкубации. Далее, следует процесс дифференцировки костной ткани, которой соответствует нисходящая линия кривой. Толщина манжетки прогрессивно уменьшается вследствие разрушения эндохондральных костных балок и компактизации костного вещества. Процесс компактизации костного вещества у уток начинается на более поздних стадиях инкубации (25 сутки), чем у кур (15 сутки), но протекает более интенсивно, нисходящая линия кривой спускается несколько ниже по сравнению с курами.

Аналогичные закономерности обнаруживаются и при анализе данных индекса толщины манжетки других костей. Таким образом, очевидна разница в степени дифференцировки костной ткани между изученными тремя видами птиц к моменту вылупления.

Ереванский государственный университет,
кафедра зоологии и
Ереванский зооветеринарный институт,
кафедра гистологии

Поступило 16.IX 1965 г.

Կ. Ա. ԶԻՎԱՆՅԱՆ

**ԹՈՉՈՒՆՆԵՐԻ ԵՏԵՎԻ ՎԵՐՋՈՒՅԹՆԵՐԻ ԿՄԱԽՔԻ
ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԷՄԲՐԻՈԳԵՆԵԶԻ ՎԵՐԱԲԵՐՅԱԼ**

Ա մ փ ո փ ու մ

Սովորական հյուսվածաբանական մշակման և կմախքի գրաֆիկական ունկնստրուկցիայի մեթոդներով կատարվել է բազմացման տարբեր տիպեր ունեցող թռչունների ետևի վերջույթների կմախքի համեմատական-սաղմնաբանական ուսումնասիրություն:

Սաղմնային զարգացման վաղ շրջաններում թռչունների առջևի ու ետևի զույգ վերջույթներում հանդես է գալիս սողունների վերջույթների կմախքի էմբրիոգենեզին հատուկ հատկանիշների ղեկավարողությամբ: Մասնավորապես այդ արտահայտվում է վերջույթների կմախքի տարբեր էլեմենտների զարգացման հաջորդականության մեջ: Ուսումնասիրված երեք տեսակի թռչունների մոտ էլ (հավեր, բադեր, աղավինիներ) վերջույթների կմախքի զարգացումն ընթանում է պրոքսիմո-դիստալ ուղղությամբ:

Հավերի, բադերի, աղավինների վերջույթների կմախքի սաղմնային զարգացման պրոցեսի համեմատական ուսումնասիրությունը պարզում է, որ նշված թռչունների մոտ բազիպոզիումում սաղմնազրվող էլեմենտների թիվը, ինչպես նաև օրգանոգենեզի և հիստոգենեզի արագությունը տարբեր է:

Անատոմիական, Նյուսվածաբանական դիֆերենցման աստիճանով սաղմնային զարգացման առաջին կեսում բաղերը և հավերը ետ են մնում աղավնիներից:

Բաղերի մոտ, ինկուբացիայի ավելի երկարատևության շնորհիվ, հնարավոր է դառնում սեղանկցման ենթակա էլեմենտների ավելի երկարատև պահպանումը էմբրիոգենեզում: Իրենց ինքնուրույնությունը ավելի երկարատև են պահպանում բազիպոդիումի էլեմենտները:

Հավերի և աղավնիների մոտ, բաղերի համեմատությամբ, ավելի շուտ է անհետանում հինգերորդ մատը, սաղմնային զարգացման ավելի վաղ շրջաններում է իր զարգացման աստիճանով ետ մնում մեծ ուղքից փոքր ուղքը: Աղավնիների մոտ, հավերի և բաղերի համեմատությամբ, ինկուբացիայի ավելի վաղ շրջաններում են բազիպոդիումի էլեմենտները ձուլվում կմախքի հարևան բաժինների հետ: Անատոմիական և Նյուսվածաբանական պրոցեսների ավելի ինտենսիվ ընթացքը, որը դիտվում է աղավնիների սաղմնային զարգացման ընթացքում, կարելի է դիտել որպես զարգացման պրոցեսում առավել տնտեսվարության արտահայտություն, որը բնորոշ է բնակալ թռչունների զարգացման համար: Հյուսվածքների դիֆերենցման պրոցեսների ընթացքի վրա կարևոր ազդեցություն է թողնում նաև թռչունների ապրելակերպը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Вольф Э. Изв. АН СССР (сер. биол.), 3, 1959.
2. Гофман Д. Н., Ротт Н. Н. Бюлл. МОИП (отд. биол.), т. XVI, вып. 1, 1961.
3. Гофман Д. Н. Бюлл. МОИП (отд. биол.), т. X, вып. 1, 1955.
4. Гененбаур К. Основания сравнительной анатомии, СПб.—М., 1867.
5. Мензбир М. А. Ученые записки Московского ун-та, 1855, вып. 5.
6. Мензбир М. А. Зоология. М., 1897.
7. Северцов А. Н. Очерки по истории развития мускулов, нервов и скелета конечностей низших, т. II, Изд-во АН СССР, 1950.
8. Шмальгаузен И. И. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе происхождения конечностей наземных позвоночных. М., 1915.
9. Шмальгаузен И. И., Степанова Ю. Я. Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР, 4—10 мая 1925, М., 1927.
10. Gegenbaur C. Arch. fur Anat., Phys. und wissenschaftl. Med. Jahrb. 1863.
11. Hampe A. Arch. anat. microsc. et morphol. exptl. 48, 3—4, 1959.
12. Hampe A. I. Embryol. and Exptl. morphol. 1958, 6, 2.
13. Holmgren. Umskow, 19 haft, 1954.
14. Lillie F. R. *Development of the chick*. New-York, 1952.
15. Schmalhausen I. Raut. Arch. f. Entwickl. Mech. Bd. H. 198, 1926.
16. Schmalhausen I., Stepanova I. Raut Arch. f. Entwickl. Mech. Bd. H. 4, 1926.
17. Schestakowa G. S. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. XXXVI, вып. 12, 1927.
18. Siegelbauer F. Zeitschr. fur wissenschaft. Zoologie. Bd. 97, 2, 1911.
19. Steiner H. Acta Zool. 1922.
20. Wolff E. Bull. Soc. Zool. France, 83, 13, 1959.

