ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ

# ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ

# БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

Журнал издается с 1946 года.

Айастани кенсабанакан андес

Պատասխանատու խմբագիր՝ Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ
Ответственный редактор: Г. Г. БАТИКЯН

Խմբագրական կոլեգիա՝ Ծ. Մ. Ավագյան, Հ. Ս. Ավետյան, Ա. Գ. Արարատյան, Է. Գ. Աֆրիկյան, Դ. Ն. Բաբայան, Հ. Խ. Բունյաթյան, Վ. Հ. Գուլքանյան, Վ. Հ. Ղազարյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Կ. Ս. Մարջանյան (պատ. քարտուղար), Յա. Ի. Մուլքիջանյան, Վ. Վ. Ֆանարջյան։

Редакционная коллегия: Ц. М. Авакян, А. С. Аветян, А. Г. Араратян, Э. Г. Африкян, Д. Н. Бабаян, Г. Х. Буниатян, Л. С. Гамбарян, В. О. Гулканян, В. О. Казарян, К. С. Марджанян (ответ. секретарь), Я. И. Мулкиджанян, В. В. Фанарджян.

Խմբագրական խորհուրդ՝ Ն. Ն. Ակրամովսկի, Ս. Ի. Ալիխանյան, Ս. Ա. Բակունց, Հ. Գ. Բատիկյան (խորհրդի նախագահ), Ա. Լ. Թախտաջյան, Գ. Ս. Դավթյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Ե. Հ. Հասրաթյան, Պ. Պ. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մատեւոսյան, Մ. Խ. Ջայլախյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ե. Տեր-Մինասյան։

Редакционный совет: Н. Н. Акрамовский, С. П. Аликанян, Э. А. Асратян, С. А. Бакунц, Г. Г. Батикян (пред. совета), П. П. Гамбарян, Г. С. Давтян, С. К. Карапетян, А. А. Матевосян, С. А. Погосян, А. Л. Тахтаджян, М. Е. Тер-Минасян, М. Х. Чайлахян.

© Издательство АН Армянской ССР.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 612.014

С. К. КАРАПЕТЯН, Р. А. АРУТЮНЯН

# РОЛЬ ШЕЙНЫХ СИМПАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ В ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ОРГАНИЗМА

Показано, что одномоментное двухстороннее удаление верхних шейных симпатических узлов приводит к снижению потребления кислорода и теплообразования в среднем на 41%, вершинного обмена—на 34%, а полипноэ—на 17%.

Нарушенная терморегуляторная функция организма обратима и полностью восстанавливается на третьем месяце после симпатэктомии.

В настоящее время в литературе накоплен достаточно большой экспериментальный материал, посвященный изучению роли шейного отдела симпатической нервной системы в регуляции различных физиологических функций организма [1, 2, 4, 5, 11]. Показано, что после удаления верхних шейных симпатических узлов ранее выработанные условные рефлексы исчезают в течение 5—9 месяцев, происходит десинхронизация фоновой электрической активности коры больших полушарий и ряд других изменений в центральной нервной системе.

По данным Никитиной [9], после цервикальной симпатэктомии у кроликов частота дыхания уменьшалась в среднем на 39 в мин, а частота сердца—на 30 ударов в мин.

Бунятян и др. [3] установили, что после одномоментного двухстороннего удаления шейных симпатических узлов в мозге количество цереброзоидов снижается от 7,11 до 4,56 мг/г и восстанавливается на 150-й день после симпатэктомии.

В опытах Маркосяна [8] у симпатэктомированных животных свертывание крови резко замедлялось. Урганджян и Бахчиева [15] отмечают, что у симпатэктомированных собак после одномоментной вентродорзальной гемисекции в течение двух лет не восстанавливаются нарушенные опорно-двигательные функции организма.

Что касается роли вегетативной нервной системы в терморегуляции организма, то еще в 1920 году О. Шлюзе показал, что перерезка блуждающего нерва не препятствует повышению температуры тела после теплового укола.

В дальнейшем [14] было установлено, что перерезка спинного мозга в грудной части способствует повышению температуры тела после теплового укола, а перерезка спинного мозга в шейной части препятствует ее повышению.

По данным Маркосяна [8], после удаления шейных и брюшных симпатических узлов температура тела после теплового укола у кошек

не повышается. Уразов [16], изучая роль симпатической нервной системы в процессе химической терморегуляции, показал, что после абдоминальной симпатэктомии снижается потребление кислорода и терморегуляционный тонус мышц.

Урганджян [14] отмечает, что удаление брюшных симпатических узлов усиливает теплоотдачу и повышает кожную температуру задних конечностей на 2—3°, а температура передних конечностей при этом снижается на 10—14°. Восстановление температуры передних конечностей происходит в течение 30 дней после симпатэктомии.

Карапетяном и др. [6] показано, что после одномоментной двухсторонней демедулляции надпочечников в пределах термонейтральной зоны потребление кислорода и теплообразование снижается на 15—19%, температура тела снижается на 0.5°, частота дыхания и количество дыхательного воздуха—на 28,6%. В условиях температуры среды ниже нейтральной зоны уровень вершинного обмена у демедуллированных кроликов снижается на 17,5%, а интенсивность теплообразования—в два раза.

В условиях температуры среды выше нейтральной зоны интенсивность протекания второй химической терморегуляции снижается на 18.2 %. Все нарушенные терморегуляционные показатели обратимы и восстанавливаются на 30-й день после демедулляции.

После одномоментной демедулляции обоих надпочечников и одностороннего удаления брюшных симпатических цепочек нарушенные терморегуляционные показатели восстанавливаются на 30—40-й дни [7], а после полного удаления брюшных симпатических цепочек терморегуляторная функция организма заметно нарушается и восстанавливается до исходного уровня спустя 2 месяца.

В настоящем сообщении приводятся данные по изменению терморегуляционных показателей у кроликов после одномоментного двухстороннего удаления шейных симпатических узлов; эта работа представляет собой продолжение ранее опубликованных работ.

*Материал и методика.* Эксперименты ставились на половозрелых кроликах весом 2,5—3,0 кг. В опытах учитывались: потребление кислорода ($Q0_2$), теплопродукция, метаболический коэффициент, ректальная и кожная температура, частота дыхания и количество дыхательного воздуха. $Q0_2$ определялось в респирационной камере с автоматической подачей кислорода, а теплопродукция—при помощи каллорического эквивалента Броди.

Опыты ставились в двух сериях. В первой серии все параметры изучались в норме, а во второй—после одномоментной двухсторонней цервикальной симпатэктомии. Во время каждого опыта все параметры определялись при температуре среды 15, 20, 25, 30, 35 и 40°.

*Результаты и обсуждение. Потребление кислорода и метаболический коэффициент.* Исследования показали, что в пределах термонейтральной зоны (20—30°) у интактных кроликов происходит стандартный обмен, и $Q0_2$ составляет в среднем 30,7 мл/кг/мин.

После удаления верхних шейных симпатических узлов в первые два месяца стандартный обмен снижается на 31,4%, и $Q0_2$ равняется в сред-

нем 19,7—21,0 мл/кг/мин. Начиная с третьего месяца стандартный обмен постепенно повышается и в конце месяца достигает почти исходного фона. При снижении температуры среды от 20 до 15° у интактных кроликов $Q0_2$ повышается на 11,4%. Интенсивность увеличения вершинного обмена на каждый градус снижения температуры среды в этих условиях составила 0,7 мл/кг/мин, а метаболический коэффициент равнялся 1,15.

У симпатэктомированных кроликов в первые два месяца в условиях температуры среды ниже нейтральной зоны $Q0_2$ увеличилось всего на 4,5%, а интенсивность вершинного обмена составила 0.46 мл/кг/мин, или на 34% ниже, чем в контроле; метаболический коэффициент равнялся 1,2. В дальнейшем интенсивность химической терморегуляции постепенно повышается: через 90 дней после симпатэктомии $Q0_2$ от 20,0 мл/кг/мин увеличилось до 25,6 мл/кг/мин, а метаболический коэффициент составил 1,22.

Изучение химической терморегуляции в условиях температуры среды выше нейтральной зоны показало, что если у интактных кроликов при температуре среды 30—35° $Q0_2$ снижается на 5,7 мл/кг/мин, то у оперированных—в первые 30 дней этот показатель снижается на 3,7 мл/кг/мин. Через 90 дней интенсивность химической терморегуляции восстанавливается, а $Q0_2$ снижается на 4,8 мл/кг/мин. При повышении температуры среды от 35 до 40° как у интактных, так и у симпатэктомированных животных $Q0_2$ вновь повышается, что связано с включением в теплообмен механизма полипноэ.

*Изменение теплопродукции.* Установлено, что в пределах термонейтральной зоны в организме интактных животных образуется в среднем 0,153 ккал/кг/мин тепла. После экстирпации верхних шейных симпатических узлов в первые два месяца теплообразование снижается на 41,2%. В дальнейшем оно повышается и через три месяца составляет в среднем 0,128 ккал/кг/мин.

Изучение динамики теплообразования в условиях ниже нейтральной зоны показало, что если у интактных кроликов на каждый градус снижения температуры среды от 20 до 15° образуется 4,4 гкал/кг/мин тепла, то у симпатэктомированных кроликов в первые 60 дней образуется всего 2,4 гкал/кг/мин тепла.

В условиях температуры среды выше нейтральной зоны у интактных кроликов теплообразование снижается на 20, а у симпатэктомированных в первые 30 дней после операции всего на 12%.

*Изменение периферической и центральной температуры тела.* Опыты показали, что в первые 30 дней после операции температура тела в термонейтральной зоне у опытных животных снижается на 0,2°, температура кожи в это время повышается на 1,8°. В дальнейшем тепловой баланс организма восстанавливается и в конце второго месяца достигает исходного фона (37,8°).

При изучении сдвигов центральной и периферической температуры в условиях ниже нейтральной зоны выяснилось, что у интактных кроликов ректальная температура повышается на 0,1°, а у симпатэктомирован-

ных, наоборот, снижается на 0,1°, что обусловлено усилением теплоотдачи через сосуды уха. Кожная температура в этот период повышается на 1,6°.

*Изменение частоты дыхания и количества дыхательного воздуха.* Согласно полученным данным, в первые два месяца после удаления верхних шейных симпатических узлов частота дыхания в пределах термонейтральной зоны снижается от 137 до 92°, а количество дыхательного воздуха—от 0,22 до 0,18 мл/кг. Эти показатели через два месяца улучшаются, и на третьем месяце частота дыхания достигает 110, а количество дыхательного воздуха—0,25 мл/кг. Снижение температуры среды ниже нейтральной зоны на 5° приводит к снижению частоты дыхания как у интактных, так и симпатэктомированных животных в среднем на 25 единиц. Глубина дыхания при этом повышается у интактных животных на 0,07, а у симпатэктомированных—на 0,11 мл/кг. Одновременно выяснилось, что механизм полипноэ как у интактных, так и у симпатэктомированных кроликов включается в процесс физической терморегуляции при температуре среды 35° и достигает максимума при температуре 40°. Однако интенсивность протекания полипноэ у симпатэктомированных кроликов на 17% ниже, чем у интактных. Частота дыхания в период полипноэ у первых составляет 221, а у вторых—266. Результаты статистической обработки экспериментальных данных, полученные у интактных животных, приведены в табл. 1, а у симпатэктомированных—в табл. 2.

Таблица 1

Терморегуляционные показатели у интактных кроликов в термонейтральной зоне и в условиях выше и ниже этой зоны

| Показатели | Температура среды | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 15° | 20—30° | 35° | 40° |
| Потребление кислорода, мл/кг/мин | 34,2±1,6<br>P<0,4 | 30,7±1,3 | 25,0±1,5<br>P<0,05 | 28,0±1,3<br>P<0,1 |
| Количество дыхательного воздуха, мл/кг | 0,26±0,01<br>P<0,2 | 0,22±0,01 | 0,12±0,009<br>P<0,05 | 0,09±0,009<br>P<0,05 |
| Теплопродукция, ккал/кг/мин | 0,175±0,007<br>P<0,4 | 0,153±0,006 | 0,123±0,007<br>P<0,05 | 0,126±0,007<br>P<0,8 |
| Частота дыхания | 114±2,7<br>P<0,05 | 137±2,4 | 213±4,0<br>P<0,001 | 266±2,2<br>P<0,001 |
| Температура уха | 29,0±0,5<br>P<0,9 | 31,2±0,21 | 35,3±0,12<br>P<0,001 | 36,5±0,14<br>P<0,001 |
| Температура тела | 38,88±0,03<br>P<0,01 | 38,8±0,01 | 39,4±0,07<br>P<0,001 | 40,3±0,02<br>P<0,001 |

Полученные данные позволяют заключить, что в первые два месяца после одномоментного двухстороннего удаления верхних шейных симпатических узлов интенсивность протекания химических терморегуляционных процессов в пределах термонейтральной зоны заметно снижа-

Таблица 2

Терморегуляционные показатели у кроликов после удаления верхних шейных симпатических узлов в термонейтральной зоне и в условиях выше и ниже этой зоны

| Показатели | Температура среды и дни после симпатэктомии | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 15° | | | 20–30° | | | 35° | | | 40° | | |
| | 1–30 | 31–60 | 61–90 | 1–30 | 31–60 | 61–90 | 1–30 | 31–60 | 61–90 | 1–30 | 31–60 | 61–90 |
| Потребление кислорода, мл/кг/мин | 20,0±1,26 P>0,5 | 22,0±1,0 | 25,6±1,4 | 19,7±0,77 P<0.01 | 21,0±0,6 | 27,6±1,1 | 16,0±1,2 P<0,001 | 15,6±0,7 | 22,8±1,2 | 18,0±1,9 P<0,001 | 20,4±0,5 | 26,0±0,01 |
| Количество дыхательного воздуха, мл/кг | 0,27±1,2 P<0,005 | 0,25±0,01 | 0,3±0,03 | 0,18±0,03 P<0,4 | 0,19±0,01 | 0,25±0,01 | 0,09±0,009 P<0,01 | 0,09±0,004 | 0,13±0,02 | 0,08±0,004 P<0,5 | 0,08±0,003 | 0,1±0,001 |
| Теплопродукция, ккал/кг/мин | 0,103±0,03 P<0,5 | 0,110±0,006 | 0,120±0,007 | 0,09±0,005 P<0,005 | 0,10±0,002 | 0,128±0,006 | 0,080±0,002 P<0,001 | 0,078±0,005 | 0,109±0,009 | 0,083±0,001 P<0,001 | 0,090±0,001 | 0,125±0,08 |
| Частота дыхания | 79±5,1 P<0,9 | 80±4,9 | 85±6,0 | 97±2,2 P<0,005 | 92±2,4 | 110±3,0 | 168±8,0 P<0,001 | 175±9,2 | 168±8,5 | 221±4,5 P<0,001 | 240±4,2 | 250±6,4 |
| Температура уха | 34,6±1,2 P<0,2 | 31,0±0,8 | 30,2±0,8 | 33,0±0,1 P<0,001 | 32,5±0,22 | 32,6±0,12 | 36,7±0,17 P<0,001 | 36,1±0,17 | 36,5±0,17 | 37,9±0,21 P<0,001 | 37,5±0,11 | 38,0±0,1 |
| Температура тела | 38,5±0,009 P<0,9 | 38,7±0,06 | 38,7±0,08 | 38,6±0,02 P<0,001 | 38,76±0,06 | 38,8±0,05 | 39,8±0,12 P<0,4 | 39,6±0,12 | 39,2±0,11 | 40,4±0,1 P<0,9 | 40,6±0,17 | 40,3±0,01 |

ется, а интенсивность физических терморегуляционных процессов несколько повышается (на 5,8%).

После экстирпации верхних шейных симпатических узлов более чем на одну треть уменьшается вершинный обмен, что является следствием снижения теплообразования в условиях ниже нейтральной зоны. В условиях температуры среды выше нейтральной зоны в первые 30 дней после симпатэктомии интенсивность протекания химической терморегуляции снижается в 3 раза, а интенсивность полипноэ—на 17%, что приводит к повышению теплового баланса организма у симпатэктомированных кроликов на 0,6° больше, чем у контрольных (соответственно 0,6 и 1,2).

Нарушения терморегуляционной функции после одномоментного двустороннего удаления верхних шейных симпатических узлов обратимы, и полное восстановление наступает на третьем месяце после операции.

Механизм возникновения изменений в терморегуляционной функции организма при симпатэктомии сложен и мало изучен, если учитывать тот факт, что гипофиз получает симпатическую иннервацию не только от гипоталамуса, но и от верхних шейных симпатических узлов [10, 13, 17, 18]. Опираясь на положение Л. А. Орбели, согласно которому симпатическая нервная система оказывает активирующее трофическое влияние на все органы человека и животных, можно предположить, что снижение интенсивности химической терморегуляции после удаления верхних шейных симпатических узлов является следствием трофического нарушения в гипофизе и снижения уровня синтеза симпатотропина, тиреотропных, адренокортикотропных гормонов и вазопрессина, участвующих в химической и физической терморегуляции организма. Одновременно трофическое изменение в гипофизе в свою очередь вызывает аналогичное изменение в гипоталамусе, с чем он связан прямой афферентной и эфферентной иннервацией. Имеется основание утверждать, что указанные изменения в гипоталамусе, где локализованы центры терморегуляции, снижают функцию периферических отделов симпатической нервной системы, в результате чего рефлекторно снижается обмен веществ и теплообразование во многих вегетативных и соматических органах, участвующих в теплообмене организма.

Наши предположения подтверждаются литературными данными [13, 18], согласно которым после удаления верхних шейных симпатических узлов происходит дегенеративное изменение не только в гипофизе, но и в гипоталамусе, а после удаления гипофиза происходит перерождение в верхних шейных симпатических узлах.

Полученные данные являются дальнейшим подтверждением концепции Л. А. Орбели об адаптационно-трофической функции симпатической нервной системы, которая влияет на все органы и ткани, в том числе и на органы, участвующие в теплообмене организма.

Институт физиологии им. Орбели АН АрмССР

Поступило 28.VII 1975 г.

Ա. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ի. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

# ՊԱՐԱՆՈՑԻ ՍԻՄՊԱԹԻԿ ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԱՆԳՈՒՅՑՆԵՐԻ ԴԵՐԸ ՋԵՐՄԱԿԱՐԳԱՎՈՐՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ


## Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Ապացուցվել է, որ պարանոցի վերին սիմպաթիկ նյարդային հանգույցների միաժամանակյա, երկկողմանի հեռացման դեպքում խիստ խախտվում են քիմիական և ֆիզիկական ջերմակարգավորման պրոցեսները։*

*Միջավայրի ջերմաչեզոք գոտու պայմաններում վիրահատված կենդանիների մոտ հիմնական նյութափոխանակություն և ջերմարտադրությունը իջնում է 31%, իսկ առավելագույն նյութափոխանակություն՝ 34%։*

*Ջերմաչեզոք գոտուց բարձր ջերմության պայմաններում պոլիպնոէ-ն ընթանում է ղգալիորեն դանդաղ։*

*Ջերմակարգավորման խախտված ֆունկցիաները վերականգնվում են վիրահատման երրորդ ամսում։*


## ЛИТЕРАТУРА


1. *Асратян Э. А.* Физиол. журн. СССР, 19, 5, 105, 1935.
2. *Баклаваджян О. Г.* Вегетативная регуляция электрической активности мозга, 236, Л., 1967.
3. *Бунятян Г. Х., Мхеян Э. Е.* Сб. Центральные и периферические механизмы нервной деятельности, 130, Ереван, 1966.
4. *Ван-Тан-ань* Физиол. журн. СССР, 46, 8, 957, 1960.
5. *Карамян А. И.* Физиол. журн. СССР. 45, 7, 778, 1959.
6. *Карапетян С. К., Арутюнян Р. А., Варагян К. А.* Всесоюзн. конф. по физиологии вегетативной нервной системы, 93, Ереван, 1971.
7. *Карапетян С. К., Арутюнян Р. А.* Сб. Всесоюзн. конф. по экологической физиологии, Краснодар, 1972.
8. *Маркосян А. А.* Сб. Вопросы физиологии вегетативной нервной системы и мозжечка, 375, Ереван, 1964.
9. *Никитина Г. М.* Журн высшей нервной деятельности, 13, 1, 147, 1963.
10. *Орбели Л. А., Тонких А. В.* Физиол. журн. СССР, 24, 1—2, 248, 1938.
11. *Солертинская Т. Н.* ДАН СССР, 3, 6, 1342, 1956.
12. *Соколов В. М.* Невропатология и психиатрия, 8, 12, 30, 1939.
13. *Тонких А. В.* Гипоталамо-гипофизарная область и регуляция физиологических функций организма. 312, М.—Л., 1965.
14. *Уранджян Т. Г.* Возрастные особенности компенсаторного восстановления функции. 261, Ереван, 1973.
15. *Уранджян Т. Г., Бахчиева З. И.* Вопросы физиологии вегетативной нервной системы и мозжечка. 535, Ереван, 1964.
16. *Уразов И. Г.* Вестник ЛГУ, 7, 47, 1955.
17. *Freund H., Strasman R.* Arch f. exp. path. and pharm. 69, 12, 1912.
18. *Smith R. W.* J. Endocrinol. 14, 279, 1956.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 377.1

Ж. И. АКОПЯН, М. Г. ГАЗАРЯНЦ

# ПОЛИФЕРМЕНТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ. I

В обзоре литературы о полиферментных системах представлены сведения о пируватдегидрогеназном, α-кетоглутарат-дегидрогеназном комплексах и о комплексе синтетаз жирных кислот.

Полиферментные комплексы—агрегаты ферментов, которые катализируют две или больше ступеней метаболического процесса. Они состоят в основном из 2—7 функционально близких ферментов и имеют молекулярный вес от нескольких сот тысяч до нескольких миллионов. Не соединяются с липидами и нуклеиновыми кислотами и, как правило, не содержат в своей структуре белков, не имеющих ферментативных функций. Полиферментные комплексы представляют собой более простой, более низкий уровень организации, чем комплексы ряда ферментов, связанных с мембранами, которые ассоциируют с субклеточными органеллами. Именно эта простая организация позволяет более тщательно изучить их.

В настоящее время описан ряд полиферментных комплексов, получены в высокоочищенном виде некоторые их компоненты. В ряде случаев была возможна сборка из отдельных, изолированных компонентов комплексов ферментов, родственных нативным комплексам [6, 35, 36]. Полиферментные системы катализируют реакции, включающие самые различные субстраты, и они представлены в самых различных биологических объектах. Вполне вероятно, что способ субклеточной организации носит довольно общий характер и не ограничивается узким рядом организмов. Утверждения относительно роли полиферментных систем в клеточной структуре в настоящее время могут быть не более чем гипотетическими. Очевидно, однако, что структурная организация полиферментных систем дает возможность по крайней мере увеличить специфичность и эффективность каталитических процессов, что, вероятно, не было бы возможно методом структурного сочетания независимых друг от друга ферментных белков внутри клетки [1].

Из E. coli и из животных тканей выделены в виде функциональных единиц с молекулярным весом в миллион ферментные системы, которые катализируют КоА- и ДПН-зависимое окислительное декарбоксилирование пирувата и кетоглутарата. Получено два типа комплексов: один—специфический для пирувата, другой—для α-кетоглутарата. Каждый из двух полиферментных комплексов имеет отличную от другой структурную организацию и катализирует координационно определенную реак-

ционную последовательность. Некоторые из них были разделены на свои составные компоненты и вновь реассоциированы [6, 35, 36].

*А. Пируватдегидрогеназный комплекс.* Пируватдегидрогеназный комплекс, полученный из E. coli, был разделен на три фермента: пируватдегидрогеназу дигидролипоил трансацетилазу и дигидролипоил дегидрогеназу [18, 19]. Смешивание трех выделенных компонентов приводило, при pH 7,0, к образованию одной большой единицы, которая напоминала по составу, каталитической активности и электронномикроскопической картине нативный пируватдегидрогеназный комплекс [3, 19, 57]. Пируватдегидрогеназа и дигидролипоил дегидрогеназа не комбинировались друг с другом, но каждый из этих ферментов комбинировался с трансацетилазой, что позволило предположить, что трансацетилаза играет не только каталитическую, но и структурно-организационную роль в этом трехкомпонентном комплексе.

Биохимические и электронномикроскопические данные указывают на то, что пируватдегидрогеназный комплекс E. coli представляет собой упорядоченную мозаику ферментов, в которой каждый из компонентов локализован так, чтобы было возможно эффективное сдваивание реакций, катализируемых этими ферментами. Электронная микрофотография пируватдегидрогеназного комплекса показывает многогранную структуру диаметром около 300 Å. Трансацетилаза состоит из 24 идентичных полипептидных цепей с молекулярным весом около 40.000, которые связаны нековалентными связями [11, 37, 41, 53]. Каждая цепь содержит одну молекулу, связанную ковалентно с жирной кислотой. Трансацетилаза обратимо диссоциирует на субъединицы. Электронномикроскопическое изображение трансацетилазы показывает, что она содержит восемь морфологических субъединиц, которые расположены на вертикалях куба. Очевидно, каждая субъединица состоит из трех полипептидных цепей. Субъединицы представлены как сферы, каждая сфера разделена на три равные части.

При электронномикроскопическом изучении пируватдегидрогеназного комплекса легко заметить треугольные и прямоугольные образования, очень напоминающие тетраэдр [37]. Основная геометрия пируватдегидрогеназного комплекса E. coli была выведена на основе биохимических и электронномикроскопических результатов исследований. По-видимому, 24 пируватдегидрогеназные субъединицы с молекулярным весом 90000 и 24 дигидролипоилдегидрогеназные субъединицы с молекулярным весом около 55000 расположены упорядоченным образом вдоль вершины трансацетилазного куба, однако субъединица каждого из вышеописанных компонентов прикреплена к каждой трансацетилазной цепи [37]. Результаты этих структурных и биохимических анализов подтверждают, что пируватдегидрогеназный комплекс E. coli построен путем ступенчатой самосборки субъединиц, включающих специфическое нековалентное взаимодействие этих единиц. Размер и форма комплекса определяются упорядоченным расположением его субъединиц. В связи с этим следует заметить, что согласно данным Генninга и сотр., структур-

ные гены пируватдегидрогеназного комплекса и трансацетилазы тесно сцеплены на хромосоме E. coli и биосинтез комплекса начинается с биосинтеза пируватдегидрогеназы. Локализация и структурная организация дигидролипоил дегидрогеназы не ясны [12].

Взаимодействие между простетическими группами трех разделенных ферментов пируватдегидрогеназного комплекса имеет место внутри единицы, в которой ограничивается движение индивидуальных ферментов и которая не диссоциирует на промежуточные соединения. Для объяснения механизма общей реакции необходимо допустить весьма благоприятное расположение трех ферментных компонентов и простетических групп этих компонентов.

Еще нет экспериментальных доказательств, однако допускается возможность, что один или более ферментов комплекса претерпевают конформационные изменения во время проявления координированной реакционной последовательности, что приводит к наложению связанных простетических групп. Альтернативная возможность заключается и в том, что липоильная половина, которая тесно связана ковалентно с ε-аминогруппой остатка лизина в трансацетилазе [31], вращается между простетическими группами двух других ферментов.

Пируватдегидрогеназная система была выделена из животной ткани в виде функциональной единицы с молекулярным весом в 1.000.000 [9, 10, 15, 22, 43]. Установлено, что пируватдегидрогеназный комплекс сердечной мышцы свиньи имеет молекулярный вес 7.400.000. Этот комплекс напоминает пируватдегидрогеназный комплекс E. coli тем, что он содержит те же ферменты—пируватдегидрогеназу, дигидролипоил трансацетилазу и дигидролипоил дегидрогеназу [5, 10, 22]. Однако, в отличие от комплекса E. coli, животный комплекс содержит также два регуляторных фермента—киназу и фосфатазу [22, 23].

Как и в случае дигидролипоил трансацетилазы E. coli, соответствующий фермент из животной ткани несет как каталитическую, так и структурную функцию. Морфологические единицы трансацетилазы, по-видимому, располагаются на вершинах пятиугольного додекаэдра [10, 15, 37]. Молекулы пируватдегидрогеназы и дигидролипоил дегидрогеназы, по-видимому, прикрепляются и окружают трансацетилазную частицу. Пируват занимает центральное положение в метаболизме. Особенно важно окисление ацетил-КоА и его карбоксилирование в оксалоацетат. Окисление ацетил-КоА через цикл трикарбоновых кислот приводит к генерированию АТФ. Превращение пирувата в оксалоацетат—основной механизм общего синтеза веществ цикла трикарбоновых кислот, который служит первичным промежуточным звеном, а также первой ступенью к глюконеогенезу в печени и почках [17, 21, 45, 48]. Обнаружены механизмы контроля над активностью комплекса [38].

Общая активность пируватдегидрогеназного комплекса из митохондрий почек регулируется фосфорилированием и дефосфорилированием [22]. Фосфорилирование комплекса сопровождается пропорциональным изменением общей активности, а дефосфорилирование восстанавливает

активность. Участком этой регуляции является пируватдегидрогеназный компонент комплекса, который катализирует первую ступень пируватного окисления. Фосфорилирование и сопутствующая ему инактивация дегидрогеназы катализируются АТФ-специфичной киназой, а дефосфорилирование и сопутствующая ему реактивация катализируются фосфатазой [23]. Фосфорилированная пируватдегидрогеназа содержит две фосфорильные группы на каждую молекулу (молекулярный вес — 160000) [22].