Փ. Դ. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ НЕКОТОРЫХ
ПОДВИДОВ СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ
(*LACERTA SAXICOLA EVERSMANN*)
В ПРЕДЕЛАХ АРМЕНИИ

При изучении биологии встречающихся в Армении скальных ящериц группы *Lacerta saxicola* Eversmann нами были собраны некоторые новые данные о их распространении, заметно расширяющие имеющиеся в литературе сведения об ареалах отдельных подвидовых форм в пределах республики [1, 3, 8]. Все новые местонахождения указаны на прилагаемой карте (рис. 1).

1. *Lacerta saxicola valentini* Boettger.

По данным И. С. Даревского, эта высокогорная форма населяет горные степи в пределах Гукасянского района на северо-западе Армении, горно-степную зону горы Арагац и северо-западные склоны Гегамского хребта, ограждающего севанскую котловину с юга. Указанные участки ареалов в настоящее время изолированы друг от друга. В связи с этим, Даревским [2] было высказано предположение, что в период похолодания, связанного с эпохой четвертичных оледенений, область распространения этого подвида составляла единое целое и простиралась значительно южнее. В 1963—1965 гг. несколько экземпляров *L. s. valentini* были добыты нами в высокогорной зоне Памбакского и Цахкунянского хребтов к северу и югу от с. Такярлу в долине р. Мармарик в Разданском районе. Ящерицы держатся здесь на высоте 1800—1900 м над ур. моря на каменистых осыпях и выходах скал, то-есть в таких же местообитаниях, как и в других частях своего ареала. По нашим наблюдениям оба местонахождения представляют собой сравнительно небольшие изолированные участки ареала, отделенные от основной области распространения этого подвида на склонах Арагаца — на юго-западе и Гегамского хребта — на юго-востоке. Несомненно, что это явление носит вторичный характер и в прошлом ареал *L. s. valentini* в пределах Армении представлял собой единое целое. Следует отметить, что в некоторых местах на юго-западном склоне Памбакского хребта *L. s. valentini* держится совместно с партеногенетическими самками *L. s. armeniasa*, как это наблюдается и в ряде других пунктов Армении.

Кроме того, в коллекции герпетологического отделения ЗИН АН СССР имеется добытый И. С. Даревским в окр. Мисханы экземпляр стерильного гибрида между партеногенетической самкой *L. s. defilippii* и самцом *L. s. valentini*. Это свидетельствует о том, что обе указанные

формы встречаются иногда совместно, как это было отмечено Даревским и Куликовой [4, 5], на восточных склонах г. Арагац.

2. *Lacerta saxicola portschinskii* Kessl.

По Даревскому [2] известна в Армении только в ущелье р. Агстев и ее притоков, куда проникает из долины Куры, до Степанавана на юго-западе. В 1965 г. несколько экземпляров этого подвида нами были добыты на правом берегу р. Гетик у места впадения ее в р. Агстев. Интересно, что в нижнем течении р. Агстев *L. s. portschinskii* не встречается, что является, видимо, следствием вторичного разрыва ареала.

3. *L. saxicola rostombekovi* Darevsky

Основной ареал этого партеногенетического подвида по Даревскому [2] расположен в Северной Армении, откуда языком выходит в пределы северо-западного Азербайджана. Изолированная популяция обнаружена нами в последнее время на юго-восточном берегу оз. Севан в окр. с. Загалу. Это местонахождение значительно оторвано от основного ареала подвида и представляет известный интерес с зоогеографической точки зрения, поскольку в настоящее время бассейн оз. Севан отделен с северо-востока непреодолимой географической преградой в виде Севанского хребта. Можно предположить, что проникновение *L. sax. rostombekovi* на берега Севана произошло в тот период, когда сезанская котловина каким-то образом общалась на севере с долиной р. Куры. Как показал Даревский [16], такое проникновение куринских элементов, в частности, разноцветной ящурки, в бассейн оз. Севан могло произойти по долине р. Тертер, некогда сообщавшейся с бассейном озера.

4. *Lacerta saxicola dahli* Darevsky

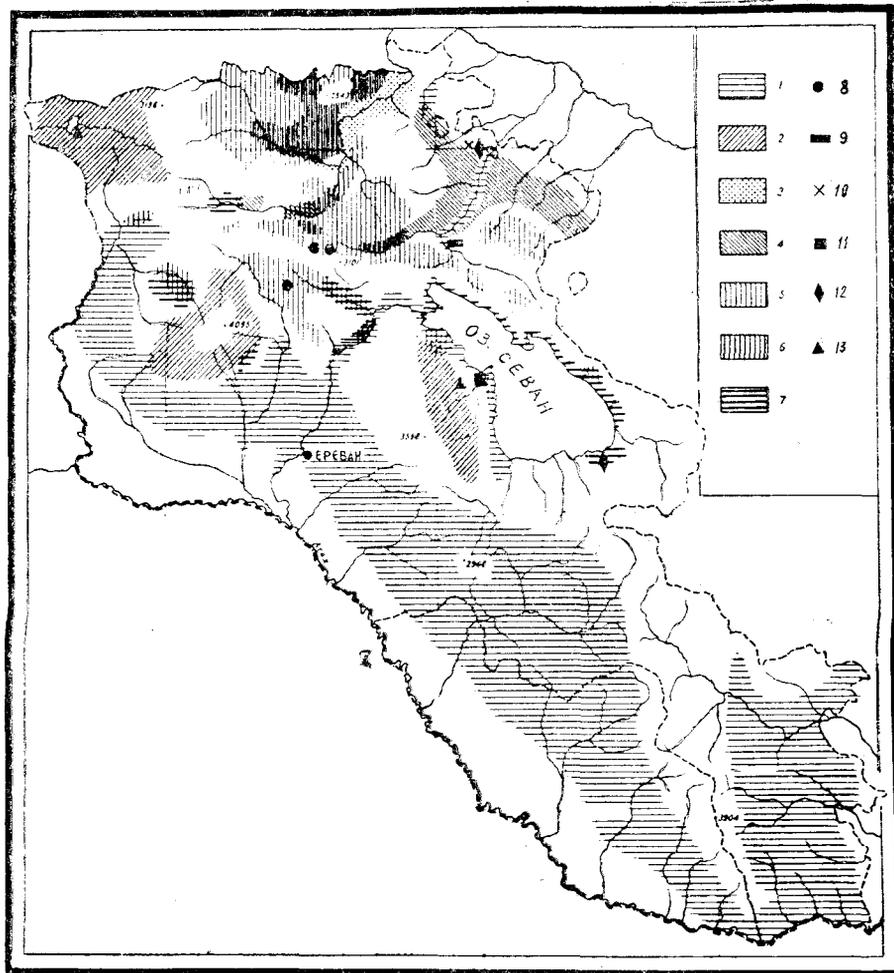
Известна в Армении в долине реки Дебед до Кировакана на юге. Довольно большая популяция этого подвида нами обнаружена в Иджеванском районе, в окрестностях лесопильного завода с. Севкар. В данном месте *L. s. dahli* держится вместе с партеногенетическими самками *L. s. rostombekovi* и с обоеполой формой *L. s. defilippii*. Ящерицы встречались здесь в основном на выходах скал вдоль дороги.

5. *Lacerta saxicola defilippii* Camerano.

Партеногенетическая форма этого подвида встречается на восточном побережье оз. Севан, в Разданском районе и в горно-степной зоне на западных и северных склонах г. Арагац. Нами была обнаружена у с. Норадуз в северо-западной части побережья оз. Севан. Занимаемая *L. s. defilippii* площадь в этом месте весьма мала, что, вероятно, объясняется незначительным скоплением пригодных для ее местообитания крупных камней и скал.

Ближайшее к Норадузскому местообитание этой ящерицы находится на противоположном берегу озера, на Артанышском полуострове близ с. Шоржа. Это наводит на мысль, что оба местообитания в прошлом

представляли собой единое целое. Действительно, по имеющимся в литературе данным уровень Севана еще в период ранней бронзы, примерно 5000 лет назад, был ниже современного на 45—46 м. Поскольку на данном участке глубина озера не превышает 40 м, весьма вероятно, что



Карта. 1—7—ареалы распространения подвидов скальных ящериц. 1. *Lacerta saxicola defilippii* (обоюполая форма). 2. *Lacerta saxicola valentini*. 3. *Lacerta saxicola portchinskii*. 4. *Lacerta saxicola rostombekovi*. 5. *Lacerta saxicola armeniaca*. 6. *Lacerta saxicola dahli*. 7. *Lacerta saxicola defilippii* (партеногенетическая форма). 8—12 — новые находки. 8. *L. s. valentini*. 9. *L. s. portchinskii*. 10. *L. s. dahli*. 11. *L. s. defilippii* (партеногенетическая форма). 12. *L. s. rostombekovi*. 13. *L. s. armeniaca*.

в указанный период существовала перемычка суши, разделяющая Большой Севан от Малого, которая и позволила ящерицам расселиться на западный берег озера.

6. *L. sax. armeniaca*.

Известен из северной лесной части республики, откуда спускается до берегов озера Севан. Нами этот подвид был обнаружен в окрестно-

стях гор. Камо и в Амасийском районе у истоков реки Ахурян, в районе выхода последней из озера Арпа.

Ереванский государственный университет,
кафедра зоологии

Поступило 2.IX 1966 г.

Յ. Գ. ԳԱՆՆԵՆՅԱՆ

ՆՈՐ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ ԺԱՅՌԱՅԻՆ ՄՈՂԵՍԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ԵՆԹԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՏԱՐԱԾՎԱԾՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ ֆ ի փ ի լ ի

Հայաստանում տարածված ժայռային մողեսի (*Lacerta saxicola* Eversmann) բիոլոգիայի ուսումնասիրության ընթացքում մենք հավաքել ենք մի քանի նոր տվյալներ նրանց տարածման մասին, որոնք բավական հարստացնում են արեալների վերաբերյալ մինչ այդ գրականության մեջ եղած տեղեկությունները:

L. sax. valentini-ն հայտնաբերել ենք Փամբակի և Ծաղկունյաց լեռնաշղթաներում, *L. sax. portschinskii*-ն՝ Գետիկ գետի աջ ափին, *L. sax. dahlii*-ն՝ Իջևանի շրջակայքում, *L. sax. rostombekowin*-ն՝ Սևանա լճի հարավային ափին, Զաղալու գյուղի մոտ, *L. sax. armeniaca*-ն՝ Ամասիայի շրջանի Արփի լճից դուրս եկող Ախուրյան գետի գետաբերանում, կուսածին *L. sax. defilippii*-ն՝ Նորագուղ գյուղի շրջակայքում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Даль С. К. Животный мир Армянской ССР, 1954.
2. Даревский И. С. Зоол. сборник Зоол. ин-та АН АрмССР, вып. 10, 27—57, 1957.
3. Даревский И. С. Изв. АН АрмССР (биол. н.), XVIII, 10, 1965.
4. Даревский И. С. и Куликова В. Н. Цитология, т. 4, 1962.
5. (Даревский И. С.) I. S. Darewski und W. N. Kulikowa. Zool. jb. syst. Bd. 89, S. 119—176, 1961.
6. Даревский И. С. Изв. АН АрмССР (биол. н.), XII, 10, 1959.
7. Геология Армянской ССР, т. I, 1962.
8. Чернов С. А. Зоол. сб. Арм. филиала АН СССР, в. I, 1959.