Активность пируватдегидрогеназного комплекса митохондрий печени свиньи, а также митохондрий печени и сердца быка также регулируется фосфорилированием и дефосфорилированием [23, 50]. Пируватдегидрогеназа фосфатаза была выделена из других компонентов ферментов пируватдегидрогеназного комплекса печени, сердца и почек. Три фосфатазы являются функционально взаимозаменяемыми [23]. Пируватдегидрогеназа киназа была выделена из пируватдегидрогеназного комплекса почек. Показано, что концентрация $M_g^{2+}$ и соотношение АТФ/АДФ играет важную роль в регулировании реакций фосфорилирования-дефосфорилирования. Киназа активна при таких низких концентрациях $M_g^{2+}$, как 1βM, тогда как для оптимальной активности фосфатазы концентрация должна составлять 10μM [22]. По-видимому, существует обратная взаимосвязь между регуляцией пируватдегидрогеназного комплекса и регуляцией пируваткарбоксилазы. Первый фермент стремится проявлять активность в том случае, когда внутримитохондриальное соотношение АТФ/АДФ низкое, тогда как последний более активен при высоком соотношении АТФ/АДФ. Эту тенденцию могут объяснить данные, согласно которым окисление жирных кислот, ацилкарнитина и промежуточных веществ цикла трикарбоновых кислот митохондрий печени и почек тормозит окисление пирувата и стимулирует его карбоксилирование [8, 16, 20, 29, 32, 48], это торможение предотвращается разобщающими агентами, такими, как пентахлорофенол [32] и динитрофенол [20]. Окисление конкурирующих субстратов генерирует АТФ, который в свою очередь тормозит активность пируватдегидрогеназного комплекса и стимулирует превращение пирувата в оксалоацетат. Разобщающие агенты, подавляющие образование АТФ, предотвращают это торможение. Было установлено [1, 4, 51], что активность пируватдегидрогеназного комплекса сердца свиньи тормозится продуктами окисления пирувата, ацетил-КоА и ДПН·Н (дифосфопиридиннуклеотид) и что это торможение снимается КоА и ДПН соответственно. Остается определить относительную важность этого типа регуляции в сравнении с механизмом фосфорилирования-дефосфорилирования.

Пируватдегидрогеназный комплекс E.coli, в противоположность животному, не подвергается фосфорилированию и дефосфорилированию. Однако он подвергается контролю некоторыми метаболитами [7, 40, 44]. Активность комплекса тормозится продуктами окисления пирувата, ацетил-КоА и ДПН·Н, это ингибирование снимается соответственно КоА и ДПН [7]. Вероятным участком тормозящего воздействия ДПН·Н, по-ви-

димому, является флавопротеиновый компонент комплекса—дигидролипоил дегидрогеназа. Ацетил-КоА действует частично как ингибитор по принципу обратной связи пируватдегидрогеназного компонента комплекса E. coli, это тормозящее действие конкурентно в отношении пирувата [40]. Тормозящий эффект ацетил-КоА снимается нуклеозидмонофосфатазой и в меньшей степени—нуклеозиддифосфатазой и неорганическим ортофосфатом. Активность пируватдегидрогеназы тормозит также ГТФ [42]. Это торможение неконкурентно и снимается ГДФ. Очевидно, ацетил-КоА и ГТФ действуют на разных, не зависимых друг от друга участках пируватдегидрогеназы.

*Б. α-кетоглутарат дегидрогеназный комплекс.* α-кетоглутарат дегидрогеназный комплекс разделен на три фермента, аналогичные полученным из пируватдегидрогеназного комплекса E. coli [30]: α-кетоглутарат дегидрогеназа, дигидролипоил трансацетилаза и дигидролипоил дегидрогеназа.

Как и в случае с трансацетилазным компонентом пируватдегидрогеназного комплекса, трансацетилаза несет двойную функцию: каталитическую и структурную. Молекулярный вес ее приблизительно равен одному миллиону. Электронномикроскопический анализ показывает, что трансацетилаза содержит 8 морфологических субъединиц, расположенных в кубоподобной структуре [37]. Молекулы α-кетоглутарат дегидрогеназы и дигидролипоил дегидрогеназы, по-видимому, распределены равномерно на поверхности трансацетилазы.

α-кетоглутарат дегидрогеназный комплекс из сердца свиньи [14, 28, 39] (молекулярный вес около 2700000) и из почек коровы [15] состоит из трех ферментов, которые аналогичны ферментам, обнаруженным в комплексе из E. coli. Электронномикроскопическая картина животной трансацетилазы поразительно напоминает бактериальные ферменты; общий вид α-кетоглутарат дегидрогеназного комплекса из клеток животных родствен пируватдегидрогеназному комплексу E. coli. Ни животный, ни бактериальный α-кетоглутарат дегидрогеназный комплекс не тормозятся АТФ. Никаких значительных регуляторных способностей этих комплексов до сих пор обнаружено не было.

Сравнение ферментов, содержащихся в пируватдегидрогеназном комплексе показало, что две α-кетокислоты дегидрогеназы и две трансацетилазы функционально не взаимозаменяемы и эти компоненты не формируют комплекс «гибрид» [30].

Эти биохимические данные согласуются с генетическими данными Геннинга и его сотр. [12, 13], по которым структурные гены пируватдегидрогеназы и трансацетилазы тесно связаны (ace локус) и локализованы около локуса leu. Структурные гены соответствующих ферментов α-кетоглутарат дегидрогеназного комплекса локализованы около gal оперона, т. е. 20% хромосомальной длины от локуса ace. Два флавопротеина взаимозаменяемы в отношении обеих функций и образования комплекса, что же касается некоторых физических, химических и иммунологических параметров их, то они пока не ясны [33].

*B. Синтетазы жирных кислот.* Биосинтез длинноцепочечных насыщенных жирных кислот из малонил-КоА и ацетил-КоА катализируется полиферментными системами, называемыми синтетазами жирных кислот [24, 47, 49]. Общую реакцию можно представить одним основным уравнением:

$$\text{Ацетил-КоА} + n\ \text{малонил-КоА} + 2\ \text{TPNH} + 2nH^+ \rightarrow$$
$$CH_3(CH_2CH_2)_nCO\text{-КоА} + nCO_2 + 2n\ TPN^+ + nH_2O$$

Синтетазы жирных кислот из дрожжей продуцируют смесь пальмитил-КоА и стеарил-КоА, тогда как животные и бактериальные синтетазы образуют производные пальмитиновой кислоты. Синтетазы жирных кислот из дрожжей, птиц, и животных тканей были выделены в виде относительно стабильного полиферментного комплекса. Системы синтетаз жирных кислот из бактерий и растений изучены главным образом в виде отдельных ферментов. Недавно из Mucobacterium phlei были изолированы синтетазы жирных кислот с высоким молекулярным весом, около 1700000 [47].

Линнен и его сотр. достаточно хорошо описали синтетазы из хлебных дрожжей [25]. Они имеют молекулярный вес около 2300000 и характерную морфологию. Электронные микрофотографии дрожжевых синтетаз имеют овальную форму, d = 210—250Å, и окруженны экваториальным кольцом. Линнен и сотр. кристаллизовали синтетазы жирных кислот и тем самым открыли путь для структурного анализа ренгтеновскими лучами. Хотя разделение дрожжевых синтетаз на ферментативно активные компоненты не было возможно, данные физико-химических исследований позволили допустить, что эти синтетазы состоят из трех идентичных субкомплексов (молекулярный вес около 700000), каждый из которых представляет собой объединение из семи белков. Один из этих белков, по-видимому, является белком ацилоносителем, сходным с белком, обнаруженным в E. coli. Возможно, что компонентные ферменты синтетазы сгруппированы вокруг этого белка и, по-видимому, связаны с ним [52]. Компонентные ферменты синтетаз жирных кислот из дрожжей стабилизируются участием в комплексе, но становятся очень лабильными, когда их разъединяют. По крайней мере, все попытки получить отдельно активные субъединицы из комплекса были неудачны.

Синтетазы жирных кислот из печени птиц и крыс были изолированы Портером и сотр. в гомогенном состоянии в виде отдельных единиц с молекулярным весом около 450000 и 540000 соответственно [2, 54]. Несмотря на неудачные попытки разделить эти синтетазы на ферментативно активные компоненты, значительные данные об их составе и физических свойствах были получены. Как синтетазы жирных кислот из тканей птиц, так и животные синтетазы содержат 1 грамм моль 4′-фосфопантетина, связанного с белком, на 1 грамм моль синтетазы. Эти результаты предполагают присутствие белка, сходного с белком ацилоносителем, и, по-видимому, одна молекула этого белка приходится на функциональное объединение с молекулярным весом около 500000. Кажется возможным,

что изолированные синтетазы из тканей птиц и животных аналогичны постулированному субкомплексу синтетаз дрожжей, упоминавшемуся выше.

Синтетазы жирных кислот, выделенные из E. coli, состоят из шести структурно независимых ферментов и из белка ацилоносителя [46]. Все реакции этой системы протекают с субстратом, связанным, как тиоловый эфир, с белком ацилоносителем (молекулярный вес около 9500). Простетическая группа и место связывания субстрата с белком -4′-фосфопантетин, который связан, как фосфодиэфир, с остатком серина в молекуле [26, 34]. Таким образом, место связывания ацила в белке—ацилоносителе то же, что и в КоА. По-видимому, полипептидная цепь белка ацилоносителя имеет специфическое место связывания для различных ферментов синтеза жирных кислот [27]. Существенную разницу в организации синтеза жирных кислот из дрожжей и печени птиц и животных, с одной стороны, и из E. coli—с другой, в настоящее время объяснить трудно ввиду недостаточности экспериментального материала.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 28.VIII 1975 г.

Ժ. Ի. ՀԱԿՈԲՅԱՆ, Մ. Գ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

## ՊՈԼԻՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԿՈՄՊԼԵՔՍՆԵՐ. I.

### Ամփոփում

*Հոդվածում բերված են գրական տվյալներ պոլիֆերմենտային սիստեմների մասին, որոնք ուսումնասիրվել են տարբեր օրգանիզմներում։*

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Bremer J., European J.* Biochem, 8, 535, 1969.
2. *Burton D. N., Haavik A. G.* and *Porter J. W.* ABB 126, 141, 1968.
3. *Fernandez-Moran H., Reed L. J., Koike M.* and *Willms C. R.* Science 145, 930, 1964.
4. *Garland P. B.* and *Randle P. J.* BJ 91, 6c, 1964.
5. *Glemzha A. A., Zilber L. S.* and *Severin S. E.* Biokhimiya 31, 1—33, 1966.
6. *Gunsalus I. C.* in The Mechanism of Enzyme Action (Elroy W. D. Glass B., eds), p. 545.
7. *Hansen R. G* and *Henning U.* BBA 122, 355, 1966.
8. *Haslam R. J.* in Regulation of Metabolic Processes in Mitochondria (Tager J. M. at al., eds), p. 108, Elsevier. Amsterdan, 1966.
9. *Hayakawa T., Hiroshima M., Ide S., Hamada M., Okabe K.* and *Koike M.* JBC 241, 4694, 1966.
10. *Hayakawa T., Kanzaki T., Kitamura T., Sakurai V., Koike K., Suematsu T.* and *Koike M.* JBC 244, 3460, 1969.
11. *Henney H. R., Willms C. R., Muramatzu T., Mukherjee B. B.* and *Reed L. J.* JBC 242, 898, 1967.
12. *Henning V., Dennert G., Hertel R.* and *Shipp W. S.* Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol. 31, 227, 1966.

13. *Henning U., Dietrich J., Murray K. N.* and *Deppe G.* in Molecular Genetics, p. 223, Springer, Berlin, 1968.
14. *Hiroshima M., Hayakawa T.* and *Koike M.* JBC 242, 902, 1967.
15. *Ishikawa E., Oliver R. M.* and *Reed L. J.* Proc. Natl. Acad. Sci U. S. 56, 534, 1966.
16. *Jagow von G., Westermann B.* and *Wieland O.* European J. Biochem, 3, 512, 1968.
17. *Keech D. B., Utter M. F.* JBC 238, 2609, 1963.
18. *Kolke M., Reed L. J.* and *Carrolli* JBC 235, 1924, 1960.
19. *Kolke M., Reed L. J.* and *Carrolli* JBC 238, 30, 1963.
20. *König T.* and *Szabados Gy.* Acta Biochem. Biophys. Acad. Sci. Hung. 2, 253. 1967.
21. *Krebs H. A.* Proc. Roy. Soc. B159, 545, 1964.
22. *Linn T. C., Pettit F. H.* and *Reed L. J.* Proc. Natl. Acad. Scl. U. S. 62, 234, 1969.
23. *Linn T. C., Pettit F. H., Hucho F.* and *Peed L. J.* Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 64, 277, 1969.
24. *Lynen F.* Federation Proc., 20, 941, 1969.
25. *Lynen F.* BJ 102, 381, 1967.
25a. *Oesterhelt D., Bauer H.* and *Lynen F.* Proc. Natl. Acad. Sci. U. S., 63, 1377, 1969.
26. *Majerus P. W., Alberts A. W.* and *Vagelos P. R.* Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 53, 410, 1965.
27. *Majerus P. W.* Sclence 159, 428, 1968.
28. *Massey V.* BBA 38, 447, 1960.
29. *Mehlman M, A., Walter P.* and *Lardy H. A.* JBC 242, 4594, 1967.
30. *Mukheryee B. B., Maitews J., Horney D. L.* and *Reed L. J.* JbC 240, PC 2268, 1965.
31. *Nawa H., Brady W. T., Kolke M.* and *Reed L. J.* JACS 82, 896, 1960.
32. *Nicholls D. G., Shepherd D.* and *Garland P. B.* BJ 103, 677, 1967.
33. *Pettit F. H.* and *Reed L. J.* Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. 58, 1126, 1967.
34. *Pugh E. H.* and *Wakil S. L.* JBC 240, 4727, 1965.
35. *Reed L. J.* The Enzymes, 2nd ed., 3, p. 195, 1960.
36. *Reed L. J.* and *Cox D. J.* Ann. Rev. Biochem., 35, 57, 1966.
37. *Reed L. J.* and *Oliver R. M.* Brookhaven Symp. Biol. 21, 397, 196.
38. *Reed L. J.* in Current Topics in Cellular Regulation (Horecker B. L. and Stadtman E. R., eds), 1, p. 233, Academic Press, New York, 1969.
39. *Sanadi D. R., Littlefield J. W.* and *Bock R. M.* JBC 197, 851, 1952.
40. *Schwartz E. R., Old L. O.* and *Reed L. J.* BBRC 31, 495. 1968.
41. *Schwartz E. R., Reed L. J.* JBC 244, 6074, 1969.
42. *Schwartz E. R.* and *Reed L. J.* Biochemistry 9, 1434, 1970.
43. *Schweet R. S., Katchman B., Bock R. M.* and *Jagannathan V.* JBC, 196, 563. 1962.
44. *Shen L. C., Fall L., Walton G. M.* and *Atkinson D. E.* Biochemistry 7, 4041. 1968.
45. *Scrutton M. C.* and *Utter M. F.* Ann Rev. Biochem. 37, 249, 1968.
46. *Vagelos P. R., Majerus P. W., Alberts A. W., Larrabee A. R.* and *Althaud G.* Federation Proc. 25, 1485, 1966.
47. *Vagelos P. R.* Ann Rev. Biochem. 33, 139, 1962.
48. *Walter P., Paetkau V.* and *Lardy H. A.* JBC, 241, 2523, 1966.
49. *Wakil S. J.* Ann. Rev. Biochem. 31, 369, 1962.
50. *Wieland O.* and *von Jagow-Westermann B.* FEBS Letters 3, 271, 1969.
51. *Wieland O., von Janow-Westermann B.* and *Stukowski B.* Z. Physiol. Chem. 350, 329, 1969.
52. *Willecke K., Ritter E.* and *Lynen F.* European J. Biochem. 8, 503, 1969.
53. *Willms C. R., Oliver R. M., Henney H. H., Mukherjee B. B.* and *Reed L. J.* JBC, 242, 889, 1967.
54. *Yang P. C., Butterworth P. H. W., Bock R. M.* and *Potter J. W.* JBC 242, 3501, 1967.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 615.3

Э. В. ВЛАСЕНКО, И. Р. РОЙТМАН, А. С. АЗЛИВЯН

# ИЗУЧЕНИЕ ОБЕЗБОЛИВАЮЩИХ СВОЙСТВ β-АМИНОСПИРТОВ

В ряду изученных β-аминоспиртов отмечалось обезболивающее и местноанестезирующее действие.

Известно, что β-аминоспирты имеют способность оказывать местноанестезирующее [5], спазмолитическое [6, 9], а также центральное и периферическое холинолитическое действие [11].

Целью работы явилось исследование обезболивающих свойств β-аминоспиртов: 1-(4-алкоксифенил)-2-фенил-3-пиперидино-пропанол-1; 1- (4-алкоксифенил)- 2-фенил-3-морфолино-пропанол-1; 1-(4-алкоксифенил) -2-фенил-3-пирролидино-пропанол-1 и их диастереоизомеров (эритро- и трео-конформеров), синтезированных в ИТОХ АН АрмССР О. Л. Миджояном и Г. Л. Геворкян.

*Материал и методика.* В качестве экспериментального материала были использованы белые мыши обоего пола весом 18—21 г. Анальгезиметрия исследуемых соединений осуществлялась методом «горячей пластинки» [8].

Испытуемые препараты вводились внутрибрюшинно в дозе 20 мг/кг, контрольной группе животных вводился в том же объеме физиологический раствор. Опыты проводились с учетом температуры окружающей среды. Полученные данные обрабатывались статистически по Стьюденту-Фишеру. Для сравнительной оценки анальгетической активности использовался морфин.

Изучение свойств соединений в отношении проводниковой анестезии проводилось общепринятым методом [1, 3, 7, 10], модифицированным в нашей лаборатории [2]. Сущность метода заключается в том, что в ответ на супрамаксимальное электрическое раздражение изолированного седалищного нерва лягушки или хвостового нерва крысы, помещенных в специальную камеру, заполненную исследуемым раствором (pH 7), возникает потенциал действия (ПД) нерва, регистрируемый на экране осциллографа. Под влиянием испытуемых препаратов происходит уменьшение амплитуды ПД, которое указывает на наличие проводниковой анестезии и служит величиной для оценки активности соединений. Анестезия считается полной и принимается за 100%, когда ПД нерва снижается до нуля. Действие препарата сравнивалось с действием новокаина.

Статистическая обработка данных проводилась по Вилкоксону-Манно-Уитни [4].

Терминальная анестезия определялась по методу Ренье [12] на роговице глаза кролика. Активность веществ, закапываемых в конъюнктивальный мешок глаза в концентрации 0,25, 0,5 и 1%, оценивалась в единицах Ренье. В качестве контрольного препарата использовался 0,25% раствор дикаина.

*Результаты и обсуждение.* Анальгезиметрия β-аминоспиртов показала, что большинство соединений в дозе 20 мг/кг не вызывает статистически достоверного обезболивающего действия. В дозе 100 мг/кг препараты с радикалами нормального строения проявили незначительный анальгетический эффект, который, однако, не усиливался при дальнейшем увеличении дозы до 200 мг/кг и более. Эритроформы оказались бо-

лее активными соединениями (рис. 1). Следует отметить, что обезболивающий эффект указанных препаратов сопровождался некоторым угнетением подопытных животных.

Местноанестезирующее действие β-аминоспиртов в отношении проводниковой анестезии более выражено. Активнее соединения, содержа-

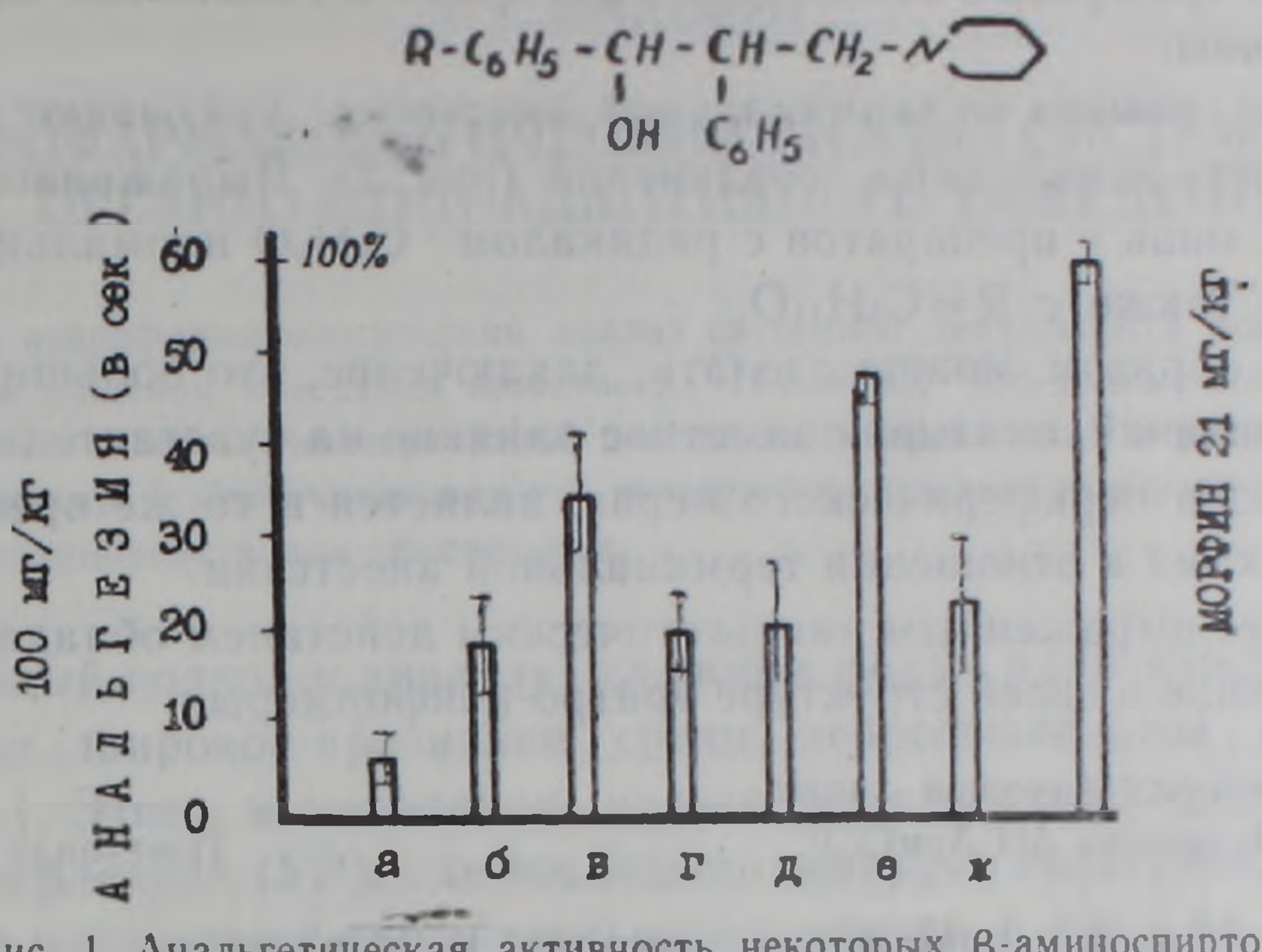



Рис. 1. Анальгетическая активность некоторых β-аминоспиртов.
R (а. контроль), б. $C_2H_5O$, в. эритро-$C_2H_5O$, г. трео-$C_2H_5O$, д. $C_3H_7O$, е. эритро-$C_3H_7O$, ж. трео-$C_3H_7O$.

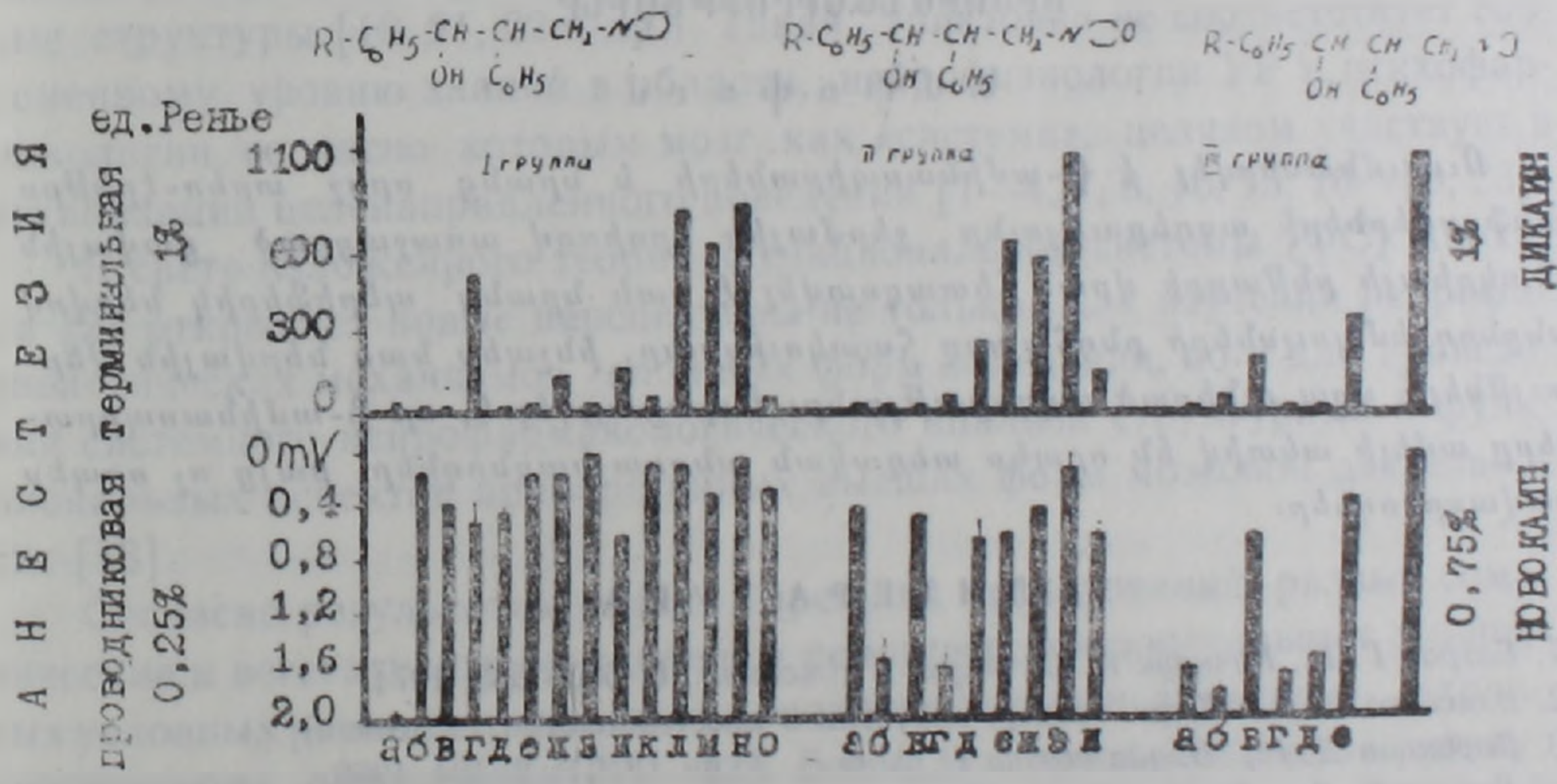



Рис. 2. Анестетическая активность β-аминоспиртов.
R 1-й гр.: (а. контроль), б. H, в. $CH_3O$, г. $C_2H_5O$, д. трео-$C_2H_5O$, е. эритро-$C_2H_5O$, ж. $C_3H_7O$, з. изо-$C_3H_7O$, и. трео-$C_3H_7O$, к. эритро-$C_3H_7O$, л. $C_4H_9O$, м. изо-$C_4H_9O$, н. $C_5H_{11}O$, о. изо-$C_5H_{11}O$.
R 2-й гр.: а. H, б. $CH_3O$, в. $C_2H_5O$, г. $C_3H_7O$, д. изо-$C_3H_7O$, е. $C_4H_9O$, ж. изо-$C_4H_9O$, з. $C_5H_{11}O$, и. изо-$C_5H_{11}O$.
R 3-й гр: а. H, б. $CH_3O$, в. $C_2H_5O$, г. $C_3H_7O$, д. $C_4H_9O$, е. $C_5H_{11}O$.

ницие в аминной части молекулы пиперидиновое кольцо (I группа) с радикалами H, изо-$C_3H_7O$, эритро-форма $C_3H_7O$ и $C_9H_{11}O$ и морфолиновое

кольцо с радикалом, равным $C_5H_{11}O$. По сравнению с новокаином указанные препараты активнее в три раза.

Влияние препаратов, содержащих пирролидиновое кольцо (III группа), на способность снижать амплитуды ПД нерва, по сравнению с предыдущими (I и II группа), было значительно слабее.

Во всех трех рядах соединений препараты с радикалом $C_5H_{11}O$ наиболее активны.

Данные опытов по терминальной анестезии указывают на слабую эффективность испытуемых соединений (рис. 2). Выраженное действие отмечалось лишь у препаратов с радикалом $C_4H_9O$ нормального и изостроения, а также с $R=C_5H_{11}O$.

Таким образом, можно сделать заключение, что большинство изученных соединений, оказывая заметное влияние на чувствительные образования ствола периферического нерва, является в то же время слабыми анестетиками в отношении терминальной анестезии.

Наиболее выраженным анальгетическим действием обладают соединения, имеющие в своей структуре эритро-конформеры.

Институт тонкой органической химии
им. А. Л. Мнджояна АН АрмССР

Поступило 3.IV 1975 г.

Է. Վ. ՎԼԱՍԵՆԿՈ, Ի. Ռ. ՌՈՅՏՄԱՆ, Ա. Ս. ԱԶԼԻՎՅԱՆ

## β-ԱՄԻՆԱՍՊԻՐՏՆԵՐԻ ՑԱՎԱԶՐԿՈՂ ՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Ուսումնասիրվել է β-ամինասպիրտների և նրանց որոշ տրեո-էրիթրո կոնֆորմերների ազդեցությունը ջերմային գրգիռով առաջացրած ցավային ռեակցիայի ընթացքի վրա։ Հետազոտվել է նաև նրանց՝ պերիֆերիկ ներվով անցնող իմպուլսների ընդհատող հատկությունը, ինչպես նաև ներվային վերջույթների վրա ունեցած ազդեցությունը։ Ապացուցվել է, որ β-ամինասպիրտները ավելի ակտիվ են որպես տեղական անզգայնացնողներ, քայց ոչ որպես ցավազրկողներ։*

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Батрак Г. Е., Кучкрук А. С.* Фарм. и токсикол., 6, 680—683, 1974.
2. *Власенко Э. В.* Журн. экспер. хирургии и анестезиологии (в печати).
3. *Воронцов Д. Р., Владимирова И. А.* Физ. журн. СССР, 2, 194, 1969.
4. *Гублер Е. В., Генкин А. Л.* Применение критериев непараметрической статистики в медико-биологических исследованиях. Л., 17—26, 1966.
5. *Мнджоян О. Л., Геворкян Г. А., Пахлеванян М. З., Асратян С. П.* Арм. хим. журн., 22, (8), 1968.
6. *Adamson D. W., Okinson S.* Ам. патент 708, 805 (1954); (C. A., 49, 9039, 1955).
7. *Barry W., Wallis D. L.* Europ. J. Pharmacol., 15, 363—370, 1971.
8. *Chen J. Y. P., Beckman K.* Science, 113, 631, 1951.
9. *Denton J. J., Schidt H. P., Virginia A., Lawson* and *Neter W. B.* Am. Chem. Soc., 72, 3795, 1950; 72, 3279, 1951.
10. *Paterson J. G., Hamilton J. T.* Arch. int. pharmacodyn. et therap., 183, 2, 360—390, 1970.
11. *Pfanz H., Jassmann E.* Герм. патент 1, 049, 378 (1958); (C. A., 55, 3621, 1961.
12. *Regner J. R.* Acad. Sci., 177, 13, 558, 1923.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 612.821

Г. Е. ГРИГОРЯН

# НЕЙРОФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АДАПТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Проведен нейрофармакологический анализ системной деятельности мозга при оборонительном и пищевом поведении животного. Показано, что разные соматические и вегетативные компоненты интегративной деятельности организма и разные функциональные механизмы, обеспечивающие эту интеграцию, нуждаются в различной степени в адрено- и холинореактивном обеспечении.