К 50-ЛЕТИЮ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

Я. И. МУЛКИДЖАНЯН

ИЗУЧЕНИЕ ФЛОРЫ И РАЗВИТИЕ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

С выходом в свет в 1966 г. 5 тома завершена первая половина издания многотомной (10 томов) «Флоры Армении», в которой впервые охватываются флористические богатства Армении, северного форпоста переднеазиатской флоры на Кавказе. Армения занимает весьма интересное, ключевое, положение на стыке Армяно-Иранской и Кавказской ботанико-географических провинций, которое находит свое глубокое отражение на составе ее флоры. О богатстве флоры можно судить хотя бы и по тому, что в Армянской ССР, занимающей всего 5,3% территории Кавказа, произрастает около половины видового состава, встречающегося на Кавказе.

«Флора Армении» составляется небольшим (В. Е. Аветисян, Е. М. Аветисян, Э. Ц. Габриэлян, Н. В. Мирзоева) коллективом систематиков Ботанического института АН Армянской ССР, при участии и под руководством чл.-корр. АН СССР, профессора А. Л. Тахтаджяна и канд. биол. наук Я. И. Мулкиджаняна. К участию над обработкой некоторых групп растений привлекаются со стороны отдельные специалисты систематики (И. П. Манденова, С. Г. Тамамшян, Ан. А. Федоров и др.). В системе инвентаризации и изучения растительных богатств республики «Флора Армении» занимает важное место и, видимо, на многие десятилетия, как важнейший справочник по Армении, помогающий выявить и шире использовать растительные богатства Армении, сохранить ценные и редкие виды флоры Армении. Помимо этого, уточнение видового состава флоры имеет первостепенное значение как для ботанической науки в целом, так и для народного хозяйства, так как успех любого эксперимента или исследования всецело зависит от систематической достоверности исходного материала. Флора Армении не лишена определенного интереса и в связи с познанием флоры сопредельных областей Кавказа и в меньшей мере Турции и Ирана, а возможно, и Средней Азии.

Не случайно, что флорой Армении интересовались давно. Еще ученые IV—V веков приводят описания десятков видов и даже сделали попытку сгруппировать растения в «семейства».

С начала XVIII века, со времени восхождения Турнефора на Арафат в 1702 г. (где он впервые заметил явление поясного расположения растений в горах), коллекционирование растений Армении приняло

широкий размах. Но, с сожалением, приходится констатировать, что все собранные растения-коллекции вывозились из Армении и описывались за ее пределами. Так, в иностранных и многогородных изданиях из Армении было описано свыше 300 новых для науки видов растений.

Честь первой попытки подытожить флористические богатства Армении принадлежит Степаносу Шагриманянцу, который в итоге 25-летних трудов к 1818 г. в Тифлисе составил первую «Флору Армении», в которую вошло 1300 видов. Богатая флора Армении привлекала внимание и в разное время «захватывала» не только ботаников, но и таких видных ученых, деятелей армянской культуры, писателей и историков, какими были Хачатур Абовян (который вместе с Парротом в 1829 г. гербаризировал на Арарате), Р. Патканян (приблизительно в 1879 г. составивший словарь более чем 600 армянских названий растений), Гевонд Алишан (опубликовавший в 1901 г. Айбусак) и другие.

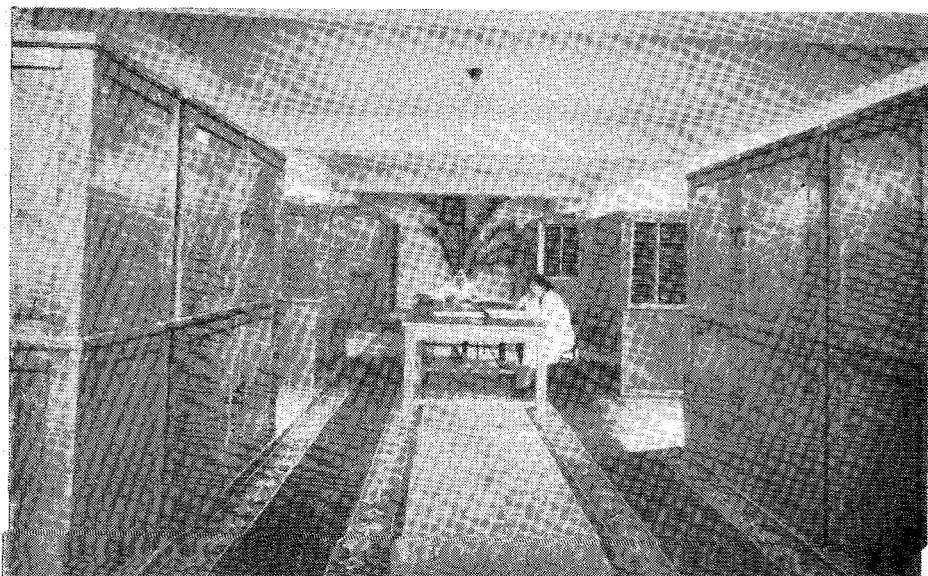
Лишь в 1902 г. в Тифлисе, в Кавказском музее был выделен Армянский гербарий, который позже пополнялся за счет флористических сборов из Армении.

Планомерная работа по изучению растительных богатств Армении стала вестись лишь после установления Советской власти. Впервые в ее истории собранные коллекции не вывозились из Армении. Они послужили фундаментом ботанической части биологического института, организованного в 1933 г.

Изучение флоры уже к середине 50 годов позволило составить ряд монографий по растительности Армении. Под непосредственным руководством и с участием двух крупнейших знатоков флоры Армении А. Л. Тахтаджяна и Ан. А. Федорова в 1945 г. вышел труд «Флора Еревана», в который вошли наиболее изученные растения Араратской равнины и ее предгорий.

Опубликованные позже краткие определители деревьев и кустарников Армении (А. Г. Араратян, Я. И. Мулкиджанян, Д. И. Сосновский и Л. Б. Махатадзе) хотя и дополнили сведения о флоре Армении, но они далеки от полноты охвата ее видового состава. Этими изданиями, пожалуй, исчерпываются и все данные по флоре Армении.

С организацией в 1943 г. Академии наук и Ботанического института была поставлена задача создания монографического труда «Флора Армении». Недостаточная изученность республики в флористическом отношении, с одной стороны, и отсутствие квалифицированных кадров — систематиков, с другой, на протяжении 10 с лишним лет не позволяли приступить к осуществлению этой работы. Лишь с 1953 г. стало возможным серьезно взяться за работу по составлению труда «Флора Армении», так как для работы уже была создана небольшая база. К этому времени коллекция растений насчитывала 38 000 листов армянского и 16 000 общего гербария. Под руководством чл.-корр. АН СССР проф. А. Л. Тахтаджяна была подготовлена небольшая группа научных кадров — ботаников.



Гербарий Ботанического института Академии наук Армянской ССР. 1967 г.

Составленный проф. А. Л. Тахтаджяном I том «Флоры Армении» был издан в 1954 г.

Работы по составлению «Флоры Армении» явились тем стержнем, вокруг которого стали объединяться кадры. Она способствовала созданию сектора систематики и географии растений Ботанического института с его богатым уникальным, в своем роде гербарием, росту кадров и развитию новых вспомогательных направлений в ботанике, формированию творческих групп, развивающих работы в области палиносистематики, кариосистематики, палеоботаники, бриологии, ботанической номенклатуры и терминологии, способные решать актуальные вопросы эволюционной систематики.

В связи с опубликованием первых 5 томов «Флоры Армении» не лишне подвести некоторые итоги. Оригинальность и ценность этого издания заключается в следующем:

«Флора Армении» представляет первую сводку всех флористических богатств Армении.

Материал в ней расположен по новой, наиболее близкой к естественной, филогенетической системе, разработанной проф. А. Л. Тахтаджяном.

Отличие от других региональных флор, она составлена по принципу расширенных определительных ключей. Вместо громоздких описаний растений в ключах приводятся важнейшие и работающие признаки, которые облегчают определение растений. Полное описание приводится лишь при характеристике рода. В конспекте «Флоры» помимо описания надвидовых категорий приводится название вида на латинском, русском и армянском языках, основная синонимика, данные по экологии, географическое распространение: по Армении (указываются флористический район, в котором произрастает данный вид; для редких растений пункт произрастания), Кавказу и общее. Приводятся критические примечания, касающиеся филогении, номенклатуры, систематики и географии вида. В обработках использованы сведения, почерпнутые из новейшей отечественной и зарубежной литературы.

Впервые во «Флоре Армении» широко применен палинологический метод. Во всех родовых диагнозах приводится подробное описание морфологии пыльцевых зерен, а в отношении некоторых родов данные морфологии пыльцы используются в качестве диагностического признака для определения видов.

Труд «Флора Армении» можно назвать «иконографией» растений Армении, так как каждый том богат иллюстрирован оригинальными, полными изображениями редких, а также широко распространенных видов.

Во «Флоре Армении» нашли отражение некоторые рекомендации последних VIII—X международных ботанических конгрессов по номенклатуре, написание всех латинских видовых эпитетов с маленькой буквы; новые—рекомендуемые сокращения фамилий авторов при видах; выделение типовой секции; порядок цитирования литературы.

Ниже приводятся данные по изданным и подготовленным к печати томам «Флоры Армении», характеризующие объем выполненной работы на 1967 г.

Название тома	Число семейств	Число родов	Число видов	Количество таблиц	Примечание
I том	21	50	170	80	Опубликовано
II "	6	75	307	159	"
III "	9	40	216	108	"
IV "	10	51	483	103	"
V "	19	101	314	167	"
IV "	28	118	300	147	В печати
VII "	13	62	231	120	В РИСО
Итого	106	497	2021	884	

В связи с составлением «Флоры Армении» встала необходимость усилить экспедиционные работы по ликвидации «белых пятен» (т. е. районов слабо изученных в ботаническом отношении), массовому сбору гербария и критического материала, необходимых для ее составления, и пополнения гербария. Параллельно с работами по изучению флоры создан уникальный гербарий. Под гербарий отведено прекрасно оборудованное здание. Он стал основной базой для авторов, составителей флоры и всех ботаников, интересующихся флорой Армении.

Помимо экспедиций, пополнение гербария шло и за счет обмена гербариями с ботаническими учреждениями Союза ССР и зарубежных стран. Так, за счет обмена удалось значительно, на 18 000 листов, пополнить общий гербарий растениями из Турции, Ирана, а также стран Балканского полуострова, Сирии, Израиля, США, Финляндии и других стран.

В настоящее время гербарий сектора состоит из армянского общего и обменного отделов, созданного в последнее время справочного отдела и гербария типов.

Коллекционные фонды гербария на декабрь 1966 г.

Год	Местный гербарий	Общий гербарий	Обменный гербарий	Гербарий голотипов и топотипов	Необработанный гербарий	Всего
1966	83877	38071	16526	156	20000	163629

Приведенные данные показывают, что после создания Ботанического института в 1943 г. гербарий вырос в несколько раз. В настоящее время он в ряду лучших по стране. На хранящиеся в гербарии образцы составлена отдельная картотека с указанием номера, даты и места сбора, фамилии коллектора и определившего образец.

К достоинствам гербария следует отнести и то, что в пополнении его коллекций, критическом пересмотре отдельных родов и семейств участвовали лично или путем присылки растений такие выдающиеся ботаники Союза ССР, как А. А. Гроссгейм, А. Л. Тахтаджян, Д. И. Сосновский, Б. К. Шишкин, Ан. А. Федоров, А. А. Колаковский, М. Г. Попов, а из зарубежных ботаников — Девис, Эллен, Губер-Морат, Файбурн, Рехингер и др.

При секторе создана богатая, насчитывающая 65 тысяч единиц, картотека названий растений, в которой подытожены все известные в отечественной и зарубежной литературе армянские названия; они сопоставлены друг с другом, выделены основные и синонимы. Армянские названия увязаны с современными латинскими и русскими названиями. В результате проделанной работы стало возможным при каждом латинском названии вида, цитируемом во «Флоре Армении», приводить армянское название. Наконец, можно отвечать на многочисленные запросы, касающиеся номенклатуры вида, а также приступить к составлению целевых армяно-латино-русских словарей названий растения.