Системный подход к анализу сложных форм адаптивного поведения получил широкое признание среди нейрофизиологов [1—3, 6, 7, 10, 14 и др.]. Этого, к сожалению, нельзя сказать о нейрофармакологии условных рефлексов (УР), где все еще доминирует «классическое» представление о механизмах замыкательного процесса. К тому же, всякие изменения в высшей нервной деятельности при действии нейротропных веществ считаются результатом непосредственного влияния их на корковые структуры [16, 21, 22 и др.]. Такая трактовка не соответствует современному уровню знаний в области нейрофизиологии УР и психофармакологии, согласно которым мозг, как «система», целиком участвует в организации целенаправленного поведения [1—4, 7, 8, 10, 15, 16—18, 23].

В свете изложенного теория функциональной системы (ФС) Анохина [2] открывает новые перспективы не только для изучения нейрофизиологических механизмов сложных форм поведения, но и для проведения системного нейрофармакологического анализа структурных и функциональных аспектов приобретенных высших форм мозговой деятельности [13].

Согласно результатам наших прежних исследований, разные соматические и вегетативные компоненты целостных оборонительных и пищевых условных реакций нуждаются в различной степени в «адрено- и холинергическом» обеспечении [11—13]. Блокада адренорецепторов ретикулярной активирующей системы (РАС) мозга малыми дозами (0,3—0,5 мг на кг) аминазина, наряду с некоторым ослаблением общей оборонительно-болевой напряженности, расстраивает тонический компонент локального оборонительного УР. В результате этого животное (собака) теряет выработанный навык удерживать определенную позу на трех конечностях, позволяющую надежно избегать болевое раздражение в заданный интервал времени условной сигнализации. Вместе с тем успешно реализуется пищевая двигательная реакция с пространственной ориентацией к месту подкрепления в ответ на тот же сигнальный стимул. Ами-

назин в дозе 1,0—1,5 мг на кг избирательно тормозит локальный двигательный компонент как защитного, так и пищевого УР, сохраняя локомоторно-пищевую реакцию и пищевую возбудимость в целом. На фоне отсутствия УР избегания на пусковой сигнальный раздражитель периодически появляются обстановочные сгибательные УР той же конечности. При дальнейшем увеличении дозы аминазина можно купировать оба компонента условного возбуждения (пусковой и обстановочный).

Полученные данные позволили заключить, что адренергические структуры РАС имеют особое значение в механизмах формирования и воспроизведения условной оборонительной реакции [11, 13] и что чувствительность центральных механизмов пусковой и предпусковой интеграций к аминазину различна в УР избегания. Наряду с блокадой нейрохимических механизмов эмоционально-болевой реакции и сохранением общедвигательно-пищевой возбудимости, аминазиновая блокада адренореактивных структур мозга угнетает или блокирует центральные механизмы проявления локальных форм инструментальной реакции, независимо от биологической модальности (пищевой или болевой) данного поведения [13].

Теперь постараемся понять эти данные с точки зрения механизма центрального действия аминазина. По современным представлениям [9, 16, 19], центральная адренорецепция, подобно периферической, не однородна в химическом отношении. На уровне ствола мозга она представлена в виде «альфа»- и «бета»-типов, тогда как в неокортексе преобладает «бета»-тип. Возбуждающий эффект катехоламинов связывается с активацией альфа-адренорецепторов, тормозящий—бета-адренорецепторов. Аминазин является типичным альфа-адреноблокатором [9, 17, 19]. Согласно электрофизиологическим данным, аминазин (в дозе до 50 мг на кг) не вызывает статистически значимых изменений в первичных ответах (ПО) специфических сенсорных путей [9, 19, 25]. Однако, по некоторым другим данным, он увеличивает амплитуду ПО соматической и зрительной коры при одновременном усилении медленной синхронизированной активности в ЭЭГ коры [5 и др.]. Рост амплитуды ПО и увеличение количества медленных волн в ЭЭГ наблюдается также после хирургического повреждения ростральных отделов ствола мозга [24 и др.].

Самым неожиданным и примечательным оказалось то, что подрезка ствола мозга на премезенцефалическом уровне полностью снимает эффекты аминазина ПО коры и метаталамических ядер [17, 19]. На этом препарате мозга меняется характер действия также катехоламинов на нейронную активность неокортекса. Если в интактном мозге адреналин и норадреналин увеличивают частоту клеточных разрядов коры, то после разобщения ретикуло-корковых связей—большей частью угнетают [19].

Таким образом, нейрофизиологический анализ свидетельствует о том, что точкой приложения аминазина и катехоламинов является главным образом адренорецептивная субстанция ретикулярной формации (РФ) мозга и что изменения в электрогенезе специфических сенсорных

путей при системном введении аминазина опосредуются через адренергический компонент РФ ствола мозга.

Но, с другой стороны, хорошо известно, что анатомической основой реализации «произвольных» движений как наиболее сложной формы двигательной деятельности является, несомненно, кортикоспинальная (пирамидная) система. Однако, по имеющимся данным, функция последней тесно связана с функциями других нисходящих систем. Более того, эти системы оказываются сложным образом интегрированными и в разных комбинациях входят составными компонентами во все основные формы движения—защитные реакции, реакции поддержания положения тела в пространстве, локомоция и условнорефлекторное движение [20]. Так, показано, что билатеральная пирамидотомия не приводит к необратимой потере ранее выработанных локальных форм условного движения. После начального периода нарушений происходит почти полное их восстановление [10 и др.]. Раздражение моторной коры у пирамидотомированных кошек продолжает вызывать в мотонейронах все те синаптические эффекты, которые свойственны латеральным (пирамидным и рубральным) кортико-спинальным проводникам. Это—преимущественная деполяризация флексорных и гиперполяризация экстензорных мотонейронов посредством спинальных интернейронов [20 и др.]. В то же время установлено, что вестибуло-спинальная система имеет своей основной целью повышение возбудимости экстензорных и торможение флексорных мотонейронов и находится в реципрокных отношениях с медиальной частью ретикуло-спинальной системы. Но, несмотря на это, для обеих этих систем, характерна способность моносинаптически управлять мотонейронами спинного мозга [20 и др.].

В аспекте обсуждаемого вопроса представляют прямой интерес также исследования Анохина и сотр. [2]. Анализ функциональной архитектуры условного возбуждения при формировании локального оборонительного рефлекса показал, что условное возбуждение представляет интеграл двух качественно различных возбуждений с различной локализацией в центральной нервной системе. «Позиционное» возбуждение носит генерализованный характер распространения и имеет ретикулярное происхождение, а «локальное» возбуждение передается по пирамидному тракту к определенной конечности. Примечательно, что эти виды возбуждения приходят в соответствующие моторные аппараты спинного мозга в строго определенной последовательности в различное время. Вначале (на 0,2—0,4 сек) активизируются экстензоры противоположной (по отношению к подкрепляемой) задней конечности. Благодаря «обгону» позиционного возбуждения обеспечивается возможность перераспределения веса тела животного на три точки опоры, что создает физическую возможность для осуществления предстоящего локального сгибания именно одной конечности. Следовательно, целостное условное оборонительное возбуждение—результат корково-ретикулярной (подкорковой) интеграции, где каждое звено комплекса обеспечивает определенную сторону качества условной реакции. Механизм раннего выхода позиционного воз-

буждения на спинной мозг следует объяснить высокой скоростью передачи моторных сигналов по специализированным проводящим системам, обеспечивающим реализацию рефлексов перемещения центра тяжести тела для удержания определенной позы на трех конечностях. По современным данным [20], быстропроводящая часть пирамидных волокон (с диаметром 11—12 мк) передает импульсы в среднем со скоростью не более 70 м/сек. Волокна медиальной ретикуло-спинальной и вестибуло-спинальной систем, берущие начало в основном от структур варолиева моста и оральной части гигантоклеточного ядра продолговатого мозга, передают со скоростью до 140 м/сек.

Таким образом, как локальная условная реакция избегания, так и реакция пищевого подкрепления определяются одинаково «пирамидным» возбуждением. А аминазин в определенных дозах одинаково блокирует локальный двигательный компонент и оборонительного и пищевого УР. Следовательно, можно было бы думать, что эти эффекты аминазина обусловлены избирательным действием на пирамидную систему и прежде всего на моторную кору, где формируется, и откуда исходит эфферентное локальное возбуждение. Однако дело в том, что аминазин как адренолитическое средство специфически блокирует возбуждающие адренорецепторы, для которых характерен адренергический метаболизм—выработка адреналина и норадреналина. Последние в большом количестве обнаружены в структурах с выраженной симпатической активностью. Это РФ среднего и продолговатого мозга, гипоталамус и медиальный таламус [2, 5, 9, 13, 16, 17 и др.]. Что касается неокортекса, то здесь обнаружены лишь следы этих аминов и поэтому их роль в механизме синаптической передачи возбуждений в коре не решающая.

Вместе с тем показано, что надсегментарная регуляция рефлекторной деятельности спинного мозга облегчающими и тормозящими центрами каудальной РФ (ретикуло-спинальные пути) в своей химической основе является также адренергической [9 и др.].

На основании вышеизложенного механизм избирательного действия аминазина на локальный двигательный компонент целостной условной реакции можно представить следующим образом. Блокируя аппарат регуляции позы каудального ствола, аминазин тем самым препятствует передаче условного позиционного возбуждения к мотонейронам соответствующих экстензоров конечностей. Выпадение опережающего генерализованного компонента условного возбуждения и препятствует реализации локального возбуждения в виде флексии подкрепляемой конечности.

Говоря о решающей роли стволовых адренергических структур в обеспечении локальных инструментальных УР, мы вовсе не исключаем значение кортико-спинальных систем в организации и выполнении специализированных, дискретных форм моторных навыков. Однако нам представляется, что блокада позно-тонического компонента оборонительного или пищедобывательного поведения при резорбтивном действии аминазина опосредована через РФ ствола мозга. Иначе говоря, она

является вторичным эффектом, аналогичным изменениям ПО специфических сенсорных систем при действии аминазина [5, 17].

Возможность диссоциированного обучения при действии селективно-блокирующих доз адрено- и холинопегативных средств позволила высказать предположение о гетерогенной хеморецептивной организации структур центральной интеграции оборонительного и пищевого поведения [11—13]. В противоположность оборонительным УР, для которых адренергический субстрат является необходимым механизмом в замыкательном аппарате мозга, пищенаправленное поведение практически не нуждается в этом. Оно может быть сформировано и воспроизведено в условиях химической инактивации адренергических синапсов мозга.

Но в то же время опыты с атропином показали, что мускариновые (М) холинореактивные механизмы играют одинаково важную роль в системной организации поведения с пищевой и оборонительной доминирующей мотивацией. Примечательно, что дозы атропина (0,15—0,25 мг на кг), блокирующие локальные УР избегания, значительно превосходят таковые (0,06—0,08 мг на кг), блокирующие общедвигательно-пищевое поведение.

Полученные данные приводят к мысли, что М-холинореактивные структуры центральной интеграции пищенаправленного и оборонительного поведения, вероятно, имеют неодинаковый уровень активности холинергического метаболизма и что первое из них, при прочих равных условиях, значительно чувствительнее к М-холиноблокаторам [12]. Опыты с хроническим действием избирательных доз атропина дали новую аргументацию в пользу этого предположения. Не препятствуя становлению и реализации УР локального избегания, атропин (0,06—0,08 мг на кг) предотвращает выработку системной деятельности животного, направляемую доминирующей пищевой мотивацией. Соответствующее увеличение дозы атропина (0,15—0,25 мг на кг) приводит к тотальному блокированию всех соматических компонентов пищевого и оборонительного поведения, за исключением условной дыхательной реакции.

В отличие от пищевого, ФС оборонительного поведения нуждается и в адренергическом и в холинергическом обеспечении, причем в последнем случае с участием М- и Н-холинергических рецепторов [12, 13].

Системный подход к анализу изменений в поведении собак в оборонительной ситуации показал следующее. В стадии возбуждающего действия атропина, когда сохранена функциональная структура временной связи в локальных УР избегания, нарушается процесс качественного различия пусковых «подкрепляемых» и «неподкрепляемых» сигнальных раздражителей. В результате животное в ответ и на (+) и на (—) условные сигналы отвечает одинаково—сгибанием «условной» конечности. Кроме того, нивелируются качественные различия между пусковыми и обстановочными сигнальными возбуждениями. Смысл этих нарушений заключается в том, что предпусковая интеграция, формирующаяся на основе синтеза мотивационного и обстановочного возбуждений [2], не удерживается в скрытом состоянии до момента действия пу-

скового стимула—условного раздражителя. Она реализуется в виде активного действия сразу же после того, как животное оказывается на станке, т. е. под воздействием обстановочных раздражений. Иначе говоря, под влиянием атропина нарушаются некоторые стороны процесса афферентного синтеза—интеграция пускового и обстановочного возбуждений в ФС локального избегания. Во второй, угнетающей стадии действия атропина (0,08—0,15 мг на кг) наиболее чувствительным компонентом комплекса обстановочно-пускового возбуждения оказывается пусковой. На фоне полного угнетения локальных УР избегания на сигнальный пусковой стимул продолжают появляться условные реакции этой же конечности в ответ на обстановочные условные возбуждения. Некоторое увеличение дозы атропина (до 0,25 мг на кг) тормозит и ответы обстановочного возбуждения. Таким образом, центральные механизмы пускового и обстановочного возбуждений в локальном УР избегания нуждаются в различной степени в холинергическом обеспечении.

Сравнительный анализ данных, полученных по эффектам атропина на пищевое поведение, показывает, что конечный результат и в данном случае существенно зависит как от дозы, так и от характера тестируемой реакции. В фазе возбуждающего действия атропина все компоненты условного пищедобывательного рефлекса сохраняются [12, 13]. Наиболее чувствительным к атропину компонентом в механизме афферентного синтеза является пищевое мотивационное возбуждение, которое при дозе 0,02—0,03 мг на кг полностью тормозится. На этом фоне, однако, оба двигательных компонента пищевого УР—локальный подъем конечности и побежка к кормушке—продолжают реализоваться без особых изменений. Дальнейшее поэтапное увеличение дозы атропина нивелирует локальный (0,03—0,05 мг на кг), а затем и локомоторный (0,06—0,08 мг на кг) компоненты пищевого поведения.

Итак, системный анализ нарушений пищевых УР, вызванных различными дозами атропина, показывает, что в организации пищевого мотивационного поведения доминируют М-холинореактивные механизмы, имеющие, однако, неодинаковое функциональное значение в формировании различных соматических и вегетативных компонентов данной ФС. Это, вероятно, обусловлено различной «плотностью» распределения холинорецептивных нейронов в центральных аппаратах тестируемых реакций или же неодинаковым уровнем мускаринового холинергического метаболизма в этих нейронных популяциях [12].

Теперь, если попытаться наблюдаемые изменения в системной деятельности приурочить к блокированию холинореактивных механизмов определенных структурных комплексов мозга, т. е. локализовать место «разрыва» в замыкательном аппарате мозга, то сразу же возникнут затруднения. Дело в том, что, в противоположность адренергическим, холинореактивные структуры имеют более экстенсивное распределение в центральной первой системе, включая понто-мезенцефалическую РФ, таламус, стриатум и лимбика, а также нео- и палеокорковые формации мозга. Но все же наибольшая активность компонентов ацетилхолиновой

системы обнаружена в среднем и продолговатом мозге, в хвостатых и медиальных таламических ядрах, в старой коре и очень незначительная—в неокортексе [19, 26, 27 и др.]. Более того, холинергические терминали, иннервирующие чувствительные к ацетилхолину клетки коры, принадлежат к системе волокон, восходящих из подкорковых неспецифических ядер мозга [19 и др.]. Среднемозговой уровень РАС является доминирующим звеном в холинорецептивной системе мозга по активности холинергического метаболизма и по отдаче восходящих холинергических путей. Вот почему премезенцефалическое сечение ствола мозга устраняет эффекты холиномиметических и антихолинергических веществ [16, 19]. В плане анализа полученных данных представляют интерёс сравнительные электрофизиологические показатели мозга при реакции пробуждения и действии холиноблокаторов. Известно, что во время реакции пробуждения угнетаются все виды вызванных потенциалов (ВП). В то же время М-антихолинергические вещества при системном введении блокируют реакцию пробуждения [16, 19]. Естественно было бы ожидать в этих условиях облегчение ВП коры. Однако, как показывают опыты, наряду с ростом амплитуды ПО специфических сенсорных путей, угнетаются или блокируются полностью (—) фаза «гранскаллозальных» ответов, поздние компоненты ВП коры, «прямые ответы» коры, «ретикуло-корковые» ответы и «реакция вовлечения» в коре [5, 19 и др.]. Анализ приведенных данных с точки зрения теории структурной организации компонентного состава ВП [2] показывает, что М-антихолинергические вещества селективно блокируют те ответы коры, в происхождении которых в основном ответственны волокна, восходящие в неокортекс от неспецифических субкортикальных образований мозга [19]. Изложенные данные позволяют предположить, что реакция нейронов специфических афферентных путей на М-антихолинергические вещества должна определяться не только «собственной» хеморецепцией корковых нейронов, но и эффектами, оказываемыми этими средствами на другие уровни РАС. Одним из главных эффектов является блокада холинергического компонента РФ ствола мозга и лимбической системы [5, 18, 19].

В свете изложенного действительно трудно абсолютизировать роль какого-либо отдела мозга при определении указанных изменений в целенаправленной деятельности животного при резорбтивном действии М-холинолитиков. Нам думается, что скорее всего это результат «одновременного множественного разрыва» в цепи хемореактивной конструкции данной ФС, объединяющей разные «вертикально» и «горизонтально» организованные системы связей мозга.

Общность трех сторон эволюционного развития, структуры, функции химизма) адрено-ретикулярной («неспецифической») формации мозга и симпатической нервной системы позволяет объединить эти разделы мозга в единую «адаптационную» систему.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 18.VII 1975 г.

Г. Е. ГРИГОРЯН

# АППАРАТНЫЙ ВАРИАНТ СИСТЕМЫ КОМПЬЮТЕРНОГО НЕЙРОФАРМАКОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

## Аннотация

*«Функциональная система» организма была использована для нейрофармакологического анализа центральных механизмов регуляции сердечной деятельности. Полученные данные показывают, что центральные механизмы регуляции сердечной деятельности (вегетативные и соматические) построены по принципу функциональных систем. Выявлены специфические нейрохимические механизмы, которые обеспечивают адаптивные реакции организма.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Анохин О. С.* Принципы системной организации функции. 181, М., 1973.
2. *Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
3. *Анохин П. К.* Журн. высш. нервн. деят., 23, 2, 229, 1973.
4. *Асратян Э. А.* Журн. высш. нервн. деят., 25, 3, 45, 1975.
5. *Баклаваджян О. Г.* Вегетативная регуляция электрической активности мозга. Л., 1967.
6. *Батуев А. С.* Принципы системной организации функции. 131, М., 1973.
7. *Беленков Н. Ю.* Успехи физиологической науки, 6, 1, 3, 1975.
8. *Беленков Н. Ю.* Принципы системной организации функции. 75, М., 1973.
9. *Вальдман А. В.* Актуальные проблемы фармакологии ретикулярной формации и синаптической передачи. 9, Л., 1963.
10. *Гамбарян Л. С.* Принципы системной организации функции. 193, М., 1973.
11. *Григорян Г. Е.* ДАН АрмССР, 32, 3, 163, 1961.
12. *Григорян Г. Е.* ДАН АрмССР, 33, 4, 187, 1961.
13. *Григорян Г. Е.* Журн. экспер. и клин. мед., 4, 3, 1964.
14. *Григорян Г. Е.* Биологический журнал Армении, 26, 9, 40, 1973.
15. *Джон Е. Р.* Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. 84, М., 1967.
16. *Ильюченок Р. Ю.* Нейрогуморальные механизмы ретикулярной формации ствола мозга. М., 1965.
17. *Ильюченок Р. Ю.* Фармакология поведения и память. Новосибирск, 1972.
18. *Ильюченок Р. Ю.* Журн. высш. нервн. деят., 24, 6, 1211, 1974.
19. *Ильюченок Р. Ю.* и *Гилинский М. А.* Конструкция и медиаторы ретикуло-корковых связей. Л., 1971.
20. *Костюк П. Г.* Структура и функция нисходящих систем спинного мозга. Л., 1973.
21. *Михельсон М. Я.* и соавт. Физиологическая роль ацетилхолина и изыскание новых лекарственных веществ. Л., 1957.
22. *Савчук В. И.* Журн. невропатологии и психиатрии, 60, 2, 182, 1960.
23. *Суворов Н. Ф.* и *Суворов В. В.* Журн. высш. нервн. деят., 23, 2, 403, 1973.
24. *Demetrescu M.* Brain Res., 6, 36, 1967.
25. *Herz A.* et all. Expil. Brain Res., 1, 249, 1966.
26. *Krnjevic K., Silver A. J.* Anat. (London), 99, 711, 1965.
27. *Vogt M.* Pharmacol. Rev. 11, 2, 483, 1959.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 577.152:547.963.2

Л. П. ТЕР-ТАТЕВОСЯН, Г. К. ПАРСАДАНЯН, Г. Т. АДУНЦ, Н. Г. АСЛАНЯН

# О СВОЙСТВАХ ФОСФОПРОТЕИНФОСФАТАЗЫ ТКАНЕЙ КУРИНОГО ЭМБРИОНА

Определялись активность фосфопротеинфосфатазы (ФПФ-азы) в печени, мозге, сердечной и скелетной мышцах, а также в желтке и желточном мешке развивающегося куриного эмбриона и чувствительность этого фермента к действию монойодацетата, п-ХМБ, цистеина, глутатиона—SH и фтористого натрия. Наиболее резистентной к действию использованных агентов оказалась ФПФ-аза желточного мешка. Отмечена определенная взаимозависимость в уровне активности ФПФ-азы и фосфорилазы А в течение эмбриогенеза.

Возросший за последние годы интерес к изучению свойств фосфопротеинфосфатазы (ФПФ-азы) (КФ 3. 1. 3. 16) объясняется выявлением широкого спектра деятельности этого фермента [8, 11, 15].

В то же время в литературе пока еще мало сведений о ФПФ-азе тканей эмбрионов [10, 12—14], что в особенности касается динамики активности ФПФ-азы и изменения ее свойств в ходе эмбриогенеза. Специфика эмбриогенеза состоит в «сопряженности» систем контроля, обеспечивающих гомеостаз клетки, с механизмами, связанными с процессами развития и дифференцировки зародышевых тканей. В процессе эмбрионального развития изменяется количество некоторых ферментов и как следствие—соотношение между ферментами различных функциональных групп [3].

Все сказанное вполне можно отнести и к ФПФ-азе—ферменту, тесно связанному как с утилизацией запасных фосфопротеинов (вителлинов) зародыша, так и с регуляцией деятельности целого ряда ферментов, осуществляемой путем их дефосфорилирования. Подобный полиморфизм ФПФ-азы может быть обусловлен либо изменением ее свойств по мере модификации ее функций в ходе эмбриогенеза, либо изменением соотношения между различными формами ее.

Ранее нами изучалась ФПФ-азная активность у белых крыс в ходе эмбриогенеза в норме и в присутствии некоторых SH-связывающих соединений [4]; изучалось также влияние аскорбиновой кислоты на активность ФПФ-зы в ходе развития куриного эмбриона [1]. В настоящей работе изучались динамика активности ФПФ-азы в желточном мешке и тканях куриного зародыша в ходе его развития, а также действие ряда агентов на активность этого фермента в течение эмбриогенеза

*Материал и методика.* В качестве объекта исследования были использованы ткани куриного эмбриона (начиная с 12-го дня инкубации) и желточный мешок (с 8-го дня

инкубации). ФПФ-азу в пробах определяли по Файнштейну и Фольку [9]. В каждом опыте использовали 5—10 эмбрионов, в зависимости от их возраста. Гомогенаты тканей готовили на боратном буфере pH 6.2 в соотношении 1:10 (в/об). В качестве субстрата использовали 1% раствор казеина на том же буфере. Инкубацию гомогената проводили в течение 1 часа при pH 6,2 и температуре 37°. Инкубационная смесь состояла из 1 мл гомогената, 5 мл казеина и 1 мл испытуемого реагента. Результаты выражали в мкг неорганического Р, отщепившегося от казеина на 1 г сырого веса ткани.

*Результаты и обсуждение.* Данные о ФПФ-азной активности гомогенатов тканей и желточного мешка куриных зародышей в ходе инкубации приведены на рисунке. Как видно из рисунка, на 8—9-й дни инкубации в желточном мешке наблюдается довольно высокая ФПФ-азная активность, достигающая 600 мкг/г. В ходе инкубации она непрерывно снижается и к 15-му дню практически исчезает. В то же время в желтке с первого же дня инкубации эта активность полностью отсутствует. Сдвиги в активности ФПФ-азы в различных тканях зародыша носят индивидуальный характер и отражают различия в пуле ФП в ходе дифференцировки этих тканей.

Помимо динамики активности ФПФ-азы, изучалось также воздействие различных активаторов и ингибиторов на активность этого фермента в ходе развития зародыша. Выяснилось, что ФПФ-аза желточного мешка резко ингибируется NaF в концентрации $10^{-2}$ М и несколько слабее—в концентрации $10^{-3}$ М (табл. ). Аналогичным образом влияет NaF и на ФПФ-азу сердца, скелетных мышц, мозга и печени, причем в печени она полностью ингибируется $10^{-2}$М NaF, начиная с 16-го дня инкубации.

При изучении действия тиоловых соединений—SH-глутатиона и цистеина выяснилось следующее. Восстановленный глутатион в диапазоне концентраций $10^{-5}$—$10^{-2}$М в целом мало эффективен в отношении фермента желточного мешка, мозга, скелетных мышц и печени во все дни инкубации. ФПФ-аза сердечной мышцы несколько ингибируется $10^{-2}$М SH-глутатионом; более низкие его концентрации практически неэффективны. Цистеин, взятый в субфизиологических концентрациях ($10^{-4}$—$10^{-5}$М), слабо воздействует на активность ФПФ-азы в ходе эмбриогенеза. Можно лишь отметить, что на 15—16-й дни инкубации он повышает активность фермента во всех изучаемых органах, за исключением желточного мешка. Повторное повышение активности в присутствии цистеина наблюдается в сердце, печени и мозгу эмбрионов лишь на 21-й день. В мышцах цистеин с 16-го дня развития вызывает нарастающее ингибирование фермента (почти в 2 раза на 20-й день).

Во все рассмотренные дни инкубации п-ХМБ в концентрации $10^{-4}$М —$10^{-3}$М существенно подавлял активность фермента в большинстве тканей. Что же касается ФПФ-азы печени эмбриона, она проявляла наибольшую чувствительность к ингибитору на 15—16-й дни и к моменту вылупления.

Рассматривая данные о влиянии монойодацетата (МИА), можно прийти к заключению, что и в этом случае ФПФ-аза желточного мешка

проявляет высокую резистентность. Довольно устойчива к воздействию МИА и ФПФ-аза печени и мозга зародышей. В концентрациях $10^{-3}$ и $10^{-4}$М МИА слегка снижает активность фермента в скелетных мышцах (за исключением 15-го и 19-го дней), а в более низких концентрациях ($10^{-5}$М) даже активирует его на поздних этапах развития эмбриона (17—19-й дни). ФПФ-аза сердечной мышцы эмбриона также малочувствительна к МИА в концентрации $10^{-3}$—$10^{-4}$М, однако концентрация $10^{-5}$М в большинстве случаев (в особенности на 16-й и 20-й дни) повышает ее активность.