Сотрудники сектора, кроме участия в составлении «Флоры Армении», опубликовали и подготовили к печати ряд исследований монографического порядка: «Определитель растений окрестностей Еревана», «Морфология микроспор сем. Бурачниковых», «Мордовники Кавказа», «Девясилы Кавказа», «Рябины Кавказа», карта растительности Армении, «Арборифлора Армении», «Армяно-русско-латинский словарь названий возделываемых растений» и др. В периодических изданиях Армении, других Союзных республик и зарубежных стран, как и в центральных журналах, опубликованы многочисленные научные статьи.

За последние десятилетия ботаника в Армении значительно окрепла. Наряду с изучением флоры и растительности республики были созданы условия для дальнейшего расцвета ботанической науки — эволюционной морфологии и филогении. Оформились новые, ставшие самостоятельными разделами палеоботаника, карносистематика, палинология, дендрология; начаты работы по экспериментальной систематике. Вместе с «Флорой» выросли и кадры ботаников. По сектору систематики за последние 10 лет защитили на степень кандидата биологических наук через аспирантуру и без отрыва от производства 8 сотрудников.

Наш небольшой коллектив, под руководством чл.-корр. АН СССР А. Л. Тахтаджяна, добился определенных успехов в развитии и популяризации отечественной ботанической науки и в разрешении задач, стоящих перед ботаниками Армении.

Ботанический институт
АН Армянской ССР

Поступило 20.III 1967 г.

БИБЛИОГРАФИЯ

ОБЪЕКТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ —
МИКРООРГАНИЗМЫ

«Курс генетики микроорганизмов следует считать совершенно обязательным для биолога... для знакомства с современным уровнем генетических исследований, овладения методами генетического анализа, а также для формирования генетической логики».

(Из предисловия проф. М. Е. Лобашева).

Издательство Ленинградского университета выпустило в свет книгу И. А. Захарова и К. В. Квитко «Генетика микроорганизмов» («Введение в генетический анализ») под редакцией и с предисловием профессора М. Е. Лобашева. Введение сходного курса в Ереванском университете убедило нас в настоятельной необходимости подобного рода руководства для студентов старших курсов, специализирующихся в области генетики, биохимии, биофизики, микробиологии и цитологии. Отсутствие современного систематического курса в отечественной литературе (да и не только в отечественной) ощущалось очень остро.

За последние 2—4 года в нашей стране было издано много книг (отечественных авторов и переводных) по генетике. Однако создалось странное положение, когда обильный поток специальной литературы (особенно много по молекулярной биологии и генетике) сопровождался почти полным отсутствием учебной литературы по генетике и в особенности по молекулярной генетике и генетике микроорганизмов. Единственный учебник по общей генетике профессора М. Е. Лобашева быстро исчез с прилавков магазинов из-за небольшого тиража. Наряду с ожидаемым вторым, переработанным изданием учебника генетики проф. М. Е. Лобашева появление книги И. А. Захарова и К. В. Квитко «Генетика микроорганизмов» в значительной мере заполняет этот пробел.

Книга И. А. Захарова и К. В. Квитко является первой попыткой систематического изложения современных основ генетики микроорганизмов, одной из наиболее увлекательных и быстро развивающихся областей генетики. В самом деле, трудно назвать сколь-либо значительную проблему генетики, в решении которой, в большей или меньшей мере, не использовались бы микроорганизмы. Роль микроорганизмов в развитии генетических исследований общеизвестна. Однако не всеми четко осознается революционизирующее влияние генетики микроорганизмов на ряд других отраслей не только биологии и медицины, но и сельского хозяйства и даже промышленности.

Возьмем для примера влияние генетики микроорганизмов на развитие биохимии. Без преувеличения можно сказать, что наиболее перспективные и актуальные проблемы современной биохимии не только своим решением, но, в ряде случаев, самой постановкой обязаны во многом генетике микроорганизмов. В начале сороковых годов были получены первые биохимические мутации у грибов и бактерий. Только подобные мутанты позволили биохимикам, используя метод генетических блоков с последующим выделением продуктов накопления, расшифровать пути биосинтеза не только аминокислот и витаминов, но и ряда других физиологически важных соединений (хлорофилла, каротиноидов, алкалоидов и др.).

В сороковых-пятидесятых годах, главным образом генетикой микроорганизмов была доказана генетическая роль нуклеиновых кислот (чаще ДНК). Тут же отмечается бурное развитие биохимии нуклеиновых кислот. Эти работы завершились самой бли-

стательной страницей развития биологии—постановкой и разрешением проблем генетического кода и биосинтеза белка. Они были поставлены и первоначально решены именно генетикой микроорганизмов. Именно генетические работы, главным образом на фагах и вирусах растений позволили определить основные свойства генетического кода (триплетность, неперекрываемость, универсальность, код без запятых и т. д.), впоследствии нашедшие биохимическое подтверждение. Только последовательность нуклеотидов в триплетгах определена именно биохимиками (для некоторых триплетов генетиками раньше) в экспериментах *in vitro*, но тяжесть проверки соответствия этих триплетов с *in vivo* триплетами в настоящее время «по плечу» только тем же генетикам микроорганизмов.

Решения проблемы биосинтеза белка и особенно механизмов регуляции этого синтеза начались с гипотезы Бидла и Татума «Один ген—один фермент» (на основе работ с биохимическими мутантами *нейроспоры*) и завершились гипотезой оперона Жакоба и Моно (с использованием мутантов кишечной палочки). Замечательные успехи биохимиков в области биосинтеза белка и его регуляции были предопределены именно этими работами.

Что касается медицины, отметим только, что в последние годы такие отрасли медицины, как вирусология, микробиология, эпидемиология испытывали плодотворное влияние идей и методов привнесенных из области генетики микроорганизмов. Как выяснилось, некоторые мутанты микроорганизмов могут служить моделями для ряда болезней. Например, некоторые мутанты микроорганизмов с блокированным дыханием имеют много сходных черт с клетками раковых опухолей. Мутант кишечной палочки, не окисляющий галактозу, по этому признаку точно имитирует наследственное заболевание людей, известное под названием галактоземии. Видно какую важную роль могут играть такие удобные модели для распознавания механизмов названных болезней и поисков соответствующих лечебных средств.

О роли генетики микроорганизмов в сельском хозяйстве и промышленности можно судить хотя бы по разрабатываемым методам борьбы с болезнями сельскохозяйственных животных и растений, возбудителями которых являются патогенные микроорганизмы. Целые отрасли промышленности, такие как антибиотическая, ферментная, промышленность микробиологического производства аминокислот и другие своим развитием целиком обязаны штаммам-продуцентам, полученным с применением методов генетики микроорганизмов.

Все сказанное делает очевидным большое научное и практическое значение генетики микроорганизмов и необходимость знаний основ этой отрасли генетики биологами всех специальностей, медиками, а также химиками и физиками, работающими в области молекулярной биологии. С этой точки зрения книга И. А. Захарова и К. В. Квитко может послужить не только учебным пособием для студентов биологов, но и хорошим руководством для специалистов смежных областей, желающих приобрести систематические знания по основам генетики микроорганизмов.

Книга «Генетика микроорганизмов» содержит восемь глав, посвященных важнейшим разделам генетики микроорганизмов.

В первой главе «Строение и размножение микроорганизмов» даны общие представления о строении и жизненных циклах объекта генетики микроорганизмов, одноклеточных водорослей, грибов, актиномицетов, бактерий и вирусов. Указывается на специфические особенности их строения и жизнедеятельности, такие как популяционный характер большинства исследований по генетике микроорганизмов (отдельная особь практически недоступна для большинства исследований), метаболические особенности (в частности вирусов, биохимическая активность которых проявляется только в клетках хозяина), особенности оплодотворения, цикла клеточного деления, строения ядерного аппарата и др.

Во второй главе «Наследственность и ее материальные основы» рассматриваются понятия клона, субклона и штамма, особенности выявления и основанная на них классификация признаков у микроорганизмов, ряд общегенетических понятий (фенотип, генотип, наследственность, изменчивость, генетический анализ и его особенности у микро-

организмов), современные представления о факторах наследственности, структуры и репликации ДНК (на этой основе строение и функционирование гена) и генетический код.

В главе «Процессы изменчивости» рассматриваются типы изменчивости (наследственной и ненаследственной), особенности мутационной и модификационной изменчивости, доказательство генетического значения нуклеонидов бактерий, особенности проявления и метода обнаружения мутаций у микроорганизмов. Приводится классификация мутаций, даны понятия прямых мутаций и риверсий, а также рассмотрены молекулярные механизмы радиационного и химического мутагенеза.

Глава четвертая посвящена методам количественного учета мутационной изменчивости. В главе «Наследование при гибридизации у микроорганизмов, обладающих клеточным строением», рассматриваются основы гибридологического анализа у микроорганизмов, дается понятие аллелей и критерий аллельности, обсуждаются методы количественного изучения мейотического расщепления у микроорганизмов (метод случайных выборок спор и тетрадный анализ при моно- и дигибридном скрещивании), а также особенности и возможные механизмы митотического расщепления.

Глава шестая «Наследование у бактерий» посвящена изучению наследования у бактерий методами конъюгации, трансформации и трансдукции. Рассмотрены возможности и механизмы каждого метода, даны понятия эписом, умеренных фагов и лизогении.

Глава седьмая «Наследование при гибридизации у вирусов». В ней рассматриваются особенности гибридологического анализа у вирусов, а также результаты тонкого генетического анализа у вирусов на примере г-генов бактериофага Т4.

Последняя глава является прекрасным завершением теоретического курса, показывающая каковы первые результаты практического применения генетических методов в селекции микроорганизмов.

Книга завершается методическим приложением для организации практических занятий по генетике микроорганизмов. В конце дан список отечественной и зарубежной литературы по отдельным главам.

Написана книга лаконично (местами, быть может, чрезмерно), с хорошо подобранными примерами и иллюстрациями.

Остается только сожалеть, что она снабжена бумажной обложкой, что совершенно неприемлемо для учебного пособия. Мы также надеемся, что наши студенты и аспиранты получат это современное пособие по генетике на родном языке.

Зав. кафедрой генетики и цитологии
Ереванского государственного университета,
доктор биологических наук, профессор

Г. Г. Батикян

Зав. лабораторией молекулярной генетики
Института экспериментальной биологии
Академии наук Армянской ССР,
кандидат биологических наук