Таблица

Влияние некоторых реагентов на активность ФПФ-азы тканей куриного эмбриона

| Ткань | Желточный мешок | | | Сердце | | | Печень | | | Мышцы | | | Мозг | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Дни инкубации | Концентрация NaF, М | | | | | | | | | | | | | | |
| | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ |
| 8 | 93 | 76 | 47 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 100 | 70 | 50 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 115 | 70 | 43 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 109 | 70 | 50 | | | | | | | | | | 100 | 80 | 26 |
| 12 | 130 | 17 | 11 | | | | 114 | 41 | 14 | | | | 123 | 77 | 28 |
| 13 | 75 | 25 | 25 | | | | 112 | 42 | 13 | | | | 111 | 72 | 21 |
| 14 | 176 | 135 | 73 | 106 | 76 | 22 | 77 | 34 | 27 | 109 | 75 | 17 | 123 | 69 | 31 |
| 15 | 140 | 100 | 0 | 128 | 71 | 16 | 107 | 64 | 13 | 80 | 80 | 5 | 105 | 78 | 16 |
| 16 | 123 | 78 | 0 | 92 | 69 | 25 | 103 | 39 | 0 | 79 | 61 | 8 | 89 | 73 | 61 |
| 17 | — | — | — | 156 | 94 | 25 | 43 | 7 | 0 | 96 | 90 | 20 | 112 | 95 | 33 |
| 18 | 100 | 100 | 0 | 101 | 69 | 26 | 183 | 8 | 0 | 110 | 70 | 30 | 130 | 84 | 33 |
| 19 | 100 | 80 | 20 | 95 | 63 | 20 | 70 | 39 | 0 | 94 | 78 | 47 | 118 | 73 | 33 |
| 20 | — | — | — | 103 | 68 | 22 | 74 | 9 | 0 | 147 | 24 | 0 | 107 | 65 | 15 |
| 21 | — | — | — | 110 | 90 | 22 | 91 | 62 | 0 | 100 | 72 | 72 | | | |
| 1-дневный цыпленок | | | | 96 | 46 | 0 | 80 | 5 | 0 | 72 | 31 | 0 | | 54 | 22 |

| Дни инкубации | Концентрация п-ХМБ, М | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ |
| 8 | 100 | 30 | 17 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 70 | 4 | 4 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 100 | 58 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 78 | 44 | 41 | | | | 108 | 72 | 72 | | | | 79 | 75 | 72 |
| 12 | 117 | 28 | 28 | | | | 97 | 99 | 94 | | | | 89 | 24 | 21 |
| 13 | 41 | 18 | 12 | | | | 95 | 74 | 43 | 78 | 0 | 0 | 97 | 24 | 20 |
| 14 | 85 | 20 | 15 | 93 | 36 | 9 | 84 | 65 | 30 | 93 | 18 | 18 | 87 | 21 | 15 |
| 15 | 68 | 26 | 0 | 89 | 27 | 17 | 80 | 74 | 35 | 136 | 97 | 91 | 150 | 39 | 17 |
| 16 | 86 | 48 | 38 | 122 | 31 | 29 | 100 | 79 | 47 | 96 | 54 | 33 | 98 | 58 | 27 |
| 17 | 50 | 33 | 33 | 88 | 39 | 9 | 93 | 88 | 59 | 98 | 17 | 0 | 79 | 38 | 34 |
| 18 | 67 | 57 | 30 | 92 | 49 | 30 | 88 | 69 | 40 | 82 | 16 | 14 | 64 | 36 | 11 |
| 19 | 80 | 68 | 0 | 92 | 41 | 20 | 99 | 80 | 43 | 113 | 41 | 77 | 97 | 40 | 24 |
| 20 | 78 | 39 | 11 | 69 | 41 | 28 | 86 | 43 | 34 | 100 | 28 | | 119 | 33 | 25 |
| 21 | 51 | 18 | 36 | 92 | 41 | 26 | | | | | | | | | |
| 1-дневный цыпленок | 20 | 27 | 69 | 91 | 35 | 9 | 86 | 83 | 90 | 22 | 21 | 72 | 96 | 26 | |

| Дни инкубации | Концентрация МНА, М | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ |
| 8 | 163 | 110 | 89 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 109 | 87 | 94 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 93 | 100 | 84 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 102 | 107 | 89 | | | | 95 | 119 | 113 | | | | 65 | 85 | 79 |
| 12 | 96 | 91 | 77 | | | | 100 | 98 | 94 | | | | 83 | 78 | 74 |
| 13 | 82 | 82 | 60 | | | | | | | | | | | | |
| 14 | 100 | 111 | 111 | 86 | 95 | 95 | 127 | 102 | 89 | 100 | 100 | 100 | 114 | 114 | 102 |
| 15 | 100 | 100 | 100 | 72 | 82 | 60 | 125 | 118 | 110 | 100 | 103 | 120 | 122 | 115 | 138 |
| 16 | 105 | 75 | 60 | 273 | 273 | 260 | 100 | 105 | 66 | 93 | 78 | 83 | 92 | 38 | 37 |
| 17 | — | — | — | 100 | 90 | 90 | 119 | 100 | 99 | 115 | 100 | 95 | 85 | 80 | 80 |
| 18 | 117 | 117 | 83 | 109 | 93 | 98 | 100 | 89 | 78 | 115 | 86 | 86 | 99 | 94 | 94 |
| 19 | 83 | 83 | 66 | 90 | 90 | 90 | 74 | 72 | 72 | 124 | 118 | 110 | 110 | 100 | 100 |
| 20 | — | — | — | 214 | 214 | 171 | 100 | 96 | 59 | 69 | 69 | 60 | 75 | 83 | 64 |
| 21 | — | — | — | 118 | 98 | 92 | 121 | 100 | 90 | 88 | 88 | 83 | 109 | 109 | 100 |

Примечание: Активность ФПФ-азы в контрольных опытах принята везде за 100%; активность в присутствии реагента выражена в % к контролю.

Отсутствие сколько-нибудь существенных сведений о сдвигах в активности и изменении свойств ФПФ-азы в ходе роста и дифференцировки зародышевых тканей не позволяет провести прямого сравнения полученных нами данных с литературными.

Из результатов наших исследований видно, что ФПФ-аза желточного мешка существенно отличается от таковой зародышевых тканей как по динамике активности, так и по свойствам. Так, после 9-го дня инкубации активность ее неуклонно понижается, полностью исчезая к концу инкубации. Цистеин, глутатион и МНА в концентрации $10^{-5}$—$10^{-3}$М мало влияют на активность фермента. Лишь п-ХМБ и несколько менее NaF в относительно высоких концентрациях ($10^{-3}$—$10^{-1}$М) снижают активность этого фермента. Эти данные согласуются с данными Отаке [12], свидетельствующими об отличии ФПФ-азы желточного мешка от печеночной и мозговой. Определенное сходство наблюдается между ФПФ-азой желточного мешка кур и неоплодотворенной икры морского ежа, которая также не проявляет сдвигов в активности в присутствии SH-соединений [13]. Повышение ФПФ-азной активности в печени до максимума на 14—15-й дни инкубации связано, по-видимому, с повышенной потребностью в ФПФ-азе для регуляции интенсифицирующихся в этот период процессов углеводно-фосфорного обмена. Интересно, что снижение ФПФ-азной активности печени на 17-й день инкубации сопряжено с резким смещением соотношения фосфорилаза Б/фосфорилаза А в сторону повышения активности последней [2]. Увеличение активности ФПФ-азы в сердечной и скелетных мышцах на 16—17-й дни эмбриогенеза можно связать с тем, что эти дни вообще являются переломными в деятельности мышечной ткани и сопровождаются рядом функциональных и биохимических сдвигов. К этому времени завершается качественное формирование структуры мышечных волокон и в них накапливаются специфические сократительные белки, обеспечивающие мышечную де-

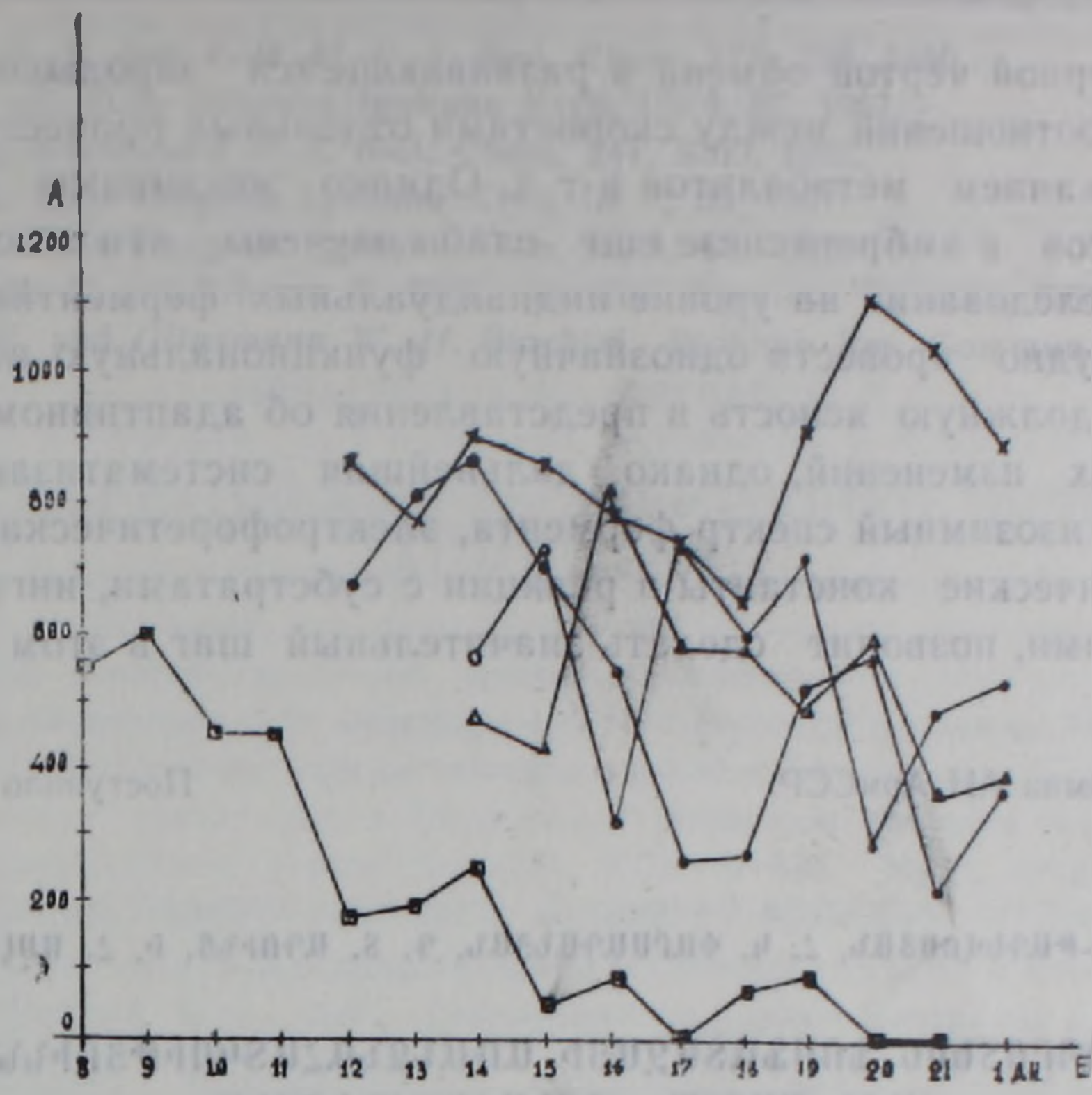



Рис. Активность фосфопротеинфосфатазы желточного мешка и тканей куриного эмбриона (в мкг неорг. Р/г сырого веса ткани/час). По вертикали—активность фермента, по горизонтали—дни инкубации (1 дн.—однодневный цыпленок) —□—□ — желточный мешок, —●—● – печень, —×—×— мозг, —○—○— сердце, —△—△—скелетные мышцы.

ятельность [6]. В эти дни интенсифицируется углеводно-фосфорный обмен мышечной ткани, о чем свидетельствует повышение содержания НАДФ, АТФ, КрФ и др. [5]. Повышение активности ФПФ-азы приводит к усиленному дефосфорилированию гликогенсинтетазы Д (активирование) и фосфорилазы А (ингибирование), что способствует переключению обменных процессов на накопление гликогена. Возможно поэтому максимальная активность ФПФ-азы мышц на 16-й день совпадает с незначительным уровнем фосфорилазы А, который повышается лишь с 18-го дня, когда уже наблюдается заметное падение ФПФ-азной активности [2, 7]. Высокая ФПФ-азная активность мозга эмбриона призвана, по-видимому, поставлять достаточное количество фосфата для синтеза специфических фосфолипидов и фосфатидов мозга. Свойства ФПФ-азы мозга изменяются в ходе эмбриогенеза. Так, на 16-й и 20-й дни инкубации отмечено максимальное подавление активности фермента $10^{-3}$М МИА, на 16-й и 21-й дни—$10^{-3}$М фтористым натрием, $10^{-3}$М цистеина на 15-й день максимально повышает, а на 20—21-й дни снижает этот показатель. И, наконец, только на 16-й и 21-й дни инкубации п-ХМБ в концентрации $10^{-5}$М не ингибирует ФПФ-азу. Такая специфическая чувствительность фермента к активаторам и ингибиторам на 15—16-й и 20—21-й дни эмбриогенеза может быть объяснена изменениями соотношения между отдельными его формами.

Характерной чертой обмена в развивающемся зародыше является изменение соотношений между скоростями отдельных процессов и реакций, содержанием метаболитов и т. д. Однако механизмы регуляции этих процессов в эмбриогенезе еще слабо изучены, что в особенности касается исследований на уровне индивидуальных ферментных белков. Хотя еще трудно провести однозначную функциональную интерпретацию, внести должную ясность в представления об адаптивном значении наблюдаемых изменений, однако дальнейшая систематизация таких данных, как изозимный спектр фермента, электрофоретическая подвижность, кинетические константы в реакции с субстратами, ингибиторами и активаторами, позволит сделать значительный шаг в этом направлении.

Институт биохимии АН АрмССР

Поступило 14.V 1975 г.

Լ. Գ. ՏԵՐ-ԹԱԴԵՎՈՍՅԱՆ, Հ. Կ. ՓԱՐՍԱԴԱՆՅԱՆ, Գ. Տ. ԱԴՈՒՆՑ, Ի. Հ. ԱՍԼԱՆՅԱՆ

## ՖՈՍՖՈՊՐՈՏԵԻՆ ՖՈՍՖԱՏԱԶԱՅԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՀԱՎԻ ՍԱՂՄԻ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔՆԵՐՈՒՄ

### Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Հետազոտվել է ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի ակտիվությունը զարգացող հավի սաղմի լյարդում, գանգուղեղում, սրտամկանում և կմախքային մկանում, ինչպես նաև՝ դեղնուցում, դեղնուցապարկում և այդ ֆերմենտի գոյությունը մոնոյոդացետատի, պարաքլորմերկուրիբենզոատի, ցիստեինի, գլուտատիոնի և նատրիումի ֆտորիդի ազդեցությամբ՝ $10^{-5}$—$10^{-2}$ խտության սահմաններում։ Օգտագործված ագենտների նկատմամբ ամենամեծ կայունություն ցուցաբերել է դեղնուցապարկի ՖՊՖ-ազան։ Նրա ակտիվությունը էմբրիոգենեզի ընթացքում իջել է, իսկ ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի ակտիվությունը դեղնուցում, ինկուբացիայի սկզբից, բացակայել է։ Փորձ է արվել կապ հաստատել ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի հատկություններում տեղի ունեցած տեղաշարժերի և աճող սաղմի նյութափոխանակության մեջ տեղի ունեցող փոփոխությունների միջև։*

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Адунц Г. Т.* и *Симонян А. А.* Известия АН АрмССР (биол. науки), 15, 9, 35, 1962.
2. *Желудкова З. П.* Сб. Ферменты в эволюции животных. Л., 103, 1969.
3. *Мильман Л. С.* и *Юровицкий Ю. Г.* Механизмы энзиматической регуляции углеводного обмена в раннем эмбриогенезе. М., 1973.
4. *Парсаданян Г. К.* ДАН АрмССР, 51, 2, 121, 1970.
5. *Перцева М. Н.* Укр. биохим. журн., 35, 298, 1963.
6. *Перцева М. Н.* и *Желудкова З. П.* Сб. Ферменты в эволюции животных. Л., 77, 1969.
7. *Bot G., Kovacs E. F., Andrassy R. O.* Acta physiol. Acad. Sci. Hungar., 17, 383, 1960.
8. *England P. J., Still I. T.* and *Krebs E. G.* J. Biol. Chem., 247, 5275, 1972.

9. *Feinstein R. N.* and *Folk M. E.* J. Biol. Chem. 177, 339, 1949.
10. *Kanamori M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 67, 1967.
11. *Maeno H., Greengard P.* J. Biol. Chem, 247, 3269, 1972.
12. *Ohtake M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 33, 1967.
13. *Ohtake M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 43, 1967.
14. *Rinaudo M. T.* and *Giunta C.* Boll. Soc. Ital. Sperim., 10, 1113, 1964.
15. *Zieve F. E.* and *Glinsmann W. H.* Biochim. Biophys. Res. Commun., 50, 872, 1973

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 577.152:547.963.2

Л. П. ТЕР-ТАТЕВОСЯН, Г. К. ПАРСАДАНЯН, Г. Т. АДУНЦ, Н. Г. АСЛАНЯН

# О СВОЙСТВАХ ФОСФОПРОТЕИНФОСФАТАЗЫ ТКАНЕЙ КУРИНОГО ЭМБРИОНА

Определялись активность фосфопротеинфосфатазы (ФПФ-азы) в печени, мозге, сердечной и скелетной мышцах, а также в желтке и желточном мешке развивающегося куриного эмбриона и чувствительность этого фермента к действию монойодацетата, п-ХМБ, цистеина, глутатиона—SH и фтористого натрия. Наиболее резистентной к действию использованных агентов оказалась ФПФ-аза желточного мешка. Отмечена определенная взаимозависимость в уровне активности ФПФ-азы и фосфорилазы А в течение эмбриогенеза.

Возросший за последние годы интерес к изучению свойств фосфопротеинфосфатазы (ФПФ-азы) (КФ 3. 1. 3. 16) объясняется выявлением широкого спектра деятельности этого фермента [8, 11, 15].

В то же время в литературе пока еще мало сведений о ФПФ-азе тканей эмбрионов [10, 12—14], что в особенности касается динамики активности ФПФ-азы и изменения ее свойств в ходе эмбриогенеза. Специфика эмбриогенеза состоит в «сопряженности» систем контроля, обеспечивающих гомеостаз клетки, с механизмами, связанными с процессами развития и дифференцировки зародышевых тканей. В процессе эмбрионального развития изменяется количество некоторых ферментов и как следствие—соотношение между ферментами различных функциональных групп [3].

Все сказанное вполне можно отнести и к ФПФ-азе—ферменту, тесно связанному как с утилизацией запасных фосфопротеинов (вителлинов) зародыша, так и с регуляцией деятельности целого ряда ферментов, осуществляемой путем их дефосфорилирования. Подобный полиморфизм ФПФ-азы может быть обусловлен либо изменением ее свойств по мере модификации ее функций в ходе эмбриогенеза, либо изменением соотношения между различными формами ее.

Ранее нами изучалась ФПФ-азная активность у белых крыс в ходе эмбриогенеза в норме и в присутствии некоторых SH-связывающих соединений [4]; изучалось также влияние аскорбиновой кислоты на активность ФПФ-зы в ходе развития куриного эмбриона [1]. В настоящей работе изучались динамика активности ФПФ-азы в желточном мешке и тканях куриного зародыша в ходе его развития, а также действие ряда агентов на активность этого фермента в течение эмбриогенеза

*Материал и методика.* В качестве объекта исследования были использованы ткани куриного эмбриона (начиная с 12-го дня инкубации) и желточный мешок (с 8-го дня

инкубации). ФПФ-азу в пробах определяли по Файнштейну и Фольку [9]. В каждом опыте использовали 5—10 эмбрионов, в зависимости от их возраста. Гомогенаты тканей готовили на боратном буфере pH 6.2 в соотношении 1:10 (в/об). В качестве субстрата использовали 1% раствор казеина на том же буфере. Инкубацию гомогената проводили в течение 1 часа при pH 6,2 и температуре 37°. Инкубационная смесь состояла из 1 мл гомогената, 5 мл казеина и 1 мл испытуемого реагента. Результаты выражали в мкг неорганического Р, отщепившегося от казеина на 1 г сырого веса ткани.

*Результаты и обсуждение.* Данные о ФПФ-азной активности гомогенатов тканей и желточного мешка куриных зародышей в ходе инкубации приведены на рисунке. Как видно из рисунка, на 8—9-й дни инкубации в желточном мешке наблюдается довольно высокая ФПФ-азная активность, достигающая 600 мкг/г. В ходе инкубации она непрерывно снижается и к 15-му дню практически исчезает. В то же время в желтке с первого же дня инкубации эта активность полностью отсутствует. Сдвиги в активности ФПФ-азы в различных тканях зародыша носят индивидуальный характер и отражают различия в пуле ФП в ходе дифференцировки этих тканей.

Помимо динамики активности ФПФ-азы, изучалось также воздействие различных активаторов и ингибиторов на активность этого фермента в ходе развития зародыша. Выяснилось, что ФПФ-аза желточного мешка резко ингибируется NaF в концентрации $10^{-2}$ М и несколько слабее—в концентрации $10^{-3}$ М (табл. ). Аналогичным образом влияет NaF и на ФПФ-азу сердца, скелетных мышц, мозга и печени, причем в печени она полностью ингибируется $10^{-2}$М NaF, начиная с 16-го дня инкубации.

При изучении действия тиоловых соединений—SH-глутатиона и цистеина выяснилось следующее. Восстановленный глутатион в диапазоне концентраций $10^{-5}$—$10^{-2}$М в целом мало эффективен в отношении фермента желточного мешка, мозга, скелетных мышц и печени во все дни инкубации. ФПФ-аза сердечной мышцы несколько ингибируется $10^{-2}$М SH-глутатионом; более низкие его концентрации практически неэффективны. Цистеин, взятый в субфизиологических концентрациях ($10^{-4}$—$10^{-5}$М), слабо воздействует на активность ФПФ-азы в ходе эмбриогенеза. Можно лишь отметить, что на 15—16-й дни инкубации он повышает активность фермента во всех изучаемых органах, за исключением желточного мешка. Повторное повышение активности в присутствии цистеина наблюдается в сердце, печени и мозгу эмбрионов лишь на 21-й день. В мышцах цистеин с 16-го дня развития вызывает нарастающее ингибирование фермента (почти в 2 раза на 20-й день).

Во все рассмотренные дни инкубации п-ХМБ в концентрации $10^{-4}$М —$10^{-3}$М существенно подавлял активность фермента в большинстве тканей. Что же касается ФПФ-азы печени эмбриона, она проявляла наибольшую чувствительность к ингибитору на 15—16-й дни и к моменту вылупления.

Рассматривая данные о влиянии монойодацетата (МИА), можно прийти к заключению, что и в этом случае ФПФ-аза желточного мешка

проявляет высокую резистентность. Довольно устойчива к воздействию МИА и ФПФ-аза печени и мозга зародышей. В концентрациях $10^{-3}$ и $10^{-4}$М МИА слегка снижает активность фермента в скелетных мышцах (за исключением 15-го и 19-го дней), а в более низких концентрациях ($10^{-5}$М) даже активирует его на поздних этапах развития эмбриона (17—19-й дни). ФПФ-аза сердечной мышцы эмбриона также малочувствительна к МИА в концентрации $10^{-3}$—$10^{-4}$М, однако концентрация $10^{-5}$М в большинстве случаев (в особенности на 16-й и 20-й дни) повышает ее активность.

Таблица

Влияние некоторых реагентов на активность ФПФ-азы тканей куриного эмбриона

| Ткань | Желточный мешок | | | Сердце | | | Печень | | | Мышцы | | | Мозг | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Дни инкубации | Концентрация NaF, М | | | | | | | | | | | | | | |
| | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ | $10^{-5}$ | $10^{-3}$ | $10^{-2}$ |
| 8 | 93 | 76 | 47 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 100 | 70 | 50 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 115 | 70 | 43 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 109 | 70 | 50 | | | | | | | | | | 100 | 80 | 26 |
| 12 | 130 | 17 | 11 | | | | 114 | 41 | 14 | | | | 123 | 77 | 28 |
| 13 | 75 | 25 | 25 | | | | 112 | 42 | 13 | | | | 111 | 72 | 21 |
| 14 | 176 | 135 | 73 | 106 | 76 | 22 | 77 | 34 | 27 | 109 | 75 | 17 | 123 | 69 | 31 |
| 15 | 140 | 100 | 0 | 128 | 71 | 16 | 107 | 64 | 13 | 80 | 80 | 5 | 105 | 78 | 16 |
| 16 | 123 | 78 | 0 | 92 | 69 | 25 | 103 | 39 | 0 | 79 | 61 | 8 | 89 | 73 | 61 |
| 17 | — | — | — | 156 | 94 | 25 | 43 | 7 | 0 | 96 | 90 | 20 | 112 | 95 | 33 |
| 18 | 100 | 100 | 0 | 101 | 69 | 26 | 183 | 8 | 0 | 110 | 70 | 30 | 130 | 84 | 33 |
| 19 | 100 | 80 | 20 | 95 | 63 | 20 | 70 | 39 | 0 | 94 | 78 | 47 | 118 | 73 | 33 |
| 20 | — | — | — | 103 | 68 | 22 | 74 | 9 | 0 | 147 | 24 | 0 | 107 | 65 | 15 |
| 21 | — | — | — | 110 | 90 | 22 | 91 | 62 | 0 | 100 | 72 | 72 | | | |
| 1-дневный цыпленок | | | | 96 | 46 | 0 | 80 | 5 | 0 | 72 | 31 | 0 | | 54 | 22 |

| Дни инкубации | Концентрация п-ХМБ, М | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ |
| 8 | 100 | 30 | 17 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 70 | 4 | 4 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 100 | 58 | 58 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 78 | 44 | 41 | | | | 108 | 72 | 72 | | | | 79 | 75 | 72 |
| 12 | 117 | 28 | 28 | | | | 97 | 99 | 94 | | | | 89 | 24 | 21 |
| 13 | 41 | 18 | 12 | | | | 95 | 74 | 43 | 78 | 0 | 0 | 97 | 24 | 20 |
| 14 | 85 | 20 | 15 | 93 | 36 | 9 | 84 | 65 | 30 | 93 | 18 | 18 | 87 | 21 | 15 |
| 15 | 68 | 26 | 0 | 89 | 27 | 17 | 80 | 74 | 35 | 136 | 97 | 91 | 150 | 39 | 17 |
| 16 | 86 | 48 | 38 | 122 | 31 | 29 | 100 | 79 | 47 | 96 | 54 | 33 | 98 | 58 | 27 |
| 17 | 50 | 33 | 33 | 88 | 39 | 9 | 93 | 88 | 59 | 98 | 17 | 0 | 79 | 38 | 34 |
| 18 | 67 | 57 | 30 | 92 | 49 | 30 | 88 | 69 | 40 | 82 | 16 | 14 | 64 | 36 | 11 |
| 19 | 80 | 68 | 0 | 92 | 41 | 20 | 99 | 80 | 43 | 113 | 41 | 77 | 97 | 40 | 24 |
| 20 | 78 | 39 | 11 | 69 | 41 | 28 | 86 | 43 | 34 | 100 | 28 | | 119 | 33 | 25 |
| 21 | 51 | 18 | 36 | 92 | 41 | 26 | | | | | | | | | |
| 1-дневный цыпленок | 20 | 27 | 69 | 91 | 35 | 9 | 86 | 83 | 90 | 22 | 21 | 72 | 96 | 26 | |

| Дни инкубации | Концентрация МНА, М | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ | $10^{-5}$ | $10^{-4}$ | $10^{-3}$ |
| 8 | 163 | 110 | 89 | | | | | | | | | | | | |
| 9 | 109 | 87 | 94 | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 93 | 100 | 84 | | | | | | | | | | | | |
| 11 | 102 | 107 | 89 | | | | 95 | 119 | 113 | | | | 65 | 85 | 79 |
| 12 | 96 | 91 | 77 | | | | 100 | 98 | 94 | | | | 83 | 78 | 74 |
| 13 | 82 | 82 | 60 | | | | | | | | | | | | |
| 14 | 100 | 111 | 111 | 86 | 95 | 95 | 127 | 102 | 89 | 100 | 100 | 100 | 114 | 114 | 102 |
| 15 | 100 | 100 | 100 | 72 | 82 | 60 | 125 | 118 | 110 | 100 | 103 | 120 | 122 | 115 | 138 |
| 16 | 105 | 75 | 60 | 273 | 273 | 260 | 100 | 105 | 66 | 93 | 78 | 83 | 92 | 38 | 37 |
| 17 | — | — | — | 100 | 90 | 90 | 119 | 100 | 99 | 115 | 100 | 95 | 85 | 80 | 80 |
| 18 | 117 | 117 | 83 | 109 | 93 | 98 | 100 | 89 | 78 | 115 | 86 | 86 | 99 | 94 | 94 |
| 19 | 83 | 83 | 66 | 90 | 90 | 90 | 74 | 72 | 72 | 124 | 118 | 110 | 110 | 100 | 100 |
| 20 | — | — | — | 214 | 214 | 171 | 100 | 96 | 59 | 69 | 69 | 60 | 75 | 83 | 64 |
| 21 | — | — | — | 118 | 98 | 92 | 121 | 100 | 90 | 88 | 88 | 83 | 109 | 109 | 100 |

Примечание: Активность ФПФ-азы в контрольных опытах принята везде за 100%; активность в присутствии реагента выражена в % к контролю.

Отсутствие сколько-нибудь существенных сведений о сдвигах в активности и изменении свойств ФПФ-азы в ходе роста и дифференцировки зародышевых тканей не позволяет провести прямого сравнения полученных нами данных с литературными.