М. Г. Оганесян

ԲՈՎԱՆԳԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Տ ե ը Մ ի ն ա ս յ ա ն Մ. Ե. Կովկասի Lixus F. ցեղին պատկանող երկարակնձիթ բզեզների ֆատունան (Coieoptera. Curculionidae)	3
Կ ա ը ա պ ե տ յ ա ն Ս. Կ., Բ ա լ ա ս ա ն յ ա ն Ռ. Գ. Խաղողի տերեւներից պատրաստված ալյուրի ազդեցությունը թռչունների նյութափոխանակության վրա	14
Մ ա ղ ա ք յ ա ն Յու. Հ. Սաղմնալին զարգացման մեջ աճի կարգավորման մի քանի ճարտերի մասին	19
Փ ա ն ո ս յ ա ն Հ. Կ., Ն ի կ ո ղ ո ս յ ա ն Վ. Գ. Հայկական ՍՍՀ բարաբրոսների և նրանց ուղեկցող միկրոօրգանիզմների՝ ֆիզիոլոգիապես ակտիվ նյութեր սինթեզելու ունակության մասին	33
Ա վ ա գ յ ա ն Ա. Ա., Մ ա ն ու կ յ ա ն Ի. Ա. L. tropica-ի ներքային ստադիայի էլեկտրոնմիկրոսկոպիական ուսումնասիրությունը	40
Ս ա ը ա ֆ յ ա ն Ն. Ե. Ղեկավարման բազմամակարդակ սխեմաների մի խնդրի մասին	44
Ղ ա զ ա ը յ ա ն Հ. Տ. Դինրտրոֆենոլի և էթիլենդիամինտետրաացետատի ազդեցությունը բույսերի արմատիկների շնչառության վրա	49
Մ ե ղ ն ի կ յ ա ն Գ. Ա. Բենզոլիդրոլի դիմեթիլամինոէթանոլի մի քանի շորրորդային աղերի ֆարմակոլոգիայի շուրջը	53
Ն ու բ շ ու ղ յ ա ն Պ. Ա., Ծ ա ը ու Ա. Ա. Սևանա լճի ջրերից առատված հողագրոնտներում սովորական սոճու բնական վերականգնման մասին	59
Ն ա շ ո յ ա ն Վ. Ի. Trypanosoma brucei-ի փորձառական ինֆեկցիան մոխրագույն համատերիկների մոտ	63
Մ ի ն ա ս յ ա ն Ս. Մ., Հ ո վ ս և փ յ ա ն Լ. Գ. Պտղատու կուլտուրաների ծաղկաբողբոջների առաջացումը՝ կապված շվերի որակական ցուցանիշների հետ	74
Բ ա ղ ա ը յ ա ն Վ. Ս., Գ ը ի գ ո ը յ ա ն Ա. Մ. Դարարտանյութերի ազդեցությունը աշնանացան ցորենի անատոմա-ֆիզիոլոգիական մի քանի առանձնահատկությունների վրա	80
Ջ ի վ ա ն յ ա ն Կ. Ա. Թռչունների բուսական վերջույթների կմախքի համեմատական էմբրիոգենեզի վերաբերյալ	89
Դ ա ն ի ե լ յ ա ն Յ. Դ. Նոր տվյալներ Հայաստանում ժայռային մողեսի մի քանի ենթատեսակների տարածվածության մասին	96

ՀՈԿՏԵՄԹԵՐՅԱՆ ՍՈՏԻԱԼԻՍՏԱԿԱՆ ՄԵՄ ՀԵՂԱՓՈՒԿՈՒԹՅԱՆ 50-ԱՄՅԱԿԻ ԱՌԹԻՎ

Մ ու է ք ի ջ ա ն Յա. Ի. Ֆլորայի ուսումնասիրությունը և բույսերի սխեմատիկայի զարգացումը Հայկական ՍՍՀ գիտությունների ակադեմիայի բուսաբանական ինստիտուտում	103
--	-----

Գրախոսություն

Բ ա տ ի կ յ ա ն Հ. Գ., Հ ո վ ճ ա ն ն ի ս յ ա ն Մ. Գ. Միկրոօրգանիզմները՝ դենեոտիկական ուսումնասիրության օբյեկտ	108
---	-----

СОДЕРЖАНИЕ

Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики рода <i>Lixus</i> F. (Coleoptera, Curculionidae) в фауне Кавказа	3
Карапетян С. К., Баласанян Р. Г. Влияние муки из виноградных листьев на обменные процессы птиц	14
Магакян Ю. А. Некоторые вопросы регуляции роста в эмбриональном развитии	19
Паносян А. К., Никогосян В. Г. Синтез физиологически активных веществ лишайниками и сопутствующими им микроорганизмами	33
Авакян А. А., Манукян И. А. Электронномикроскопическое изучение внутриклеточной стадии <i>L. tropica</i>	40
Сарафян Н. Е. Одна задача о многоуровневых системах управления	44
Казарян Г. Т. Влияние динитрофенола и этилендиаминтетраацетата на дыхание корешков	49
Медникян Г. А. К фармакологии некоторых четвертичных солей диметиламиноэтанола и хлоргидратов диметиламиноэтиленовых эфиров бензгидрола	53
Хуршудян П. А., Шароев А. А. О естественном возобновлении сосны обыкновенной на грунтах, вышедших из-под вод озера Севан	59
Хачоян В. И. Экспериментальная инфекция <i>Tyranosoma brucei</i> у серых хомячков	69
Минасян С. М., Овсепян Л. Г. Образование плодовых почек в зависимости от качества побегов плодовых культур	74
Бадалян В. С., Григорян А. М. Влияние удобрений на некоторые анатомо-физиологические особенности озимой пшеницы	80
Дживанян К. А. К сравнительному эмбриогенезу скелета задних конечностей птиц	89
Даннелян Ф. Д. Новые данные о распространении некоторых подвидов скальной ящерицы (<i>Lacerta saxicola</i> Eversmann) в пределах Армении	99

К 50-ЛЕТИЮ ВЕЛИКОЙ ОКТЯБРЬСКОЙ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ

Мулкиджанян Я. И. Изучение флоры и развитие систематики растений в Ботаническом институте Академии наук Армянской ССР	103
---	-----

Библиография

Батикян Г. Г., Оганесян М. Г. Объект генетических исследований—микрорганйзмы	108
--	-----

Պատասխանատու խմբագիր՝ Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ

Ответственный редактор: Г. Г. БАТИКЯН

Խմբագրական կոլեգիա՝ Գ. Խ. Աղաջանյան, Հ. Ս. Ավետյան, Ա. Գ. Արարատյան, Է. Գ. Աֆրիկյան, Գ. Ն. Բաբայան, Հ. Խ. Բունյաթյան, Վ. Հ. Գուլքանյան, Յա. Ի. Մուլքիչանյան, Հ. Կ. Փանոսյան, Ս. Ի. Քալանթարյան (պատ. քարտուղար):

Редакционная коллегия: А. С. Аветян, Г. Х. Агаджанян, А. Г. Араратян, Э. Г. Африкян, Д. Н. Бабаян, Г. Х. Бунятыан, В. О. Гулканян, С. И. Калантарян (отв. секретарь), Я. И. Мулкиджанян, А. К. Папосян.