Из результатов наших исследований видно, что ФПФ-аза желточного мешка существенно отличается от таковой зародышевых тканей как по динамике активности, так и по свойствам. Так, после 9-го дня инкубации активность ее неуклонно понижается, полностью исчезая к концу инкубации. Цистеин, глутатион и МНА в концентрации $10^{-5}$—$10^{-3}$М мало влияют на активность фермента. Лишь п-ХМБ и несколько менее NaF в относительно высоких концентрациях ($10^{-3}$—$10^{-1}$М) снижают активность этого фермента. Эти данные согласуются с данными Отаке [12], свидетельствующими об отличии ФПФ-азы желточного мешка от печеночной и мозговой. Определенное сходство наблюдается между ФПФ-азой желточного мешка кур и неоплодотворенной икры морского ежа, которая также не проявляет сдвигов в активности в присутствии SH-соединений [13]. Повышение ФПФ-азной активности в печени до максимума на 14—15-й дни инкубации связано, по-видимому, с повышенной потребностью в ФПФ-азе для регуляции интенсифицирующихся в этот период процессов углеводно-фосфорного обмена. Интересно, что снижение ФПФ-азной активности печени на 17-й день инкубации сопряжено с резким смещением соотношения фосфорилаза Б/фосфорилаза А в сторону повышения активности последней [2]. Увеличение активности ФПФ-азы в сердечной и скелетных мышцах на 16—17-й дни эмбриогенеза можно связать с тем, что эти дни вообще являются переломными в деятельности мышечной ткани и сопровождаются рядом функциональных и биохимических сдвигов. К этому времени завершается качественное формирование структуры мышечных волокон и в них накапливаются специфические сократительные белки, обеспечивающие мышечную де-

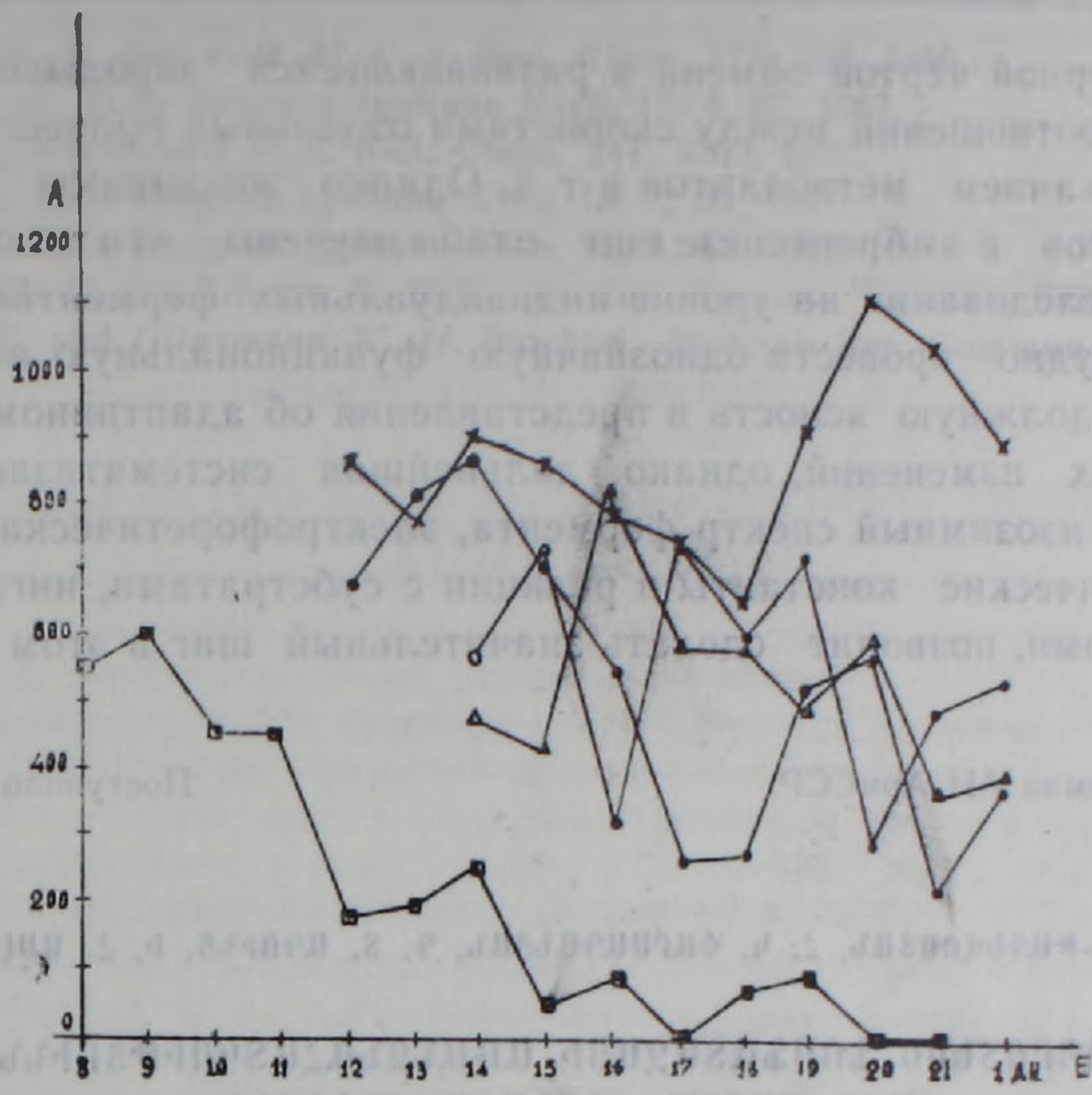



Рис. Активность фосфопротеинфосфатазы желточного мешка и тканей куриного эмбриона (в мкг неорг. Р/г сырого веса ткани/час). По вертикали—активность фермента, по горизонтали—дни инкубации (1 дн.—однодневный цыпленок) —□—□ — желточный мешок, —●—● – печень, —×—×— мозг, —○—○— сердце, —△—△—скелетные мышцы.

ятельность [6]. В эти дни интенсифицируется углеводно-фосфорный обмен мышечной ткани, о чем свидетельствует повышение содержания НАДФ, АТФ, КрФ и др. [5]. Повышение активности ФПФ-азы приводит к усиленному дефосфорилированию гликогенсинтетазы Д (активирование) и фосфорилазы А (ингибирование), что способствует переключению обменных процессов на накопление гликогена. Возможно поэтому максимальная активность ФПФ-азы мышц на 16-й день совпадает с незначительным уровнем фосфорилазы А, который повышается лишь с 18-го дня, когда уже наблюдается заметное падение ФПФ-азной активности [2, 7]. Высокая ФПФ-азная активность мозга эмбриона призвана, по-видимому, поставлять достаточное количество фосфата для синтеза специфических фосфолипидов и фосфатидов мозга. Свойства ФПФ-азы мозга изменяются в ходе эмбриогенеза. Так, на 16-й и 20-й дни инкубации отмечено максимальное подавление активности фермента $10^{-3}$М МИА, на 16-й и 21-й дни—$10^{-3}$М фтористым натрием, $10^{-3}$М цистеина на 15-й день максимально повышает, а на 20—21-й дни снижает этот показатель. И, наконец, только на 16-й и 21-й дни инкубации п-ХМБ в концентрации $10^{-5}$М не ингибирует ФПФ-азу. Такая специфическая чувствительность фермента к активаторам и ингибиторам на 15—16-й и 20—21-й дни эмбриогенеза может быть объяснена изменениями соотношения между отдельными его формами.

Характерной чертой обмена в развивающемся зародыше является изменение соотношений между скоростями отдельных процессов и реакций, содержанием метаболитов и т. д. Однако механизмы регуляции этих процессов в эмбриогенезе еще слабо изучены, что в особенности касается исследований на уровне индивидуальных ферментных белков. Хотя еще трудно провести однозначную функциональную интерпретацию, внести должную ясность в представления об адаптивном значении наблюдаемых изменений, однако дальнейшая систематизация таких данных, как изозимный спектр фермента, электрофоретическая подвижность, кинетические константы в реакции с субстратами, ингибиторами и активаторами, позволит сделать значительный шаг в этом направлении.

Институт биохимии АН АрмССР

Поступило 14.V 1975 г.

Լ. Գ. ՏԵՐ-ԹԱԴԵՎՈՍՅԱՆ, Հ. Կ. ՓԱՐՍԱԴԱՆՅԱՆ, Գ. Տ. ԱԴՈՒՆՑ, Ի. Հ. ԱՍԼԱՆՅԱՆ

## ՖՈՍՖՈՊՐՈՏԵԻՆ ՖՈՍՖԱՏԱԶԱՅԻ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՀԱՎԻ ՍԱՂՄԻ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔՆԵՐՈՒՄ

### Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Հետազոտվել է ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի ակտիվությունը զարգացող հավի սաղմի լյարդում, գանգուղեղում, սրտամկանում և կմախքային մկանում, ինչպես նաև՝ դեղնուցում, դեղնուցապարկում և այդ ֆերմենտի գոյությունը մոնոյոդացետատի, պարաքլորմերկուրիբենզոատի, ցիստեինի, գլուտատիոնի և նատրիումի ֆտորիդի ազդեցությամբ՝ $10^{-5}$—$10^{-2}$ խտության սահմաններում։ Օգտագործված ագենտների նկատմամբ ամենամեծ կայունություն ցուցաբերել է դեղնուցապարկի ՖՊՖ-ազան։ Նրա ակտիվությունը էմբրիոգենեզի ընթացքում իջել է, իսկ ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի ակտիվությունը դեղնուցում, ինկուբացիայի սկզբից, բացակայել է։ Փորձ է արվել կապ հաստատել ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի հատկություններում տեղի ունեցած տեղաշարժերի և աճող սաղմի նյութափոխանակության մեջ տեղի ունեցող փոփոխությունների միջև։*

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Адунц Г. Т.* и *Симонян А. А.* Известия АН АрмССР (биол. науки), 15, 9, 35, 1962.
2. *Желудкова З. П.* Сб. Ферменты в эволюции животных. Л., 103, 1969.
3. *Мильман Л. С.* и *Юровицкий Ю. Г.* Механизмы энзиматической регуляции углеводного обмена в раннем эмбриогенезе. М., 1973.
4. *Парсаданян Г. К.* ДАН АрмССР, 51, 2, 121, 1970.
5. *Перцева М. Н.* Укр. биохим. журн., 35, 298, 1963.
6. *Перцева М. Н.* и *Желудкова З. П.* Сб. Ферменты в эволюции животных. Л., 77, 1969.
7. *Bot G., Kovacs E. F., Andrassy R. O.* Acta physiol. Acad. Sci. Hungar., 17, 383, 1960.
8. *England P. J., Still I. T.* and *Krebs E. G.* J. Biol. Chem., 247, 5275, 1972.

9. *Feinstein R. N.* and *Folk M. E.* J. Biol. Chem. 177, 339, 1949.
10. *Kanamori M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 67, 1967.
11. *Maeno H., Greengard P.* J. Biol. Chem, 247, 3269, 1972.
12. *Ohtake M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 33, 1967.
13. *Ohtake M.* Gifu Daigaku Igakubu Kiyo, 15, 1, 43, 1967.
14. *Rinaudo M. T.* and *Giunta C.* Boll. Soc. Ital. Sperim., 10, 1113, 1964.
15. *Zieve F. E.* and *Glinsmann W. H.* Biochim. Biophys. Res. Commun., 50, 872, 1973

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 591.105

Л. В. ДАВТЯН, М. Г. ГАСПАРЯН

# ВЛИЯНИЕ ЭТАНОЛАМИНА НА БИОСИНТЕЗ БЕЛКА В ХЛОРОПЛАСТАХ

Изучалось влияние этаноламина на процесс биосинтеза белка в изолированных хлоропластах 14-дневных проростков гороха и кукурузы. Установлена активация включения меченых $C^{14}$-аминокислот в белки хлоропластов при воздействии этаноламином как в условиях in vitro, так и in vivo.

Хлоропласты являются системой, обеспечивающей наряду с другими процессами и синтез белка. В последние годы стало известно, что в хлоропластах имеются сложные многокомпонентные системы, ответственные за осуществление процессов редупликации, транскрипции и трансляции [13]. Тевари и Уилдман [13] показали наличие в них ДНК-зависимой РНК-полимеразы, активность которой в 30—40 раз превышала аналогичный показатель в ядрах.

За последнее время из хлоропластов выделены, очищены и идентифицированы такие компоненты белоксинтезирующей системы, как амино-ацил РНК-синтетаза, транспортная РНК, рибосомы, полирибосомы.

Мысль о способности пластид к белковому синтезу впервые была высказана в ранних работах Улриха [14], а исследование структуры их проведено Менке [10, 11, 12]. Андреевой, Плышевской [1], Декен-Гренсом [17] были представлены косвенные доказательства, подтверждающие вышесказанное. Однако исчерпывающие данные о синтетических свойствах хлоропластов были получены позже [4], когда был выявлен в хлоропластах ряд ферментативных систем, участвующих в синтезе белка.

В дальнейшем исследованиями Молчанова [3] было показано, что на интенсивность включения $C^{14}$-аминокислот в белки влияет степень дифференциации хлоропластов.

Исследованиями Генскол, Гудивин, Чен и др. [5, 8] также установлено наличие в хлоропластах прорастающего гороха ферментов, активирующих аминокислоты, причем активность энзима оказалась максимальной в растворимой фракции хлоропластов листьев и в микросомальной фракции корешков. Удельная активность фермента в семедолях возрастала до 4-го дня прорастания, затем снижалась и не зависела от ингибиторов, гербицидов и протеазы. Авторы предполагают, что, очевидно, фермент синтезируется в процессе прорастания.

Таким образом, в хлоропластах обнаружены энзимы, активирующие аминокислоты за счет АТФ, образующейся в тех же структурах путем фотофосфорилирования; в них имеются также собственные рибосо-

мы, РНК и ДНК, что указывает на исключительную роль этих структур в биосинтезе белка [6, 9].

Наши исследования по изучению влияния этаноламина (ЭА) на включение $C^{14}$-аминокислот в белки были проведены на целых хлоропластах.

*Материал и методика.* Для выделения хлоропластов использовались ростки кукурузы сорта Краснодарская-5 и Массино, а также гороха сорта Мозговой-В-5 и Победитель. Одна часть семян до проращивания обрабатывалась водой (контроль), а другая—водным раствором этаноламина в стимулирующих концентрациях (опыты in vivo, в отличие от других серий, где этаноламин будет включаться непосредственно в реакционные смеси—in vitro).

10—12-дневные растения, выращенные из проросших семян в условиях водной культуры на питательной среде в оранжерее, срезались, и навески в определенном соотношении растирались в фарфоровой ступке на холоду с замороженным сахарозным трис-буфером (сахароза—0,5М, KCl—$10^{-2}$ М, $MgCl_2 \cdot 6H_2O$—$10^{-2}$ М, трис (Англия)—$10^{-2}$ М, pH 7,6). Гомогенат отжимали через полотно. Фильтрат центрифугировали в течение 5 мин при 500×g для удаления дебриза (фрагменты клеток—клеточные оболочки, ядра, песок, неразрушенные клетки, крахмал и т. д.). Из супернатанта получали хлоропласты путем центрифугирования при 3000×g в течение 20 минут. Осадок хлоропластов промывали трижды холодной 0,5 М сахарозой центрифугированием в тех же условиях. Все операции по выделению хлоропластов проводились быстро и строго на холоду в условиях 1—3°С.

Навеска хлоропластов тщательно суспендировалась в определенном объеме (6—8 мл) трис-буфера и вносилась в инкубационную среду для включения метки. Среда инкубации в контрольных вариантах содержала: $C^{14}$-аминокислоты (0,1 мл гидролизата белков хлореллы (ЧССР)—200 тыс. имп. в пробе, трис-буфер—0,1 мл, pH 7.4, хлоропласты—0,3 мл). В опытных вариантах в условиях in vitro вместо трис-буфера вносился раствор трис-буфера с этаноламином (1 мкг/мл и 10 мкг/мл); конечный объем среды во всех случаях—0,5 мл. Отдельно ставился контроль на адсорбцию. Инкубация велась при температуре 22—25° в течение 1 часа, повторность вариантов—3-кратная. После инкубации белки осаждались $CCl_3COOH$, конечная концентрация ее для соблюдения полноты осаждения составляла строго 5% [2]. Суспензия после стояния на холоду в течение 1 часа центрифугировалась при 5000 об/мин, за 10 мин полученный осадок белка пятикратно отмывался 5% ТХУ. Далее осадок суспензировался в 0.2 NHCl при 70° в течение 20 мин (удаление крахмала) и снова выдерживался при 90° в течение 30 мин с 5% ТХУ (удаление нуклеиновых кислот). После последовательных отмывок спиртом (60°), спирт-эфир—хлороформенной смесью (2:2:1) и ацетоном осадок с сухими намеченными аминокислотами и 5% ТХУ оставлялся на ночь (для ускорения десорбции), трижды промывался 5% ТХУ, растворялся в 2% NaOH (или муравьиной кислоте) и переносился на латунные диски. Радиоактивность определялась на радиометре ПП-8 «Волна» с газопроточным счетчиком для измерения малых активностей и мягкого β-излучения СОТ-25БФЛ.

*Результаты и обсуждение.* Данные по включению $C^{14}$-аминокислот в белки хлоропластов кукурузы и гороха представлены в таблице (приводятся данные по удельной радиоактивности в имп/мин/мг белка).

Судя по данным таблицы, наибольшая интенсивность включения $C^{14}$-аминокислот в белки наблюдается в опытах с добавлением этаноламина в инкубационную среду к интактным хлоропластам, т. е. в опытах in vitro. В опытах с предварительной обработкой семян (in vivo) она ниже, разница составляет 25—30 %. В то же время в опытах in vitro бо-

Таблица

Влияние ЭА на включение $C^{14}$-аминокислот в белки хлоропластов кукурузы и гороха

| Варианты | Статистические критерии | Кукуруза ($n_1+n_2-2=4$) | | Горох ($n_1+n_2-2=4$) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | in vitro | in vivo | in vitro | in vivo |
| | | удельная радиоактивность, имп/мин/мг белка | удельная радиоактивность, имп/мин/кг белка | удельная радиоактивность, имп/мин/мг белка | удельная радиоактивность, имп/мин/мг белка |
| Контроль | $M\pm m$ | 117,1±13,4 | 87.4±7,85 | 175±7,6 | 150,1±13,8 |
| Этаноламин, 10 мкг | $M_1\pm m_1$ | 139,7±13,6 | — | 275,2±25,2 | — |
| | t | 1,183 | — | 3,805 | — |
| | P | 0,3 | — | 0,01 | — |
| Этаноламин, 1 мкг | $M_2\pm m_2$ | 159,2±13,8 | — | 302±14,7 | — |
| | t | 3,109 | — | 7,66 | — |
| | P | 0,05 | — | 0,01 | — |
| Этаноламин, 10 мкг | $M_3\pm m_3$ | — | 151,7±12,1 | — | 191±3,46 |
| | t | — | 4,46 | — | 2,362 |
| | P | — | 0,01 | — | 0,05 |

лее высокое включение метки в белки получено при концентрации этаноламина 1 мкг, чем при концентрации 10 мкг (разница—12—15%).

Предварительная обработка семян этаноламином (10 мкг и 1 мкг) статистически достоверно активизирует включение $C^{14}$-аминокислот в хлоропласты, выделенные из 10—14-дневных проростков как кукурузы, так и гороха. Активизация включения $C^{14}$-аминокислот в белки хлоропластов кукурузы в опытах in vitro при концентрации этаноламина 10 мкг составила 19% (139,7 имп/мин/мг при 117,1 имп/мин/мг в контроле), а при концентрации 1 мкг—на 35 % (159,2 имп/мин/мг). При сравнении с аналогичным показателем у гороха эта разница соответственно оказалась равной 57 и 73% (302 имп/мин/мг при 175 имп/мин/мг в контроле).

Как эффект этаноламина, так и общий средний уровень удельной радиоактивности в хлоропластах проростков гороха значительно выше, чем у кукурузы (175 имп/мин/мг против 117,0 имп/мин/мг в интактных семенах и 302 имп/мин/мг против 159 имп/мин/мг при обработке этаноламином), что свидетельствует о более деятельной белоксинтезирующей системе в хлоропластах гороха, активно включающей метку аминокислот.

При предварительной обработке семян этаноламином в оптимально стимулирующих концентрациях ($10^{-4}$%) в опытах in vivo хлоропласты кукурузы включают $C^{14}$-аминокислоты в белки, активнее интактных на 50% (151,7 имп/мин/мг при 187,4 имп/мин/мг в контроле), а гороха (концентрация этаноламина $10^{-5}$%)—на 27% (191 имп/мин/мг при 150 имп/мин/мг в контроле).

Таким образом, наилучший эффект этаноламина наблюдается в хлоропластах гороха в опытах in vitro, т. е. при непосредственном воздействии препарата на белоксинтезирующую систему. В хлоропластах же кукурузы этаноламин более эффективен в условиях in vivo, дающих возможность воздействовать также через иные пути как, например, через процесс формирования белоксинтезирующей системы и т. д. Аналогичная закономерность выявилась и при определении радиоактивности в нем за 3 мин. Интересно отметить, что содержание белка (по Лоури) в хлоропластах кукурузы составило: in vitro—0,67 мг, in vivo—0,707 мг; в хлоропластах гороха—соответственно 0,75 мг и 0,75 мг.

Полученные данные свидетельствуют о том, что белоксинтезирующий эффект эганоламина, очевидно, может быть обусловлен следующими обстоятельствами: непосредственным влиянием на конформацию компонентов белоксинтезирующей системы, и в первую очередь на РНК всех видов, либо опосредованным действием на мембраны, в которых упакованы рибосомы (через изменения фосфолипидного состава, ориентацию липидов), приводящим к лучшей «пригонке» нужных факторов, связанных с мембранами—ламеллами хлоропластов.

Немаловажен и тот факт, что хлоропласты синтезируют не только структурные, но и растворимые ферментативные белки. Поэтому усиление включения метки можно считать также результатом усиленного ресинтеза ферментативных белков, участвующих в процессе биосинтеза белка.

Ереванский зооветеринарный институт

Поступило 27.VI 1975 г.

Լ. Վ. ԴԱՎԹՅԱՆ, Ի. Դ. ԳԱՍՊԱՐՅԱՆ

## ՍՊԻՏԱԿՈՒՑՆԵՐԻ ԲԻՈՍԻՆԹԵԶԸ ՔԼՈՐՈՊԼԱՍՏՆԵՐՈՒՄ և ԷԹԱՆՈԼԱՄԻՆԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՅԴ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ

### Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*$C^{14}$—նշված ատոմներ պարունակող ամինաթթուների միջոցով ապացուցվել է նրանց ներգրավման ուժեղացումը եգիպտացորենի և սիսեռի կանաչ ծիլերից անջատված քլորոպլաստների սպիտակուցների բաղադրության մեջ։ Բերված է քլորոպլաստների մեկուսացման և սպիտակուցների բիոսինթեզի ուսումնասիրության մեթոդի մանրամասն նկարագրությունը։ Ամինաթթուների ներմ ներգրավման ուժեղացման հետ միասին նկատվել է նաև սպիտակուցի տեսակարար ռադիոակտիվության բարձրացում։ Հաստատված է, որ էթանոլամինի ազդեցությունը ի հայտ է գալիս ինչպես սերմերի նախացանքային մշակման (in vivo), այնպես էլ ինկուբացիոն միջավայրում ավելացնելու դեպքում (in vitro).*

*Հոդվածում քննարկվում է էթանոլամինի ազդեցության հնարավոր մեխանիզմները սպիտակուցի սինթեզման պրոցեսում։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреева Г. Ф., Плышевская Е. Г.* ДАН СССР, 87, 301, 1952.
2. *Гофман Ю. Я., Саянова В.* Биохимия, 30, 1—2, 1965.
3. *Молчанов М. И.* ДАН СССР, 5, 119—199, 1971.
4. *Сисакян Н. М., Филиппович И. И.* Биохимия, 22, 1—2, 376—389, 1957.
5. *Chen P., Schultz C., Katchalski E.* Nature New. Biol., 231, 20, 69, 72, 1971.
6. *Clark S. M.* J. Biol. Chem., 233, 421, 1958.
7. *Deken-Grenson M.* Biochim. Biophys. Acta 14, 203, 1954.
8. *Henshall J. D., Goodwin T. W.* Phytochemistry 3, 6, 677, 691, 1964.
9. *Marcus A.* J. Biol. Chem. 254, 1328, 1959.
10. *Menke W. H.* S. Liet. Physiol. Chemie, 257, 1, 43 — 48, 1938.
11. *Menke W., Jordan E.* J. Naturforsch. 14b. 234 — 240, 1959.
12. *Menke W.* et al. Biochem. of Chloroplasts (Pd) AP Y. 1, 3, 1966.
13. *Pewart K. K., Wildman S. G.* Biochim et Biophys acta. 186, 3 8, 1969.
14. *Ulrich H. Z.* Botan. 16, 3, 1924.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ· ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 581.03:539.16—04

А. Г. АВАКЯН, С. П. СЕМЕРДЖЯН, А. Г. ОГАНЕСЯН, Н. Г. НОР-АРЕВЯН

# ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОГО ОБЛУЧЕНИЯ СЕМЯН НА ПРОДУКТИВНОСТЬ БАКЛАЖАНА

Представлены результаты изучения эффективности действия рентгеновских лучей на семена различных сортов и гибридов баклажана с целью выявления стимулирующих доз. Показано, что предпосевное облучение семян гибрида Ереван 3×Long früh be violete дозой 1 кр как в деляночных, так и в производственных опытах ускоряет созревание плодов, значительно повышает урожай и улучшает качество продукции.

С целью ускорения созревания растений, повышения урожая и улучшения качества продукции различных сельскохозяйственных культур в настоящее время широко используется рентгеновское облучение семян и клубней [1—2].

*Материал и методика.* В опытах изучались следующие сорта и гибриды: Ереван 3, Long de in panat, Long früh be violete, Баклажани, Ереван 3 × Long de in panat, Ереван 3 × Long früh be violete и Ереван 3 × Баклажани.

Облучение семян проводилось на рентгеновской установке типа РУМ-11 с мощностью дозы 600 р/м (U=185 кv; J=13 mA) без фильтра, дозами 0; 0,5; 1,0; 3,0 кр. Опыты велись на участке Эчмиадзинской экспериментальной базы Арм. НИИЗ, повторность опытов 3-кратная, величина делянки—7 кв. м, на каждой делянке—по 30 растений. Об эффективности предпосевного облучения семян судили по среднему урожаю одного растения и характеру роста побегов.

Для получения воспроизводимых результатов стимуляции в наших опытах такие факторы, как влажность объекта, возраст семян, мощность дозы, сроки хранения облученного материала, почвенно-климатические условия, которые могли бы модифицировать эффект стимуляции, поддерживались неизменными.

Данные, полученные в экспериментах, представлены в табл. 1, 2, 3.

*Результаты и обсуждение.* Данные табл. 1 свидетельствуют о четком эффекте стимуляции урожая при облучении семян сортов баклажана Ереван 3, Long früh be violete, а также гибридов Ереван 3× Long de in panat и Ереван 3 × Long früh be violete. Особенно значительный эффект был получен в опытах 1973 года при облучении семян гибрида Ереван 3 × Long früh be violete. Урожай подопытных вариантов по сравнению с контролем возрос на 62—67%. У остальных сортов и гибридов прибавка урожая варьировала в пределах 14—30%. Дозы, при которых наблюдался эффект стимуляции, лежат в основном в интервале 0,5—1,0 кр.

Данные табл. 2 показывают, что к концу вегетации наблюдается стимуляция и по такому показателю, как суммарная длина побегов растений. Интересно отметить также, что между урожаем и суммарной дли-

Таблица 1

Влияние доз рентгеновских лучей на урожай баклажана

| Сорта и гибриды | Доза, кр | Урожай на 1 растении, кг | |
|---|---|---|---|
| | | 1973 г. | 1974 г. |
| | | M±m | M±m |
| Ереванн 3 | 0 | 0,99±0,02 | 1,41±0,05 |
| | 0,5 | 1,16±0,02 | 1,37±0,07 |
| | 1,0 | 0,9 ±0,01 | 1,65±0,07 |
| | 3,0 | 0,73±0,05 | 1,52±0,04 |
| Ереванн 3 × Long de in panat | 0 | 1,05±0,02 | 1,1 ±0,04 |
| | 0,5 | 1,20±0,01 | 1,42±0,03 |
| | 1,0 | 1,27±0,02 | 1,37±0,01 |
| | 3,0 | 0,97±0,08 | 1,20±0 |
| Long de in panat | 0 | 0,99±0,01 | 1,35±0.02 |
| | 0,5 | 0,74±0.01 | 1,0 ±0 |
| | 1,0 | 0,88±0,01 | 1,43±0,08 |
| | 3,0 | 0.81±0,06 | 1,35±0,01 |
| Ереванн 3 × Long frühbe violete | 0 | 0,76±0,03 | 1,52±0,01 |
| | 0,5 | 1,23±0,05 | 1,24±0 |
| | 1,0 | 1,23±0,03 | 1,71±0,04 |
| | 3,0 | 1,27±0,09 | 1,91±0,03 |
| Long frühbe violete | 0 | 1,1 ±0,01 | 1,62±0,04 |
| | 0,5 | 1,28±0,02 | 2,06±0,05 |
| | 1,0 | 1,28±0,03 | 1,74±0,03 |
| | 3,0 | 0,99±0,02 | 1,29±0,07 |
| Баклажани | 0 | 0,88±0,03 | — |
| | 0,5 | 0,82±0,03 | — |
| | 1,0 | 0,77±0,05 | — |
| | 3,0 | 0,95±0,04 | — |
| Ереванн 3 × Баклажани | 0 | 1,20±0,01 | — |
| | 0,5 | 1,13±0,04 | — |
| | 1,0 | 1,25±0,02 | — |
| | 3,0 | 0,97±0,05 | — |

Таблица 2

Влияние доз рентгеновских лучей на суммарную длину побегов баклажана, см

| Сорта и гибриды | Дозы облучения, кр | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 0,5 | 1,0 | 3,0 |
| Ереванн 3 | 301±7,0 | 303±6,5 | 335±10,9 | 296±15,8 |
| Ереванн 3 × Long de in panat | 293±1,0 | 345±5,6 | 314±3,6 | 300±8,9 |
| Long frühbe violete | 299±17,6 | 350±8,9 | 342±7,6 | 290±8,1 |
| Ереванн 3 × Long frühbe violete | 243±3,6 | 264±2,3 | 320±14,0 | 373±3,7 |
| Баклажани | 249±6,9 | 277±10,8 | 291±9,5 | 293±9,2 |
| Ереванн 3 × Баклажани | 293±16,0 | 369±8,1 | 388±21,1 | 280±4,6 |

ной побегов почти по всем вариантам опыта наблюдалась довольно четкая корреляция.

Известно, что ионизирующая радиация может ускорить созревание плодов. Для убедительности нами учитывался урожай первых четырех сборов (табл. 3). В результате анализа данных мы пришли к выводу, что облучение не только повышает урожай, но и ускоряет процесс созревания плодов. Так, при облучении семян гибридов Ереван 3× Long de in panat, Ереван 3 × Long frühbe violete и сорта Long frühbe violete дозой 0,5 кр урожай первых четырех сборов превысил контроль в 1,5—2,0 раза.

Таблица 3

Урожай первых четырех сборов баклажана в зависимости от доз облучения

| Сорта и гибриды | Урожай с одного растения (г) при различных дозах облучения, кр | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 0,5 | 1,0 | 3,0 |
| Ереван 3 | 220 | 150 | 350 | 280 |
| Ереван 3 × Long de in panat | 300 | 440 | 470 | 370 |
| Long de in panat | 400 | 350 | 320 | 310 |
| Long frühbe violete | 430 | 620 | 520 | 440 |
| Ереван 3 × Long frühbe violete | 220 | 410 | 400 | 360 |
| Баклажан | 450 | 490 | 330 | 380 |
| Ереван 3 × Баклажан | 550 | 500 | 320 | 470 |

Исследования также показали, что эффект стимуляции проявляется только у поздне- (Ереван 3) и раннеспелых сортов и гибридов (Ереван 3 × Long de in panat, Long frühbe violete, Long de in panat, Ереван 3 × Long frühbe violete), у ультрараннеспелого сорта Баклажан и гибрида Ереван 3×Баклажан он отсутствует.

Таким образом, с помощью предпосевного облучения семян можно значительно повысить урожай и ускорить созревание плодов баклажана. В 1974 году метод предпосевного облучения семян баклажана был проверен в производственных условиях в колхозе Аршалуйс Эчмиадзинского района АрмССР на гибриде Ереван 3×Long frühbe violete. Семена облучались дозой 1 кр и высевались, как и контроль, на площади 0,5 га. С опытного участка был собран урожай в 600 ц/га при контроле 384 ц/га. Прибавка урожая составила 57,6%. Следует отметить, что предпосевное облучение семян баклажана повышает не только общий урожай, но и урожай первых сборов (рис.).

Известно, что ионизирующая радиация может улучшить качество продукции. Анализы показали, что в плодах облученного материала содержание суммы сахаров и витамина С соответственно на 30,8 и 7% было больше, чем в контроле. В количестве же сухих веществ в плодах опытного и контрольного вариантов разницы не обнаружено.

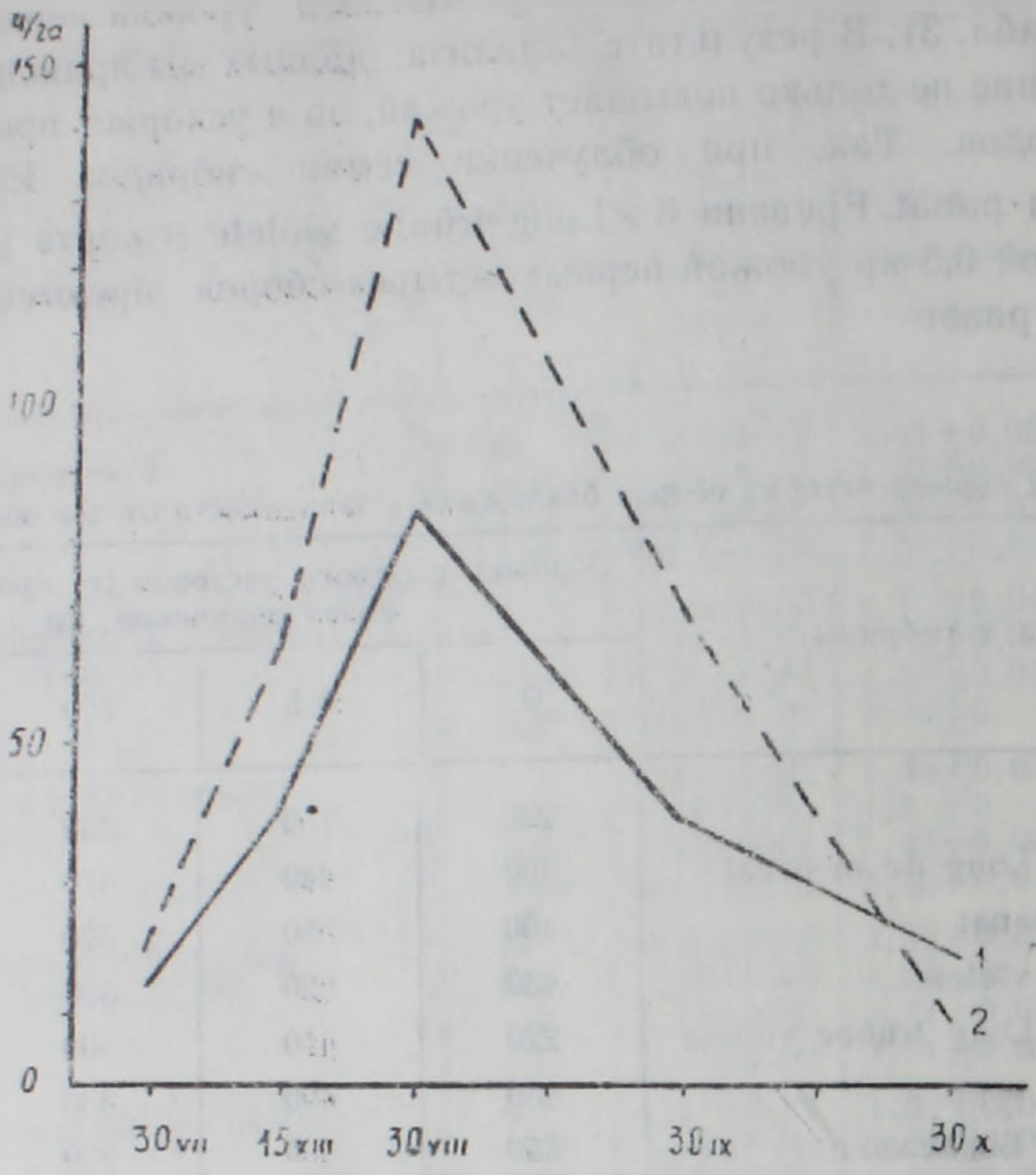



Рис. Динамика плодоношения баклажана в зависимости от облучения семян. На оси абсцисс—даты сборов; на оси ординат—урожай (1—контроль, 2—1 кр).

Таким образом, предпосевное облучение семян в условиях Араратской равнины АрмССР способствует значительному повышению урожая, ускорению созревания и улучшению качества плодов баклажана.

Институт земледелия МСХ АрмССР

Поступило 21.V 1975 г.

Ա. Գ. ԱՎԱԳՅԱՆ, Ս. Պ. ՍԵՄԵՐՋՅԱՆ, Ա. Դ. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ, Ն. Գ. ՆՈՐ-ԱՐԵՎՅԱՆ

## ՍԵՐՄԵՐԻ ՆԱԽԱՑԱՆՔԱՅԻՆ ՃԱՌԱԳԱՅԹՄԱՆ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲԱԴՐԻՋԱՆԻ ԲԵՐՔԱՏՎՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Փորձերը կատարվել են բադրիջանի Օրևանի 3,* Long frühbe violete, Long de in panat *սորտերի և Օրևանի 3×* Long frühbe violete, *Երևանի 3 ×* Long de in panat *հիբրիդային պոպակցաթյունների վրա։ Սերմերը ճառագայթվել են 0,5; 1,0; 3,0 կռ դոզաներով՝ ՐՈՒՄ-11 ռենտգենյան սարքի միջոցով։ Ճառագայթման արդյունավետությունն որոշվել է ցողունների աճման բնույթով և բույսերի բերքատվությամբ։*

*Բերքատվության խթանման բարձր արդյունք է ստացվել Երևանի 3,* Long frühbe violete, *Երևանի 3* × Long frühbe violete, *Երևանի 3* × Long de in panat *սորտերի ու հիբրիդների սերմերը ճառագայթելիս։ Բերքատվության առավել բարձր արդյունք նկատվել է Երևանի 3* × Long frühbe violete *հիբրիդների մոտ, որտեղ բերքի հավելումը կազմել է 61,8%։*

*Ուսումնասիրություններից պարզվել է նաև, որ բազրիջանի սերմերի նախացանքային ճառագայթումը ոչ միայն բարձրացնում է բերքատվությունը, այլև արագացնում պտուղների հասունացման պրոցեսը ու բարձրացնում նրանց որակը։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Кузин А. М., Березина Н. М., Каушанский Д. А., Лысиков В. Н., Рудь Г. Я., Бережной И. Н., Сукач К. И., Калашников А. В., Лавров В. Н., Мартемьянов Ю. А.* Предпосевное гамма-облучение семян сельскохозяйственных культур. М., 1974.
2. *Рудь Г. Я., Березина Н. М., Батыгин Н. Ф., Каушанский Д. А., Лысиков В. Н., Риза-Заде Р. Р., Серебренников В. С., Сукач К. И.* Методические указания по предпосевному гамма-облучению семян сельскохозяйственных растений. Кишинев, 1972.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 576.86

Հ. Մ. ՀԱԽՈՒՆՅԱՆ, Լ. Գ. ՊԵՏՐՈՍՅԱՆ

# ՍՆՆԴԱՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ԿԱԶՄԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՍՊԻՐԱՎՈՐ ՇԱՔԱՐԱՍՆԿԵՐԻ ԼԻՊԻԴԱՊՈՅԱՑՄԱՆ ԻՆՏԵՆՍԻՎՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

*Ուսումնասիրվել է Saccharomyces ցեղի տարբեր տեսակներին պատկանող շտամների լիպիդների սինթեզման հատկությունը՝ ֆոսֆորի, ազոտի և ածխածնի տարրեր քանակներ պարունակող սննդամիջավայրերում։*

*Պարզվել է, որ շաքարասնկերի մոտ ամենից շատ լիպիդներ ստացվում են սննդամիջավայրում C:N-ի 90:1 և C:P-ի 56:1 հարաբերության դեպքում։*

*Միկրոբիոլոգիական սինթեզի ճանապարհով ստացված լիպիդները լայն կիրառում ունեն ժողովրդական տնտեսության տարբեր բնագավառներում։ Նման ճանապարհով ստացված լիպիդներն օժտված են մի շարք արժեքավոր հատկություններով և օգտագործվում են բժշկության մեջ, բարձր որակի օճառների ստացման համար [4], օծանելիքի, լաքաներկման արտադրության մեջ, ինչպես նաև մետալուրգիայում՝ մեքենաները յուղելու, քսուկ պատրաստելու համար [1]։*

*Միկրոբիոլոգիական սինթեզի ճանապարհով լիպիդների ստացման ժամանակ կարևոր նշանակություն ունի միկրոօրգանիզմի աճեցման համար օգտագործվող սննդամիջավայրի կազմը։*

*Միկրոօրգանիզմների լիպիդների սինթեզման ինտենսիվության վրա էական ազդեցություն է թողնում սննդամիջավայրի ֆոսֆորի քանակը, ինչպես նաև ածխածնային սննդաղբյուրի տեսակը [6]։ Ազոտային միացության սակավությունը և ածխածնային սննդաղբյուրի ավելացումը նպաստում է լիպիդների կուտակմանը բջիջներում [3]։*

*Որպես ածխածնային սննդաղբյուր, միկրոբիոլոգիական արդյունաբերության մեջ լայն տարածում է ստացել նավթային-պարաֆինային մնացորդների օգտագործումը սպիտակուցա-ճարպային պրեպարատների ստացման համար [5]։*

*Մեր կողմից ուսումնասիրությունները տարվել են պարզելու սինթետիկ սննդամիջավայրում ազոտի, ֆոսֆորի և ածխածնի տարբեր քանակների ազդեցությունը լիպիդների սինթեզման ինտենսիվության վրա։*

*Նյութը և մեթոդը։ Փորձարկվել են Saccharomyces ցեղի 4 տեսակներ, որոնցից №№ 12, 18, 19, 26, 37, 51 և 89 շտամները պատկանում են S. vini տեսակին, № 46 շտամը՝ S. oviformis-ին, №№ 61 և 94 շտամները՝ S. paradoxus-ին, իսկ №№ 59, 106 և 107 շտամները՝ S. cerevisiae-ին։ Նշված շտամները մեկուսացվել և դասակարգվել են մեր կողմից [2]։ Շաքարասնկային շտամներն աճեցվել են 100 մլ սինթետիկ սննդամիջավայրերում C:N:P-ի տարբեր հարաբերության դեպքում (աղ. 1)։*

*Փորձարկվող շաքարասնկային շտամներով վարակված հեղուկ սննդամիջավայրի տարբերակները պահվել են 26—28° ջերմության տակ, թափահարվել 48 ժամ և 5 օրից հետո, կենտրոնախույս ապարատի միջոցով, շաքարասնկային կենսաղանգվածներն անջատվել են հեղուկից և չորացվել։*

Աղյուսակ 1

*Սինթետիկ սննդամիջավայրի տարբերակների կազմը գ/լ-ով C : N : P-ի տարբեր հարաբերությամբ*

| Սննդամիջավայրի կոմպոնենտները | C : N | | | | | C : P |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | № 1 30 : 1 | № 2 45 : 1 | № 3 60 : 1 | № 4 90 : 1 | № 5 90 : 1 | № 6 56 : 1 |
| $(NH_4)_2SO_4$ | 0,35 | 0,35 | 0,35 | 0.35 | 0,175 | 0,35 |
| $P_2O_5$ | 0.40 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,40 | 0,28 |
| Գլյուկոզ | 10,50 | 15,75 | 21,00 | 31,50 | 15,75 | 15,75 |

*Յուրաքանչյուր տարբերակին ավելացված է նաև գ/լ՝ KCl—0,09; $MgSO_4$—0,009; ավտոլիզատ—3,0։*

*Ստացված շաքարասնկերի չոր կենսազանգվածներում որոշվել է լիպիդների քանակն ացիդբուտիրոմետրիկ մեթոդի մեր կողմից վերամշակված եղանակով։*

**Արդյունքներ և քննարկում:** *Աղ. 2-ի տվյալներից երևում է, որ C:N-ի 30:1 հարաբերության դեպքում (1-ին սննդամիջավայր) ամենից շատ լիպիդ է ստացվում №№ 94 և 107 շաքարասնկային շտամների մոտ, որոնց քանակը չի անցնում 16%-ից։*

*Համեմատած 1-ին սննդամիջավայրի հետ, 2-րդ (C:N—45:1) և 3-րդ (C:N—60:1) սննդամիջավայրերում աճեցրած շաքարասնկերի լիպիդների քանակների մեջ էական տարբերություն չի նկատվում։ Սակայն, փորձարկվող շաքարասնկերի մոտ լիպիդների սինթեզման ինտենսիվության էական տար-*

Աղյուսակ 2

*Սպորավոր շաքարասնկերի լիպիդների քանակը C:N:P-ի տարբեր հարաբերության դեպքում*

| Շտամների №№ | Սննդամիջավայրի տարբերակները | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | C : N | | | | | C : P |
| | № 1 30 : 1 | № 2 45 : 1 | № 3 60 : 1 | № 4 90 : 1 | № 5 90 : 1 | № 6 56 : 1 |
| | Լիպիդները, % | | | | | |
| 12 | 13,0 | 13,5 | 14,0 | 20,0 | 14,0 | 16,0 |
| 18 | 15,0 | 10,0 | 10,0 | 16,0 | 15.5 | 15,5 |
| 19 | 13,0 | 10,5 | 10,0 | 16.0 | 19,0 | 17,0 |
| 26 | 8,0 | 11.0 | 15,0 | 19.0 | 17,0 | 14,0 |
| 37 | 12,0 | 13,0 | 11,5 | 14.0 | 16,0 | 15,5 |
| 46 | 11,0 | 10,5 | 8,0 | 16,0 | 17,5 | 17,0 |
| 51 | 12,0 | 11,0 | 10,0 | 17.0 | 17,0 | 14,0 |
| 59 | 10,0 | 13,0 | 10,0 | 19,0 | 19,0 | 16,5 |
| 61 | 11,0 | 14,0 | 14,0 | 10,0 | 19,0 | 16,0 |
| 89 | 10,0 | 9,5 | 10,0 | 16,0 | 20,0 | 17,5 |
| 94 | 16,0 | 12,0 | 13,5 | 15,0 | 18,0 | 15.5 |
| 106 | 11,0 | 11,5 | 12,5 | 17,0 | 17,0 | 14,0 |
| 107 | 16,0 | 10,0 | 20,0 | 27,0 | 16,0 | 18,0 |

բերություն է նկատվում 4-րդ սննդամիջավայրի օգտագործման ժամանակ, որտեղ ածխածնի քանակն ազոտի համեմատությամբ 90 անգամ ավելի շատ է։ Այս դեպքում, բոլոր փորձարկվող շտամների մոտ նկատվում է լիպիդների քանակի ավելացում (բացառությամբ № 61 շտամի)։ Այսպես, օրինակ, № 107 շտամի մոտ լիպիդների քանակը հասնում է մինչև 27%-ի։

Փորձի արդյունքները ցույց են տվել, որ կան շաքարասնկային շտամներ (հատկապես №№ 12, 26 և 106), որոնց մոտ սննդամիջավայրում ածխածնի քանակի ավելացմանը զուգընթաց բարձրանում է լիպիդների սինթեզման ինտենսիվությունը։

Այսպիսով, այդ շտամների կողմից սինթեզվող լիպիդների և սննդամիջավայրի ածխածնի քանակների միջև գոյություն ունի օրինաչափություն։

Շաքարասնկերի կողմից լիպիդների սինթեզման ինտենսիվության համար կարևոր նշանակություն ունի նաև ֆոսֆորի քանակի փոփոխությունը սննդամիջավայրում։ Ֆոսֆորի քանակի զգալի ավելացումը նպաստում է շաքարի արագ յուրացմանը և նրա լրիվ օքսիդացմանը։ Դրա հետևանքով բջիջներում տեղի է ունենում լիպիդների առաջացման համաչափ դանդաղում։ Ինչպես ցույց են տալիս աղյուսակի տվյալները, սննդամիջավայրում ֆոսֆորի քանակի մոտավորապես 2 անգամ պակասեցումը նպաստում է բոլոր շտամների կողմից լիպիդների սինթեզման ինտենսիվությանը։ Այսպես, օրինակ, եթե սննդամիջավայրում 0,40 գ/լ ֆոսֆորի առկայության դեպքում (տարբերակ 2) լիպիդների քանակը եղել է 9,5—14,0%, ապա 0,28 գ/լ-ի դեպքում (տարբերակ 6) նրանց քանակը հասնում է մինչև 18%-ի։ Նույնանման արդյունք է ստացվում, երբ սննդամիջավայրում ֆոսֆորի փոխարեն փոփոխության է ենթարկվում ազոտի քանակը։

Ինչպես ցույց են տալիս աղ. 2-ի տվյալները, սննդամիջավայրում 0,35 գ/լ ազոտի առկայության դեպքում (տարբերակ 2) շաքարասնկային շտամների կողմից առաջացած լիպիդների քանակն ավելի քիչ է (մինչև 14%), քան 0,175 գ/լ ազոտի դեպքում (մինչև 20%) (տարբերակ 5)։

Այսպիսով, փորձերի արդյունքներից կարելի է եզրակացնել, որ C:N:P-ի հարաբերությունը սննդամիջավայրում կարևոր նշանակություն ունի շաքարասնկերի կողմից լիպիդների սինթեզման ինտենսիվության համար։

Ածխածնի քանակի աստիճանական ավելացումը նպաստում է որոշ շտամների կողմից լիպիդների սինթեզմանը, իսկ ազոտի և ֆոսֆորի քանակների ավելացումը, ընդհակառակը, կասեցնում է այդ պրոցեսը։

ՀՍՍՀ ԳԱ Մանրէաբանության ինստիտուտ

Р. М. АХИНЯН, Л. Г. ПЕТРОСЯН

# ВЛИЯНИЕ СОСТАВА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ЛИПИДООБРАЗОВАНИЯ СПОРОНОСНЫХ ДРОЖЖЕЙ

## Р е з ю м е

У 13 представителей дрожжей рода Saccharomyces, выращенных на синтетических средах с различным содержанием фосфора, азота и уг-

лерода, изучена способность синтезировать липиды. Результаты опытов с 6 различными вариантами сред показали, что липидообразование у дрожжей существенно зависит от содержания указанных компонентов. С увеличением содержания в питательной среде глюкозы интенсивность липидообразования повышается. Наоборот, увеличение содержания фосфора и азота значительно подавляет этот процесс. Наибольшее количество липидов в дрожжевых клетках образуется при росте на среде с соотношением C:N, равном 90, и C:P, равном 56. Из исследованных культур наибольший выход липидов 27% наблюдался у Sacch. cerevisiae, шт. 107 при росте в среде, содержащей 31,5 г/л глюкозы—от сухого веса дрожжей. В питательной среде, содержащей 10,5 г/л глюкозы, выход липидов ни у одного из исследованных штаммов не превышал 16% сухого веса дрожжей.

## ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

1. *Алентьева Е. С., Козлова Л. И., Жданникова Е. Н., Соколов Ю. И.* Кратк. тез. докл. первой конф. 20—21 декабря. 13, М., 1971.
2. *Ахинян Р. М., Петросян Л. Г.* Биологический журнал Армении, 25, 2, 1975
3. *Козлова Л. И., Великославинская О. И., Лаврова И. С., Балабанов В В., Геймал Л. И., Полякова Е. И.* Микробиологический синтез, 14, 5, 1967.
4. *Купчинский П. Д., Нещадим Н. Д., Ржехин В. П.* Микробиологический синтез, 20, 5, 1966.
5. *Лидеман Л. Ф., Юдинцева И. М.* Прикладная биохимия и микробиология, 5, 1, 20, 1969.
6. *Миронова Н. С.* Микробиологическая промышленность, 3, 31, 1971.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 631.461.577.15

Л. А. ХАЧИКЯН, Н. А. ОГАНЕСЯН

# ВОССТАНОВЛЕНИЕ ДВУОКИСИ МАРГАНЦА ПОЧВЕННЫМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Модифицирована методика определения активности $MnO_2$-редуктазы почвенных микроорганизмов. Бактерии, грибы и актиномицеты обладают $MnO_2$-редуктазной активностью, которая в присутствии донаторов водорода осуществляет реакцию восстановления двуокиси марганца в почве.

Усвоение марганца в почве растениями зависит от физических и химических факторов. Наряду с этими факторами, микробиологический является одним из главных, который управляет окислительно-восстановительным потенциалом почвы. Установлено, что растения поглощают марганец, находящийся в почве в двухвалентном состоянии [4, 10, 11, 14, 16]. В результате жизнедеятельности микроорганизмов и их ферментов труднорастворимые формы марганца в почве превращаются в легкорастворимые. Многими исследованиями обнаружено, что микроорганизмы обладают способностью восстанавливать марганец в почве [5, 7, 9, 13, 17, 19].

В ферментативной системе почвы Галстяном [2] установлено действие $MnO_2$-редуктазы (1.6.99..), которая мобилизованный дегидрогеназами водород органических веществ передает кислороду двуокиси марганца, осуществляя реакцию ее восстановления.

Механизм реакции восстановления двуокиси марганца почвенными микроорганизмами сложен и почти не изучен. Настоящая работа посвящена изучению этих процессов.

*Материал и методика.* В лабораторных условиях для бактерий и актиномицетов нами модифицированы агаровые и жидкие среды с $MnO_2$ с компонентами: $KH_2PO_4$—0.5 г; $MgSO_4$—0.2 г; $(NH_4)_2SO_4$—1.0 г; глюкоза—5,0 г; дрожжевой автолизат—2,0 мл; дистиллированная вода—1000 мл. Для грибов: буферная смесь—$NaH_2PO_4$ и $Na_2HPO_4$—0.2 М на 1000 мл; глюкоза—20,0 г; дрожжевой автолизат—2,0 мл (pH 7,0). Перед посевом на 1 л агаровой среды добавляли 3.0 мл молочной кислоты, а на 25,0 мл питательной среды—20.0 мг $MnO_2$. Стерилизацию проводили в автоклаве в течение 20 мин при температуре 116°. В опытах использовали микроорганизмы и новые штаммы культур [50], выделенные из почв Армении и идентифицированные по Красильникову [6] и Гильман [12]. Отобранные культуры являлись факультативно анаэробными.

Количественное определение марганецвосстанавливающей способности микроорганизмов в соответствующих средах и почвах проводили учетом двухвалентного марганца с помощью персульфата аммония, за основу взяв методику Галстяна [2].

Опыты по определению марганецредуктазной активности микроорганизмов ставили с чистыми культурами и при взаимодействии культуры с почвой в факультативно анаэробных (в пробирках) и анаэробных (вакуумных колбах) условиях. Для этой цели разработана следующая методика: в стерильных 100 мл вакуумных колбах помещали

20,0 мг тонкоизмельченной двуокиси марганца, 1 мл культуральной жидкости или 1 г почвы, 2 мл 2%-ой глюкозы, приготовленной на 0,2 М растворе фосфатазного буфера ($Na_2HPO_4 + NaH_2PO_4$), pH 7,0. Перед постановкой опыта в смесь буферов добавляли глюкозу. Воздух из колб эвакуировали при разряжении 10—12 мм рт. ст. Колбы ставили в термостат при 30° на 48 час., контролем служили чистая культуральная жидкость, среды и почва с двуокисью марганца и без нее. После инкубации в колбы добавляли 23 мл свежеприготовленного фосфатного буфера без глюкозы для экстрагирования восстановленного марганца ($NaH_2PO_4$—12,0 г, $N_2HPO_4$—14,0 г на 1000 мл воды). Колбы встряхивали в течение 30 мин и содержимое фильтровали в 100 миллилитровые химические стаканы с меткой. К фильтрату добавляли по 0,5 мл концентрированной $H_2SO_4$ и $H_3PO_4$ (для устранения влияния цветных соединений железа). В качестве катализатора добавляли 1 мл 2% р-ра азотнокислого серебра и 1—3 г персульфата аммония, затем стаканчики нагревали на электроплитке до появления первого пузырька. Добавление персульфата аммония повторяли 3 раза до появления устойчивой окраски, после чего стаканчики охлаждали, доводили до метки дистиллированной водой, встряхивали и фотоколориметрировали прибором ФЭК-М. Использовали 10 мм кюветы и светофильтр с пропусканием волны 500 им. Активность $MnO_2$—редуктазы выражали в мг восстановленного $Mn^{2+}$ на 100 мл культуральной жидкости или на 100 г почвы. Количественный учет восстановленного марганца производили с помощью калибровочного графика, полученного из стандартных растворов марганцевокислого калия. Для этого 16,0 мл 0,1 н раствора $KMnO_4$ переносили в 100 мл мерную колбу и объем доводили дистиллированной водой до метки (1 мл этого раствора содержит 0,11 мг марганца).

*Результаты и обсуждение.* Исследования показали, что в факультативно анаэробных и аэробных условиях в почве происходит восстановление марганца. Активность $MnO_2$ редуктазы обнаружена в основных типах почв. Активное восстановление марганца происходит в гидроморфных почвах, где в результате лугового процесса интенсивно развиваются анаэробные, в частности железо-марганцевые микроорганизмы (табл. 1). Луговая стадия почвообразования характеризуется значительным содержанием железо-марганцевых бактерий и активностью ферриредуктазы и марганецредуктазы. Существует определенная связь между действием железо-марганцевых микроорганизмов и активностью оксидоредуктаз в почве [1, 3, 4].

Таблица 1

Активность восстановления двуокиси марганца в почве

| Тип почвы, местонахождение | Гумус, % | pH, HO | мг $Mn^{2+}$/100 г почвы | |
|---|---|---|---|---|
| | | | активность марганец-редуктазы | подвижный Mn |
| Лугово-черноземная, Вардахпюр | 7,4 | 5,2 | 194 | 36 |
| Луговая дерновая, Арагац | 15,7 | 5,2 | 136 | 27 |
| Коричневая лесная, Иджеван | 7,8 | 6,9 | 127 | 23 |
| Перегнойно-карбонатная лесная, Иджеван | 11,0 | 7,2 | 121 | 24 |
| Бурая лесная, Дилижан | 5,7 | 5,2 | 120 | 22 |
| Чернозем типичный, Раздан | 5,9 | 7,0 | 126 | 20 |
| Лугово-степная, черноземовидная, Семеновка | 13,7 | 6,3 | 114 | 17 |
| Каштановая, Абовян | 3,2 | 7,9 | 95 | 18 |
| Темно-бурая полупустынная, Шаумян | 2,1 | 8,0 | 85 | 11 |
| Лугово-орошаемая бурая, Арташат | 2,2 | 7,9 | 70 | 13 |
| Содовый солончак, Ерасхаун | 0,4 | 9,1 | 24 | 5 |

Опыты показали, что многие виды микроорганизмов, выделенные и идентифицированные из различных типов почв Армении (черноземы, лугово-черноземные, бурые и солончаки), обладают способностью восстанавливать марганец. Наиболее интенсивная марганецвосстанавливающая способность обнаруживается у бактерий родов Bacillus, Pseudomonas. Грибы и актиномицеты в факультативно анаэробных условиях также обладают этой способностью. Было установлено, что чистая культура рода Bacillus восстанавливает 99—120 мг, Pseudomonas—66 мг марганца. Все используемые микроорганизмы обладают марганецвосстанавливающей способностью. У бактерий это свойство выражено сильнее, чем у грибов и актиномицетов, а при взаимодействии культур с почвой бактерии проявляют особенно высокую марганецредуктазную активность, 120—150 $Mn^{2+}$/100 г почвы. Исследования показали также, что новый штамм бактерий (226), выделенный из лугово-черноземной почвы, при взаимодействии с почвой восстанавливает до 240 мг/100 г почвы, а из грибов Asp. niger восстанавливает 77 мг $Mn^{2+}$ (табл. 2).

Таблица 2

Марганецредуктазная активность микроорганизмов в факультативно анаэробных условиях

| Микроорганизмы | $Mn^{2+}$ мг/100 мл | $Mn^{2+}$ мг/100 г почвы | Микроорганизмы | $Mn^{2+}$ мг/100 мл | $Mn^{2+}$ мг/100 г почвы |
|---|---|---|---|---|---|
| | чистая культуральная жидкость | культура с почвой | | чистая культуральная жидкость | культура с почвой |
| Pseudomonas | 66 | 150 | Cladosporium | 29 | 46 |
| Bac. subtilis | 99 | 130 | 282 (шт.) | 58 | 66 |
| Bac. megaterium | 54 | 120 | Act. albus | 14 | 31 |
| Bac. mesentericus | 68 | 120 | Act. griseus | 21 | 34 |
| Bac. mycoides | 85 | 130 | Act. rectus | 15 | 30 |
| Bact. coli | 72 | 110 | 403 (шт.) | 22 | 27 |
| 226 (шт.) | 59 | 240 | Saccharomyces | 15 | 28 |
| Asp. niger | 77 | 73 | Питательная среда | 11 | — |
| Penicillium | 48 | 60 | Почва | — | 25 |
| Stachybotrys | 29 | 60 | | | |

В лабораторных опытах на модифицированных индукционных средах изучалась активность марганецредуктазы как в присутствии кислорода, так и глюкозы и дрожжевого автолизата, который является единственным органическим субстратом в этой среде. Результаты исследований показали, что оптимальное восстановление $MnO_2$ происходит при одновременном присутствии глюкозы и дрожжевого автолизата. Был уточнен также срок инкубации и влияние pH. Бактерии активно восстанавливают марганец при pH 7,0, грибы—при pH 5,5.

В лабораторных опытах особое внимание уделялось условиям определения $MnO_2$-редуктазной активности микроорганизмов и почвы. Процесс восстановления двуокиси марганца более интенсивно протекает в факультативно анаэробных условиях (в пробирках), чем в сугубо анаэробных (в вакуумных колбах), тогда как восстановление $Fe_2O_3$

почвенными микроорганизмами активнее протекает в сугубо анаэробных условиях. Способность микроорганизмов восстанавливать марганец в присутствии или в отсутствие кислорода показывает, что $O_2$ и $MnO_2$ не являются конкурентами в качестве конечных акцепторов электронов в их дыхательной системе. При свободном доступе кислорода бактерии растут и восстанавливают марганец обязательно при наличии в субстрате источника углерода в виде глюкозы, вследствие их факультативно-анаэробной природы. Аналогичные данные получены и при взаимодействии микроорганизмов с почвой.

Опыты с использованием бактериальных клеток Bac. cereus и их индуцированного экстракта показали, что в факультативно анаэробных условиях бактерии активнее восстанавливают марганец, чем их индуцированный экстракт (табл. 3). По-видимому, бактериальные клетки выделяют в культуральную жидкость меньше редуцирующих веществ, чем в период их усиленного размножения. Наши наблюдения показали также, что при пересеве микроорганизмов их способность к редукции марганца слабеет.

Таблица 3

Восстановление $MnO_2$ индуцированными клетками и их экстрактом

| Варианты опыта | Условия определения | |
|---|---|---|
| | факультативно анаэробные | анаэробные |
| Среда + Bac. cereus-a (клетки) + $MnO_2$ | 120 | 20 |
| Среда + Bac. cereus-a (клетки) + $MnO_2$ + почва | 150 | 36 |
| Среда + Bac. cereus-a (экстракт) + $MnO_2$ | 70 | 27 |
| Среда + Bac. cereus-a (экстракт) + $MnO_2$ + почва | 77 | 56 |
| Среда + $MnO_2$ + почва | 32 | 27 |
| Среда + $MnO_2$ | 12 | 5 |

Таким образом, многие почвенные микроорганизмы обладают марганецвосстанавливающей способностью. Среди них споровые бактерии и Pseudomonas обладают особенно высокой активностью и широко распространены в различных типах почв. Этот процесс активно протекает в факультативно анаэробных условиях.

Итак, проведенные исследования показали, что восстановление двуокиси марганца почвенными микроорганизмами осуществляется редуктазной системой ферментов, где действует $MnO_2$-редуктаза (восстановленный НАД (Ф)—$MnO_2$-оксидоредуктаза). Следовательно, для микроорганизмов $MnO_2$ может служить акцептором водорода и электронов, способствующих трансформации и миграции марганца в почве для питания растений.

Институт почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР

Поступило 21.IV 1975 г.

Լ. Ա. ԽԱՉԻԿՅԱՆ, Ն. Ա. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

# ՄԱՆԳԱՆԻ ԵՐԿՕՔՍԻԴԻ ՎԵՐԱԿԱՆԳՆՈՒՄԸ ՀՈՂԱՅԻՆ ՄԱՆՐԷՆԵՐԻ ԿՈՂՄԻՑ

## Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Հայաստանի տարբեր հողատիպերից անջատված մանրէների մոտ հայտնաբերվել է մանգան երկօքսիդի վերականգնման ունակություն։ Ապացուցվել է, որ սպորավոր բակտերիաները, Pseudomonas ցեղի ներկայացուցիչները և սնկերից Asp. niger-ը ունեն մանգաներկօքսիդոռեդուկտազայի բարձր ակտիվություն։ Մանգան երկօքսիդի վերականգնման պրոցեսն ավելի ակտիվ է ընթանում ֆակուլտատիվ անաերոբ պայմաններում։*

*Մանգան երկօքսիդի վերականգնման ռեակցիան մանրէների կողմից իրականանում է օքսիդառեդուկտազային դասի ֆերմենտների օգնությամբ, որտեղ գործում է $MnO_2$-ռեդուկտազան։ Հետևաբար, հողային մանրէների համար մանգան երկօքսիդը կարող է ծառայել, որպես ջրածնի ակցեպտորօքսիդավերականգնվող պրոցեսներում։*

*Սույն հետազոտությունների հիման վրա մոդիֆիկացված է մանրէների մանգաներկօքսիդոռեդուկազա ֆերմենտի ակտիվության որոշման մեթոդ, որի կիրառումը պրակտիկայում կօգնի բացահայտելու մանգանի ձևափոխությունները և տեղաշարժը հողում։*

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Галстян А. Ш., Оганесян Н. А.* ДАН АрмССР, 55, 5, 1972.
2. *Галстян А. Ш.* ДАН АрмССР, 56, 2, 1972.
3. *Галстян А. Ш., Хачикян Л. А., Оганесян Н. А.* Биологический журнал Армении. 26. 12. 1973.
4. *Галстян А. Ш., Авунджян З. С.* Тр. X междунар. конгр. почвоведов, 3, 1974.
5. *Гроздинская К. А.* Микроэлементы в жизни растений, животных и человека. Киев, 1964.
6. *Красильников Н. А.* Определитель бактерии и актиномицетов. М.—Л., 1949
7. *Перфильев Б. В., Габе Д. Р.* Роль микроорганизмов в образовании железо-марганцевых озерных руд. М.—Л., 1964.
8. *Трошанов Э. П.* Микробиология. 37, 634, 1968.
9. *Barea J. M., Olivaris J., Aguilar A., Callao V.* Agrochimica, 15, 4—5, 1971.
10. *Bromfield S. M.* Plant soil, 16. 147, 1958.
11. *Dommerges J., Mangenot F.* Ekologie microbioenna du sol, Paris, 1970.
12. *Gilman J. G.* A manual of soil fungi. The Lowe state College. Press Amer., Lowe, 1945.
13. *Ehrlich H. L.* Biochemistry, 2, 1971.
14. *Mann P. J. G., Quastel J. H.* Nature, 158, 4005, 1946.
15. *Mulder E. G., Gerretsten F. C.* Advances in Agron, 4, 221, 1952.
16. *Pandeca N. K.* Chem. Abstract., 73. 550, 698, 1970.
17. *Trimble R. B., Ehrlich H. L.* Appl. Microbiology, 16, 695, 1958.
18. *Trimble R. B., Ehrlich H. L.* Appl. Microbiology, 19, 966, 1970.
19. *Sherman G. D., Harmer P. M.* Soil sci soc., Amer. Press, 7, 398, 1943.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 581.331.2

Д. П. ЧОЛАХЯН, С. А. САРКИСЯН, Л. Х. АБРАМЯН

# ИЗУЧЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ФЕРТИЛЬНЫХ И СТЕРИЛЬНЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН У CYDONIA OBLONGA MILL

Установлено, что фертильные пыльцевые зерна имеют хорошо развитую цитоплазму и клеточные органоиды: эндоплазматический ретикулум, рибосомы, пластиды, диктиосомы, сферосомы. В ультраструктуре стерильных пыльцевых зерен обнаружен ряд нарушений цитоплазмы и клеточных органоидов, что обусловлено нарушениями, происходящими в процессе спорогенеза

Стерильность пыльцевых зерен в подсемействе Maloideae распространенное явление. В литературе имеются данные о генетических свойствах пыльцевых зерен и морфологических изменениях, происходящих в период их формирования, а также о различиях между фертильными и стерильными пыльцевыми зернами [3, 6, 10, 11]. Однако сведения о специфичности ультраструктуры пыльцевых зерен представителей этого подсемейства весьма ограничены, они касаются в основном спородермы рода Malus и Pyrus [4, 5].

Ультраструктурой спородермы пыльцевых зерен у представителей многочисленных семейств покрытосеменных в условиях АрмССР занимались Агабабян и Заварян [1, 2].

Цель нашего исследования заключалась в выявлении специфичности ультраструктуры фертильной и стерильной пыльцы айвы.

Пыльники айвы специфичны тем, что в них, наряду с фертильными, встречаются также многочисленные стерильные пыльцевые зерна. Между фертильными и стерильными пыльцевыми зернами айвы бывают не только морфологические, но и генетико-физиологические различия. Немало и таких пыльцевых зерен, которые морфологически не отличаются от фертильных, но их неполноценность выявляется впоследствии, при гаметогенезе и превращении в мужской гаметофит. В большинстве случаев у айвы стерильные пыльцевые зерна мелкие, сморщенные, без пор [3, 6, 10, 11].

Относительно ультраструктуры Cydonia oblonga Mill в известной нам литературе сведений нет.

*Материал и методика.* В 1968—1975 гг. нами был проведен ряд работ по выяснению ультраструктуры двух сортов айвы: Арарати 1 и Ереван 12. Материал брали из Паракарской базы НИИВВиП. Уточнены методические вопросы фиксации и заливки в метакриловые смолы, связанные со специфичностью пыльцы данного рода. Для изучения ультраструктуры пыльцевых зерен бутоны разной стадии зрелости фиксировали 6-процентным глютаральдегидом с последующей дофиксацией 2-процентным $OsO_4$ по методу Чеботаря и Колфильда в нашей модификации. Заливку проводили в смеси бу-

тил и метил метакрилатов с перекисью бензоила в качестве катализатора. Ультратонкие срезы толщиной 250—350 А° были получены на ультратоме УМТП-2. Срезы изучались в электронном микроскопе JEM-T7 при инструментальном увеличении 15—20 тысяч раз.

*Результаты и обсуждение.* У фертильной и стерильной пыльцы айвы в архитектуре экзины не было особых различий. Различия выявились в размере, форме, в уменьшении количества цитоплазмы, а также в органоидах пыльцы. Было установлено, что цитоплазма пыльцевых зерен айвы окружена цитоплазматической мембраной, которая имеет трехслойное строение. Она состоит из двух осмиофильных и одного осмиофобного слоя. В цитоплазме фертильных пыльцевых зерен айвы уже на ранних стадиях развития появляются мелкие вакуоли. Они меньше по количеству и мельче размером в молодых пыльцевых зернах. Со зрелостью пыльцевых зерен размер и количество вакуолей увеличиваются, и они группируются; большей частью они овальные или округлые (рис. 1). А в цитоплазме стерильных пыльцевых зерен вакуоли многочисленны уже на ранней стадии их развития. В зрелых пыльцевых зернах цитоплазма разрушается и остаются скопления вакуолей (рис. 2).

В литературе имеется ряд данных о ядрах пыльцевых зерен кукурузы [8] и у Clivia miniata [13] на различных стадиях развития, у которых между генеративным и вегетативным ядрами часто видны плазматические мембраны. Ядерная мембрана и эндоплазматический ретикулум иногда соединены между собой. Тонкая нуклеоплазма имеет хорошо выраженные хромоцентры и ядерную мембрану толщиной 110 А° с порами.

В пыльцевом зерне Helleborus foetidus [16] отмечалось постепенное уплотнение хроматина ядра. В вегетативной клетке обнаружено много органелл, в том числе крупные пластиды с зернами крахмала, чего нет в генеративной клетке. У молодых микроспор Capsicum annuum L. ядро и ядрышко представляют нормальную структуру [17].

В наших исследованиях в ядрах фертильных пыльцевых зерен айвы видны хромоцентры, но ядрышки не дифференцируются. Ядра окружены оболочкой, которая прерывается в местах ядерных пор (рис. 3). У двух ядерных мужских гаметофитов по ультраструктуре ядра особенно не отличаются друг от друга. Они имеют хорошо развитую оболочку с порами. У стерильных пыльцевых зерен ядра не обнаружены.

Нами установлено, что у фертильных пыльцевых зерен айвы довольно сильно развиты элементы гранулярного эндоплазматического ретикулума и рибосомы, которые часто группируются, образуя полисомы. В пыльцевых зернах айвы рибосомы часто образуют линейно расположенные структуры (рис. 5). В отличие от фертильных, стерильные пыльцевые зерна в цитоплазме не имеют развитого эндоплазматического ретикулума.

Основное вещество цитоплазмы с довольно развитой эндоплазматической сетью было обнаружено также у фертильных пыльцевых зерен Armeria sibirica, Armeria maritima, Capsicum annuum L. [14, 17].

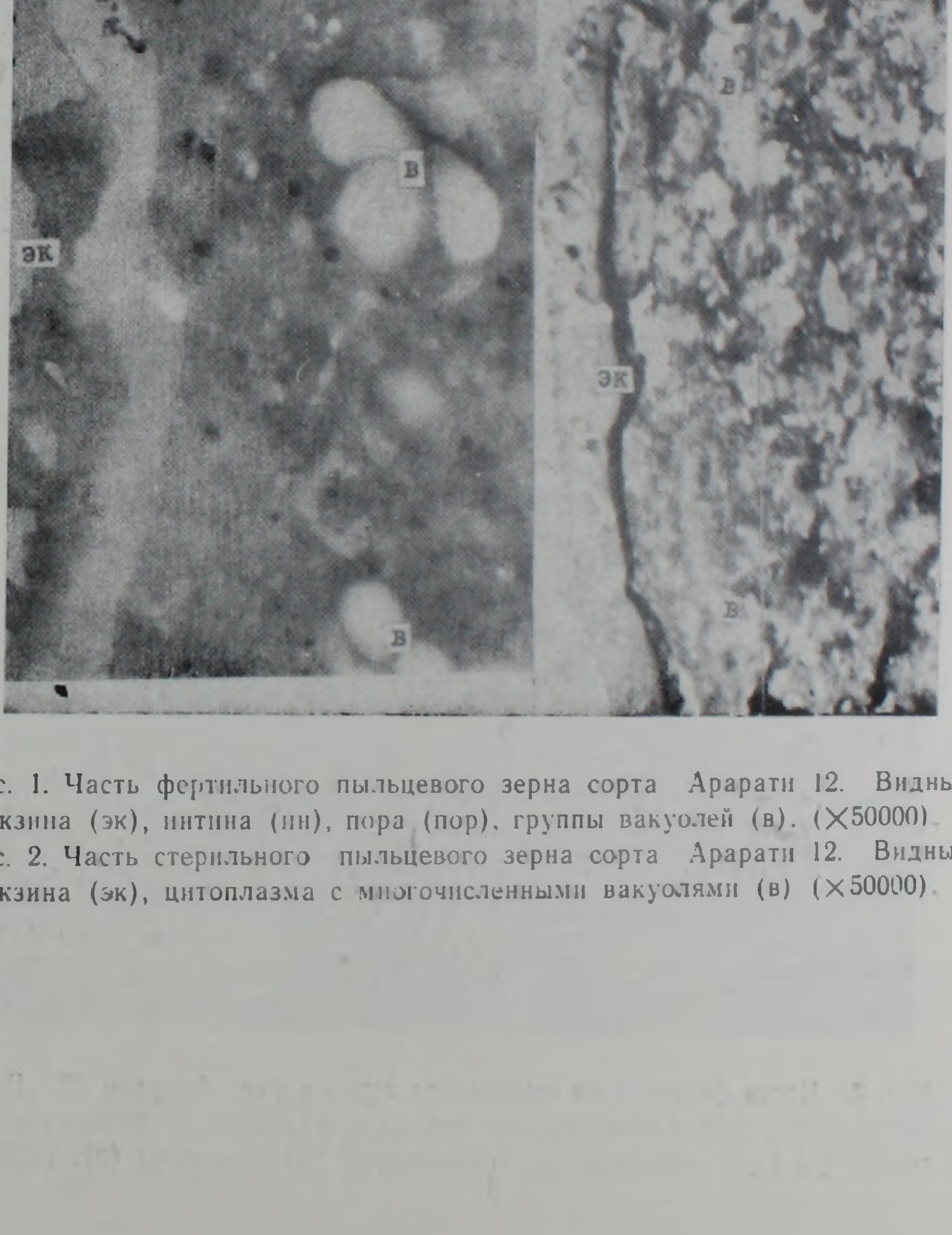



Рис. 1. Часть фертильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны: экзина (эк), интина (ин), пора (пор), группы вакуолей (в). (×50000)

Рис. 2. Часть стерильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны экзина (эк), цитоплазма с многочисленными вакуолями (в) (×50000).

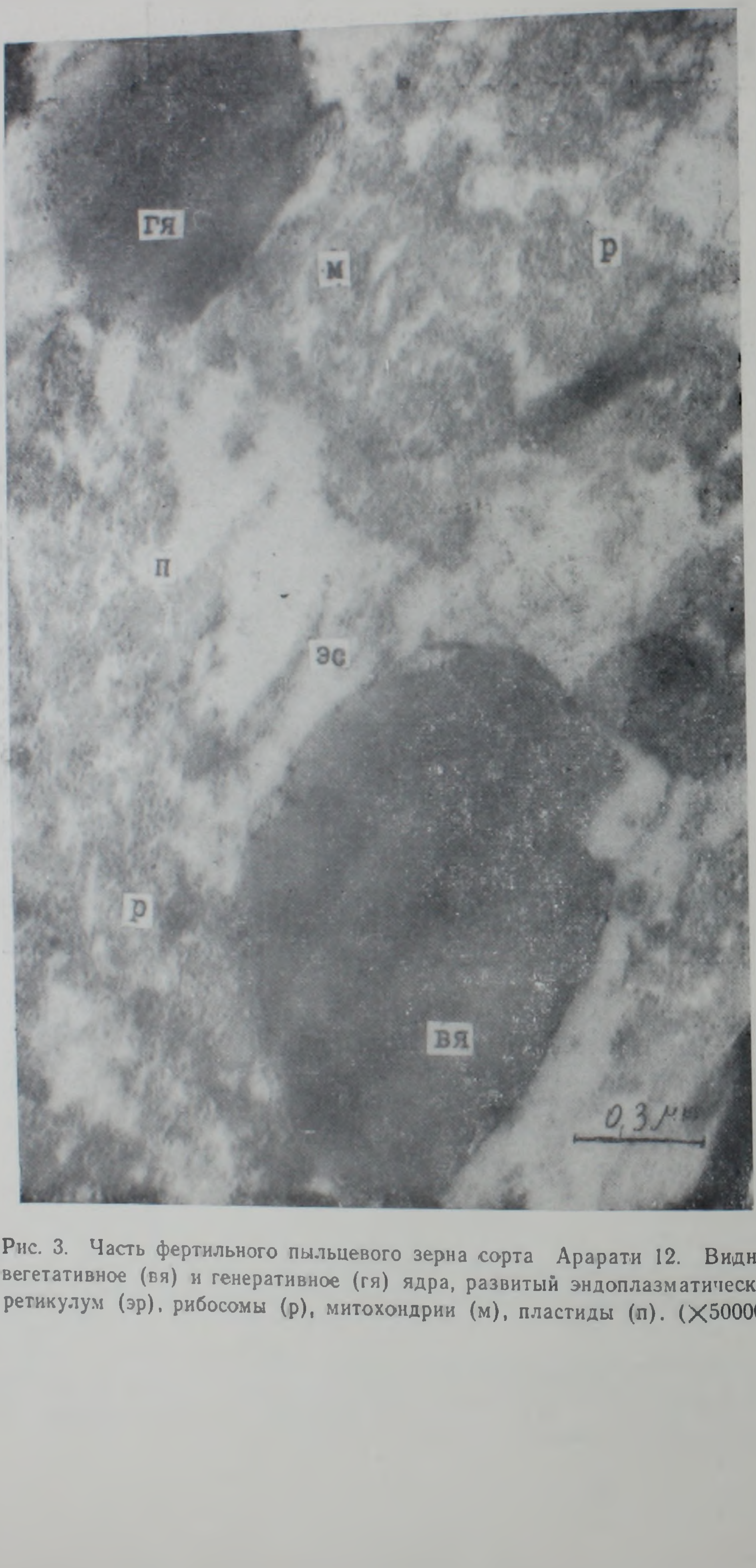



Рис. 3. Часть фертильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны: вегетативное (вя) и генеративное (гя) ядра, развитый эндоплазматический ретикулум (эр), рибосомы (р), митохондрии (м), пластиды (п). (×50000).

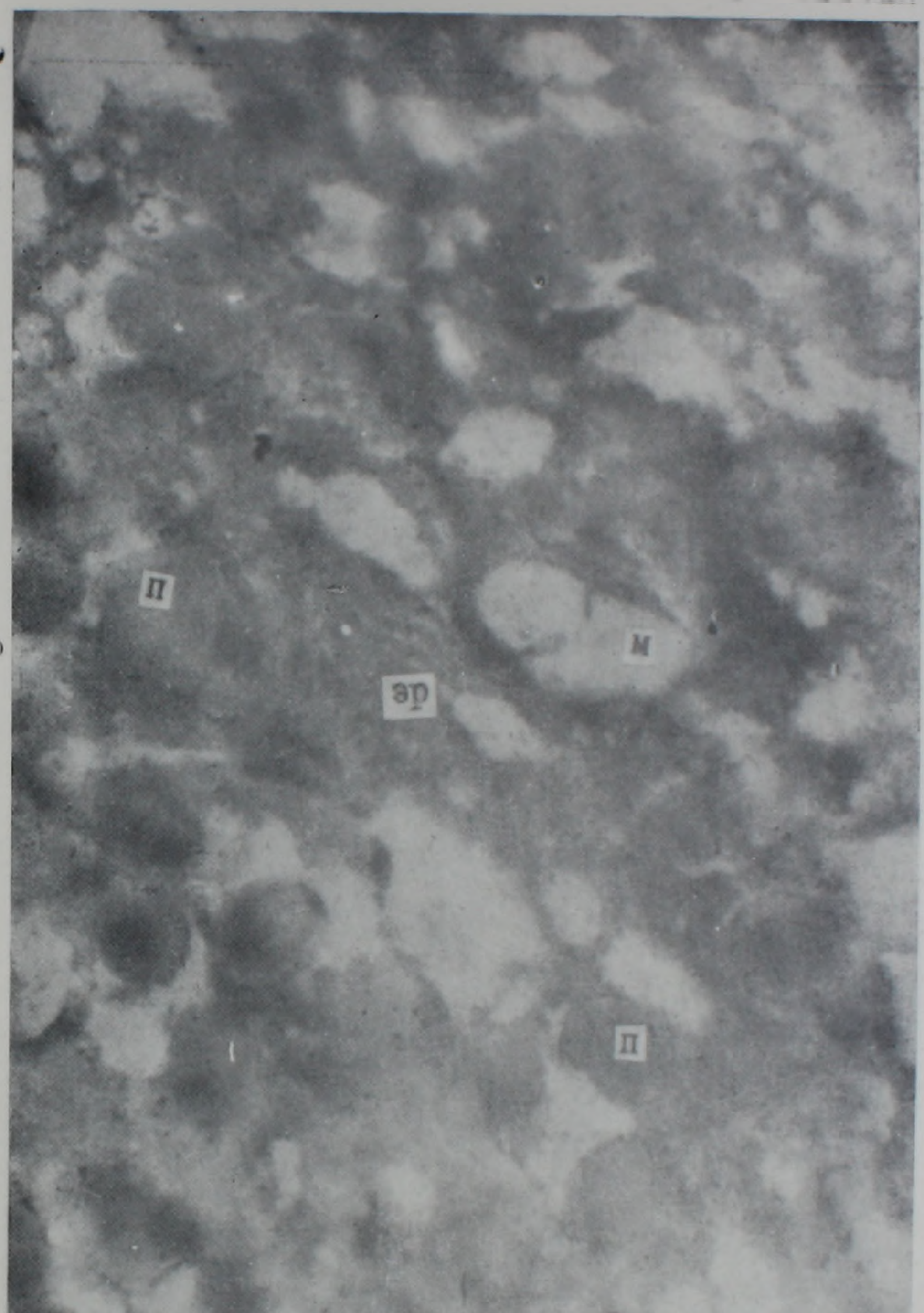



Рис. 4. Часть фертильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны: многочисленные пластиды (п), митохондрии (м), эндоплазматический ретикулум (эр) (×45000).

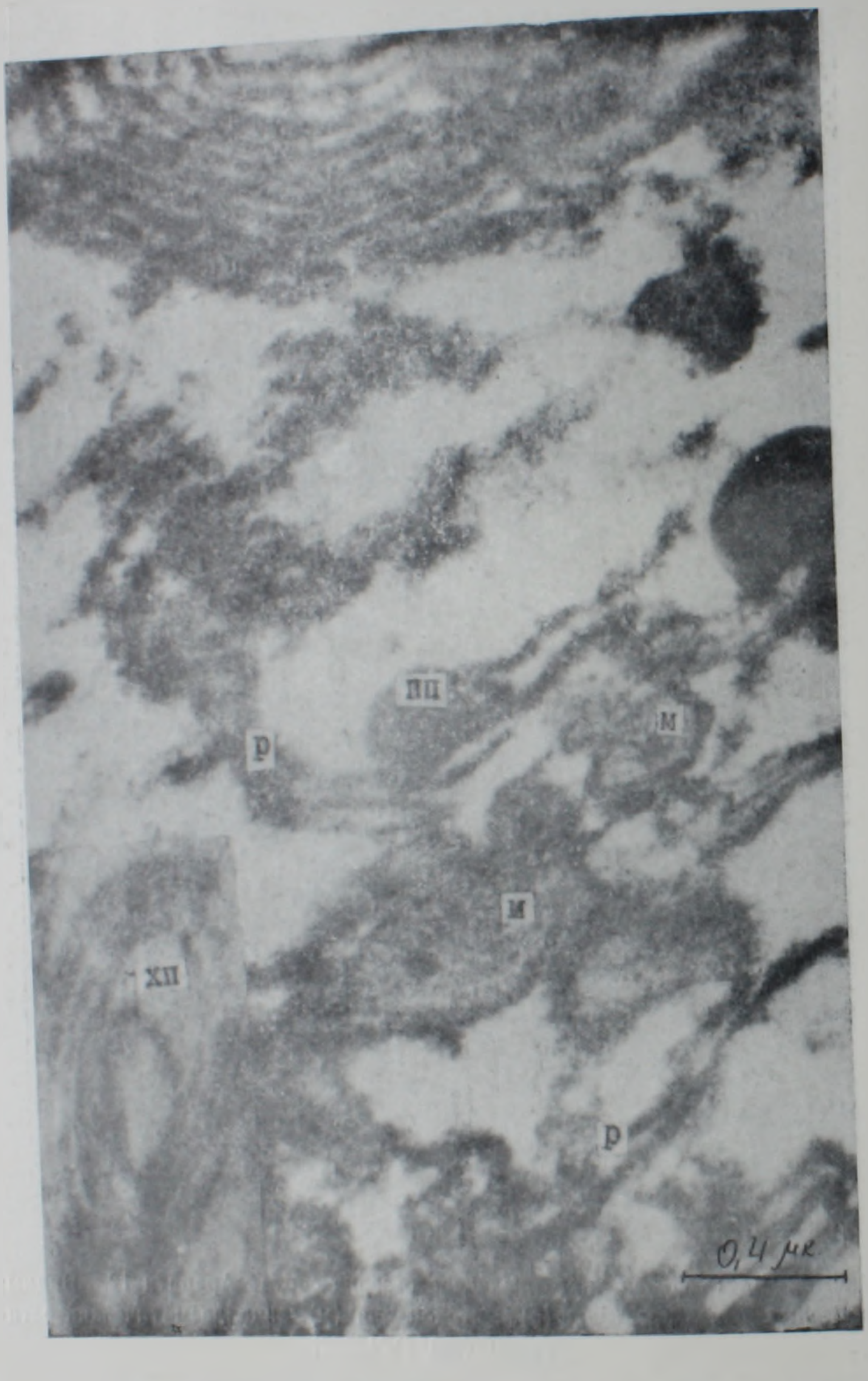



Рис 5. Часть фертильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны: митохондрии (м), пропластиды (пп), хлоропласты (хп), рибосомы (р), диктиосомы (дс), эндоплазматический ретикулум (эр), (×45000).

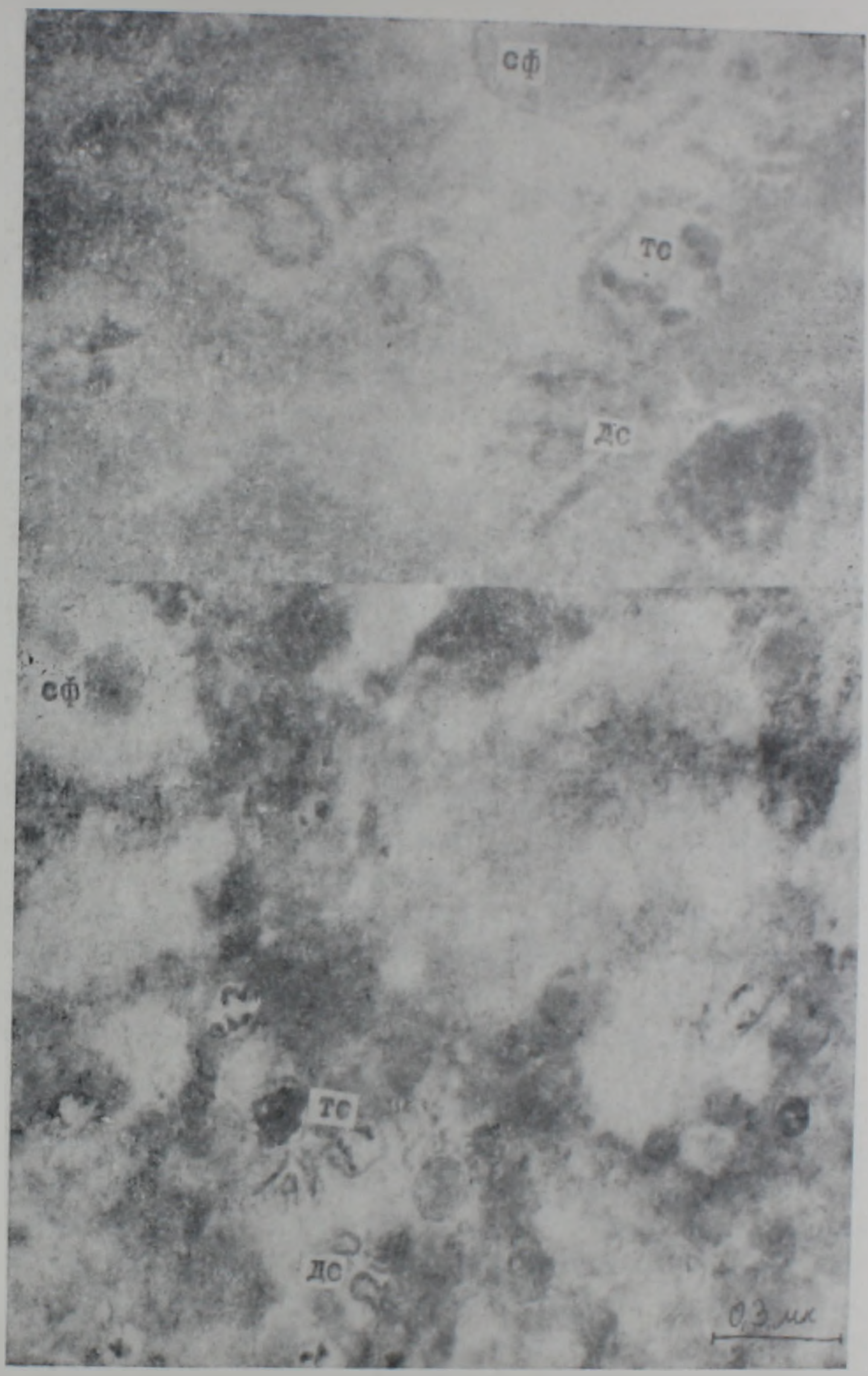



Рис. 6. Часть фертильного пыльцевого зерна сорта Арарати 12. Видны: сферосомы (сф), транслосомы (тс), диктиосомы (дс), (×56000).

По данным Турбина [8], у фертильных линий кукурузы микроспороциты имеют хорошо развитое основное вещество цитоплазмы и эндоплазматическую сеть с рибосомами. Однако у микроспоронитов стерильных форм, по сравнению с фертильными, в основном веществе цитоплазмы встречается большое количество вакуолей, и эндоплазматическая сеть слабо развита.

Особое место в цитоплазме пыльцевого зерна айвы занимают митохондрии. У стерильных пыльцевых зерен, имеющих сморщенную структуру, митохондрии нами не обнаружены. Цитоплазма в них находилась на стадии разрушения, а органоидов не было. В цитоплазме фертильных пыльцевых зерен айвы митохондрии, находящиеся на различных стадиях развития, имели различную ультраструктуру (рис. 4. 5). Так, у молодых пыльцевых зерен кристы митохондрий были плохо развиты (рис. 4). Сравнительно больше крист имелось в митохондриях зрелых пыльцевых зерен (рис. 5). Межкристное пространство митохондрий было заполнено гранулярным матриксом, который по мере дифференциации клетки становился плотным; количество крист возрастало. Гранулы, расположенные в матриксе митохондрий, в настоящее время рассматриваются как рибосомы, имеющие строение и функции, аналогичные рибосомам цитоплазмы.

Обнаружены также пыльцевые зерна, морфологически не отличающиеся от фертильных пыльцевых зерен, митохондрии которых были крупными, но кристы в них оказались неразвитыми, они имели внутри себя как бы вакуоли. Таким образом, в цитоплазме фертильной и стерильной пыльцы наблюдалось значительное различие между митохондриями. Возможно, это связано с общим нарушением ядра и цитоплазмы стерильных пыльцевых зерен, которые либо сморщены, либо сильно вакуолизированы или разрушены.

Ряд аналогичных данных имеется в отношении других растений [13. 14, 17].

В цитоплазме пыльцевых зерен Armeria maritima были также обнаружены многочисленные митохондрии [14]. У пыльцевых зерен Capsicum annuum L. митохондрии имели многочисленные кристы [17]. В отношении пыльцевых зерен Clivia miniata установлено, что когда цитоплазма богата митохондриями, эндоплазматического ретикулума не видно [13]. Однако у микроспоронитов стерильных форм кукурузы, по данным Турбина [8], крупные, разбухшие митохондрии неправильной формы, внутри которых еще сохранились остатки крист. Встречается значительное число образований типа митохондрий, для которых характерна вакуолизация, что вносит некоторый дефект в структуру: нарушается также процесс их самообновления в клетке.

С помощью электронного микроскопа особенно отчетливо выявляется ультраструктура хлоропластов с хорошо развитой ламеллярной структурой у фертильных пыльцевых зерен. (рис. 5). Пропластиды и лейкопласты окружены двойной поверхностной мембраной, каждая из которых имеет толщину примерно 100 А°. Пластиды имеют округло-

эллипсовидную форму и расположены в цитоплазме неравномерно. В отличие от фертильных, в цитоплазме стерильных пыльцевых зерен пластиды не были обнаружены.

О наличии пластид в цитоплазме пыльцевых зерен различных растений в литературе также имеются некоторые данные [9, 16, 17]. Выяснено, например, что у пыльцевых зерен кукурузы и Capsicum annuum L. [9] пластиды в цитоплазме не имеют ламеллярную систему и находятся в состоянии пропластид [17]. У пыльцевых зерен Helleborus foetidus [16] с наступлением вакуолизации появляются крупные амилопласты. У пыльцевых зерен 8-и видов Campanulla были обнаружены тела, сходные по морфологическим и химическим свойствам с элайопластами, которые то появляются, то исчезают в плазме в определенные фазы развития пыльцевых зерен [15].

На ультратонких срезах фертильных пыльцевых зерен айвы нами был обнаружен аппарат Гольджи в виде развитых цистерн диктиосом (рис. 5), которые в отдельных участках цитоплазмы имели структурную связь с вакуолями, элементами эндоплазматической сети и с транслосомами (рис. 6). Диктиосомы представляют собой уплощенные мешки, цистерны, пузыри неправильной формы, ограниченные мембраной. Толщина мембран элементов диктиосом составляет примерно 100 Å. На отдельных участках цитоплазмы элементы диктиосомы не связаны с другими органоидами.

Довольно развитый аппарат Гольджи был обнаружен также в микроспороцитах фертильной линии кукурузы [8, 9]. А у Capsicum annuum L. с развитием пыльцевого зерна в некоторых частях периферии цитоплазмы наблюдалось связывание диктиосом с пузырьками и тяжами эндоплазматической сети [13].

Как и у спороцитов фертильных линий кукурузы, в фертильных пыльцевых зернах айвы отмечается наличие многочисленных сферосом (рис. 6). Их количество уменьшается у стерильных линий [8].

С помощью метода ультратонких срезов нами было установлено, что в пыльцевом зерне айвы содержатся толстостенные гранулы, которые по своей структуре, форме и связи с эндоплазматической сетью (рис. 6) напоминают гранулы, описанные у других клеток и названные транслосомами [7]. Известно, что транслосомы постепенно подвергаются деструкции, утрачивают форму, и их содержимое в виде глыбок располагается по периферии вакуоли. Иногда эти глыбки образуют скопления более крупных размеров. Можно присоединиться к мнению других исследователей относительно функциональной роли транслосом, которая выражается в накоплении и транспорте клеточных метаболитов в вакуоль [7]. Таких транслосом не было в цитоплазме стерильных пыльцевых зерен айвы. Почему-то в работах других исследователей не встречаются данные о транслосомах. По-видимому, они не обратили внимания на них или может быть в их объектах таких гранул не было.

Таким образом, наличие всех жизненно важных органоидов в цитоплазме фертильных пыльцевых зерен айвы и отсутствие их или слабое развитие в цитоплазме стерильных пыльцевых зерен показывает, что, видимо, их развитие связано с генетическим аппаратом, ибо стерильные пыльцевые зерна у айвы, как показали данные [6, 10], появляются в основном при нарушении мейоза, в результате изменения количественного состава хромосомного набора. На наш взгляд, особое внимание необходимо обратить на жизнедеятельность таких основных органоидов, как митохондрии, нарушение которых, видимо, приводит к уменьшению микроэнергетического запаса пыльцевого зерна, а также к неразвитости рибосом и эндоплазматической сети, вследствие чего синтез белка не происходит [12].

Пыльцевое зерно является сложной структурой, нормальное протекание процессов в нем возможно при комплексной работе всех органоидов, которые и определяют функциональную деятельность этой клетки, обеспечивающей столь важные процессы в жизни растений, как опыление, оплодотворение и восстановление диплоидной фазы существования данного растения.

Ереванский государственный университет,
лаборатория электронной микроскопии

Поступило 7.IV 1975 г.

Գ. Պ. ՉՈԼԱԽՅԱՆ, Ս. Ա. ՍԱՐԳՍՅԱՆ, Լ. Խ. ԱԲՐԱՀԱՄՅԱՆ

## Cydonia oblonga Mill-*ի* ՖԵՐՏԻԼ ԵՎ ՍՏԵՐԻԼ ՓՈՇԵՀԱՏԻԿՆԵՐԻ ՈՒԼՏՐԱՍՏՐՈՒԿՏՈՒՐԱՅԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

### Ամփոփում

*Հետազոտվել է սերկևլենու Արարատ 1 և Երևանի 12 սորտերի ֆերտիլ և ստերիլ փոշեհատիկների ուլտրաստրուկտուրան։ Պարզվել է, որ ֆերտիլ և ստերիլ փոշեհատիկների հիմնական տարբերությունը կապված է ֆերտիլ փոշեհատիկների բջջապլազմայի և բջջային օրգանոիդների նորմալ զարգացման և ստերիլ փոշեհատիկներում դրանց քայքայման կամ թերի զարգացման հետ։*

*Ֆերտիլ փոշեհատիկներում լավ զարգացած է գրանուլյար էնդոպլազմատիկ ցանցը, որտեղ ռիբոսոմները մեծ մասամբ դասավորված են գծային ձևով։ Միտոքոնդրիաները գտնվում են զարգացման տարբեր փուլերում։ Փոշեհատիկների վաղ և ուշ զարգացման փուլերում կա մեծ բազմազանություն միտոքոնդրիաների ներքին կառուցվածքի մեջ։ Կրիստները լավ են զարգացած ֆերտիլ փոշեհատիկների հասուն շրջանի միտոքոնդրիաներում։ Ստերիլ փոշեհատիկներում բջջապլազմայի քայքայման, մեծ չափով վակուոլիզացիայի և բջջային օրգանոիդների թույլ ձևավորման ու քայքայման հետևանքով հնարավոր չէր տալ նրանց ուլտրակառուցվածքը։*

*Սերկևլենու ֆերտիլ և ստերիլ փոշեհատիկների ուլտրակառուցվածքում եղած տարբերությունները հետևանք են սպորոգենեզի ընթացքում կորիզում տեղի ունեցող զարգացման նորմալ ընթացքի շեղումների, որոնք ուղղակի ձևով ազդում են միկրոսպորների և արական գամետոֆիտի գործունեության և ներքին կառուցվածքի վրա։*

## ЛИТЕРАТУРА


1. *Агабабян В. Ш.* В сб.: Морфология пыльцы и спор растений. М., 1973.
2. *Агабабян В. Ш., Заварян З. Л.* Биологический журнал Армении, 2, 25, 1974.
3. *Габриелян-Бекетовская А.* Айва АрмССР, Ереван, 1957.
4. *Гревцова Н. А., Мейер Н. Р.* Вестн. Моск. ун-та (биолог. почвовед), 3, 1972.
5. *Гревцова Н. А.* Автореф. канд. дисс., М., 1974.
6. *Руденко И. С.* Цитология и генетика, 2, 4, 1968.
7. *Саляев Р. К.* Поглощение веществ растительной клеткой. М., 1969.
8. *Турбин Н. В.* ДАН СССР, 191, 5, 1970.
9. *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев, 1972.
10. *Чолахян Д. П., Самеелян Г. Е., Акопян Дж. И.* Биологический журнал Армении, 23, 12, 1970.
11. *Чолахян Д. П.* Тез. докл. научн. конф. по генетике и генетическим основам селекции, посв. 50-летию образования Советского Союза, Ереван, 1972.
12. *Чолахян Д. П., Саркисян С. А., Торчян Н. Х.* Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Л., 1975.
13. *Gulllvag Barbro.* Grana pallynol, 3, 1964.
14. *Erdtman G.* Grana pallynol, 3, 1966.
15. *Gorska Brylass.* Elajoplasty Acta. Sos. bot. Pollon, 3, 409, 1962.
16. *Echlin P.* Cell. Sci. 11, 1, 1972.
17. *Tarnavschi J. T., Ciobanu J. R.* Stund. sicerc. biol. Ser. bot. 23, 5, 1971.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 581:582,572.232

А. П. МЕЛИКЯН, К. Г. АВАКЯН

# СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ И ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АРМЯНСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА FRITILLARIA L.

Приводятся данные анатомического строения семенной кожуры, стебля и описание оболочек пыльцевых зерен армянских видов рябчиков. Установлено, что на территории Армянской ССР произрастает 4 вида Fritillaria. Проведенное исследование подтверждает самостоятельное существование вида F. armena Boiss., который по ряду признаков является довольно специализированным.

Виды рода Fritillaria—геоэфемероиды, широко распространенные в Северном полушарии. По последним данным, на Кавказе произрастает 8 видов этого рода. Армянские виды рябчиков встречаются в основном в среднем и верхнем горном поясах, на опушках верхней границы лесов, полянах, в субальпийской и альпийской зонах.

Из видов рода Fritillaria, распространенных в Армении, спорным является существование F. armena Boiss. как самостоятельного вида, ибо по внешним признакам представители его проявляют большое сходство с F. caucasica Adam.

Одни авторы [2] отрицают существование этого вида, другие [1] утверждают обратное. Согласно Мищенко [4], F. caucasica является производной формой от F. armena или «формой, образовавшейся от общего ксерофитного предка».

Цель нашей работы состояла в выяснении путем сравнительно-анатомического изучения видов Fritillaria, произрастающих в Армении, объема этого рода на территории республики. Нами исследовались анатомическое строение стебля, семенной кожуры и оболочка пыльцевых зерен. Изучение внешнего строения растений позволило также сделать некоторые добавления к морфологическому описанию этих видов, приводимых во «Флоре СССР» [5].

Материал для исследований был собран в разных районах Армении: Кироваканском, Азизбековском, Аштаракском, Абовянском, а также был взят из гербария БИН АН АрмССР (ERE) и кафедры высших растений Ереванского государственного университета (EREU).

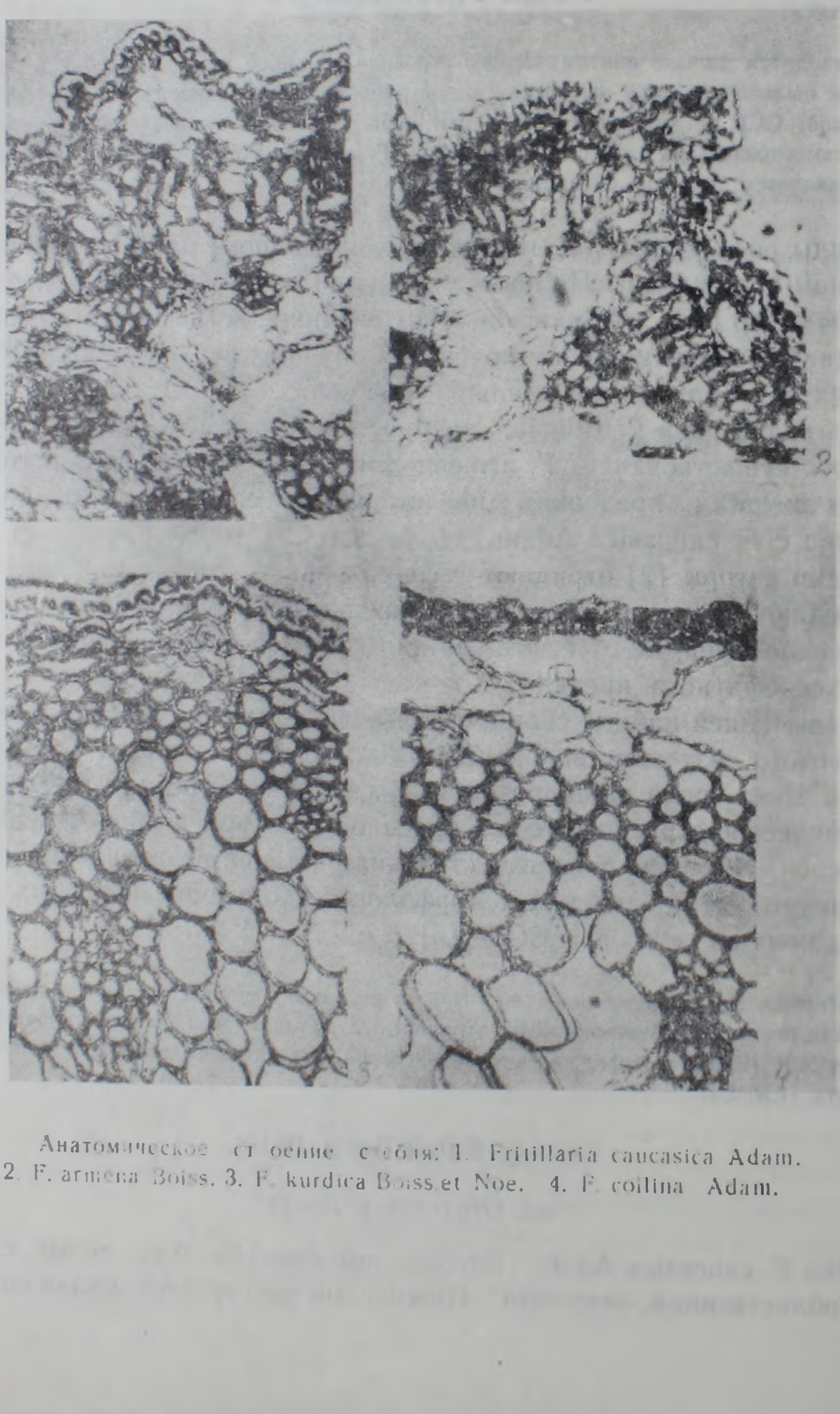
## Секция **Eufritillaria Boiss.**

### Ряд *Olostyleae Boiss.*

Вид F. caucasica Adam. Стебель высотой 14—40 см, голый, с середины облиственный, округлый. Нижние листья стеблеобъемлющие, оче-

редные, продолговато-овальные, верхние сидячие или стеблеобъемлющие, узколанцетные. Цветки одиночные, колокольчатые, поникшие. Околоцветник фиолетово-винно-красный, снаружи сизый, без шахматного рисунка; доли околоцветника длиной 20—30 мм со многими жилками. Тычинки короче околоцветника. Тычиночные нити голые, столбик цельный с трехлопастным рыльцем. Нектарники узкие. Коробочка продолговато-овальная, длиной до 2-х см. Луковица белая до 2-х см в поперечнике.

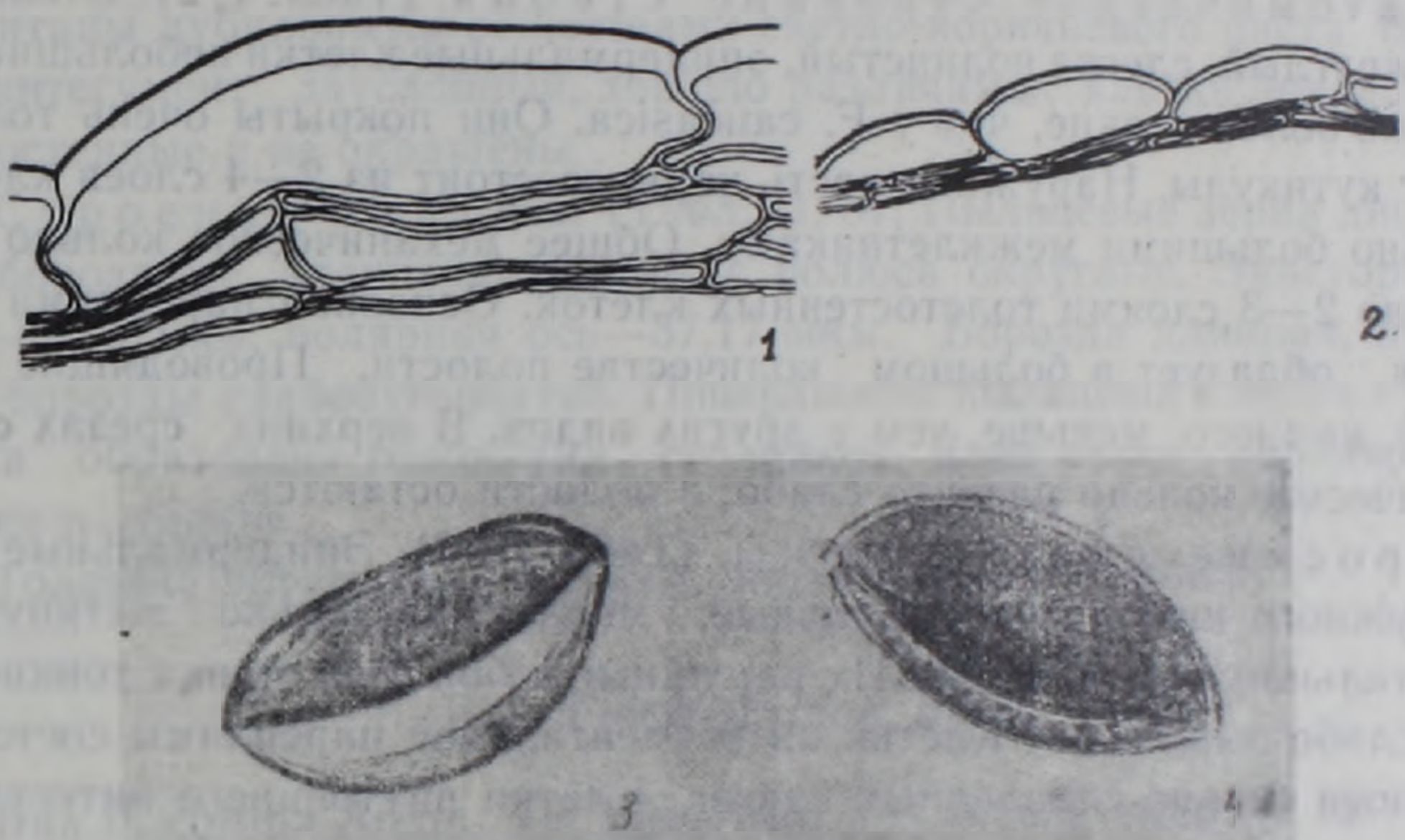
Таблица I



Анатомическое строение стебля: 1. Fritillaria caucasica Adam. 2. F. armena Boiss. 3. F. kurdica Boiss et Noe. 4. F. collina Adam.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 1). Стебель на срезе округлый. Эпидерма представлена мелкими клетками, покрытыми толстым слоем кутикулы. Кора дифференцирована, наружная часть ее состоит из 4—5 слоев клеток с большими межклетниками. Клетки этой части коры содержат хлоропласты. Далее располагается общее кольцо толстостенных клеток, составляющее 4—5 слоя. Затем следует рыхлая основная паренхима, представленная крупными тонкостенными клетками, часть которых лизируется, образуя полости. Пучки небольшие, коллатеральные, без механической обкладки. Ксилема и флоэма развиты хорошо. В верхних частях стебля механическое кольцо развито значительно слабее.

Таблица II




Строение спермодермы: Fritillaria caucasica, F. armena. F. caucasica.
Пыльцевые зерна. 4. F. armena. 5. F. kurdica. 6. F. collina.

Строение спермодермы. (Табл. II, 1). Эпидермальные клетки наружного интегумента семенной кожуры очень крупные, продолговато-овальные, сильно вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки клеток эпидермы толстые, боковые очень тонкие, полости их сохраняются очень хорошо. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Паренхимных клеток наружного интегумента 2—3 слоя. Внутренний интегумент почти разрушен и превратился в тонкую бесцветную кожицу.

Строение пыльцы. (Табл. II, 3). Пыльцевые зерна дистально-одноборозд ные, эллипсоидальные, с полюса округлые. Экваториальная ось 43,64 мкм, полярная ось—35,96 мкм. Борозда длинная, край борозды неровный. Мембрана складчато-бугорчатая. Поверхность пыльцевого зерна крупносетчатая. Ячеи сетки неодинаковые.

Толщина эктэкзины—0,65 мкм, эндэкзины—1,2 мкм.

Вид F. armena Boiss. Стебель высотой 10—20 см, слаборебристый. Нижние листья продолговато-овальные, стеблеобъемлющие, верхние ланцетные. Цветки одиночные, колокольчатые, поникшие. Околоцветник винно-красный, снаружи сизый, без шахматного рисунка; доли околоцветника до 2 см длины. Тычиночные нити ворсинчатые, целиком или наполовину, иногда совершенно голые. Луковица белая, до 1 см в поперечнике.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 2). Стебель на срезе округлый, слегка волнистый, эпидермальные клетки небольшие, значительно более мелкие, чем у F. caucasica. Они покрыты очень толстым слоем кутикулы. Наружная часть коры состоит из 2—4 слоев клеток с довольно большими межклетниками. Общее механическое кольцо представлено 2—3 слоями толстостенных клеток. Основная паренхима очень рыхлая, образует в большом количестве полости. Проводящие пучки мелкие, намного меньше, чем у других видов. В верхних срезах стебля механическое кольцо развито слабо, а полости остаются.

Строение спермодермы. (Табл. II, 2). Эпидермальные клетки наружного интегумента овальные, мелкие, несколько вытянутые в тангентальном направлении. Их наружные и боковые стенки тонкие, полости слабо выражены. Клетки интегументальной паренхимы состоят из 1—2 слоев сильно сдавленных клеток. Клетки внутреннего интегумента полностью разрушены и имеют вид тонкой кожицы.

Строение пыльцы. (Табл. II, 4). Пыльцевые зерна дистально-одноборозд ные, сфероидально-эллипсоидальные, с полюса округло-треугольные. Экваториальная ось—48,16 мкм, полярная ось—37,98 мкм. Борозда длинная, край ее ровный. Мембрана редко-бугорчатая. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Сетка неясно выражена. Стенки ячей сетки толстые.

Толщина эктэкзины—0,54 мкм, эндэкзины—0,73 мкм.

Вид F. kurdica Boiss. et Noë. Стебель высотой 10—20 см. Листья сближенные попарно. Нижние—крупные, ланцетные, верхние—узколанцетные, сизоватые. Цветки колокольчатые, одиночные, редко их бывает 2, наклоненные или поникающие. Околоцветник с хорошо выраженным шахматным рисунком, темно-пурпуровый. Тычиночные нити книзу расширенные. Коробочка продолговатая, шестигранная, бескрылая. Луковица беловато-желтая, высотой 10—12 мм, в поперечнике 0,7—1,3 см, округлая.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 3). Стебель на срезе округлый. Клетки эпидермы довольно крупные, покрыты слоем кутикулы более толстым, чем у других видов. Кора состоит из 3—4 сло-

ев живых клеток с очень маленькими межклетниками. Общее механическое кольцо состоит из 2—3 слоев толстостенных клеток. Основная паренхима компактная, полостей нет, встречаются единичные гидроцитные клетки. Проводящие пучки мелкие; флоэма развита лучше ксилемы. В верхних срезах стебля общее механическое кольцо сохраняется; паренхимная ткань компактная, лишь в центральной части ее изредка наблюдаются полости.

Строение спермодермы. Эпидермальные клетки наружного интегумента очень крупные, вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки клеток эпидермы толстые, боковые несколько тоньше. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Под эпидермой располагаются 2—3 слоя более тонкостенных сдавленных клеток интегументальной паренхимы. Стенки всех клеток наружного интегумента пропитаны дубильными веществами светло-коричневого цвета. Внутренний интегумент двуслойный, хорошо различимы клетки эпидермы; они тонкостенные и не окрашены.

Строение пыльцы. (Табл. II, 5). Пыльцевые зерна дистально-одноборозднные, эллипсоидальные, с полюса округлые. Экваториальная ось—59,38 мкм, полярная ось—37,17 мкм. Борозда длинная, широкая. Дно борозды слабобугорчатое. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Сетка образована головками столбиков. Ячеи сетки неравномерные. стенки их тонкие.

Толщина эктэкзины—1,8 мкм, эндэкзины—0,54 мкм.

## Ряд *Trichostyleae Boiss.*

Вид F. collina Adam (F. lutea Mill.). Стебель высотой 15—20 см, в нижней части безлистый, выше—несущий до шести листьев. Листья очередные, ланцетные, полустеблеобъемлющие, верхние—сближенные. Цветки одиночные, кубаревидно-колокольчатые, 3—4 см в диаметре. Околоцветник желтый, с ясно выраженным шахматным рисунком. Тычиночные нити слегка расширены, прижаты к столбику. Коробочка овально-булавовидная. Луковица до 2-х см в поперечнике.

Анатомическое строение стебля. (Табл. I, 4). Стебель на срезе округло-ребристый. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Наружная часть коры состоит из 3—5 слоев тонкостенных клеток с большими межклетниками. Общее механическое кольцо представлено 3—4 слоями толстостенных клеток. Основная паренхима рыхлая, в ней наблюдаются полости. Проводящие пучки небольшие. Флоэма развита лучше ксилемы. В верхних срезах стебля механическое кольцо развито слабее, полости же выражены хорошо.

Строение спермодермы. Эпидермальные клетки наружного интегумента овальные, вытянутые в тангентальном направлении. Наружные стенки их сильно утолщены, а боковые намного тоньше. Паренхимных клеток наружного интегумента до 4-х слоев. Внутренний интегумент двуслойный, клетки его сильно сдавлены.

Строение пыльцы. (Табл. II, 6). Пыльцевые зерна дистально-одноборозднные, эллипсоидальные, с полюса округло-треугольные. Экваториальная ось—55,76 мкм, полярная ось—42,02 мкм. Борозда длинная, дно ее бугорчатое, край неровный. Поверхность пыльцевого зерна сетчатая. Ячейки сетки неравные.

Толщина эктэкзины—0,64 мкм, эндэкзины—0,45 мкм.

Сравнивая анатомическое строение стеблей изучаемых видов рода Fritillaria, можно прийти к заключению об определенном их сходстве по целому ряду признаков. Для стеблей рябчиков характерна дифференциация коры на наружную часть, складывающуюся из тонкостенных крупных клеток, и на внутреннюю, представленную кольцом толстостенных механических клеток. Общим является также наличие довольно крупных межклетников и полостей в основной паренхиме. Виды различаются в основном формой стебля на срезе, количеством слоев клеток наружной части коры и количеством слоев клеток, образующих механическое кольцо. Среди армянских видов особенно сильно отличается по анатомии стебля F. kurdica. Основная паренхима в стеблях его более компактная, в ней встречаются специализированные гидроцитные клетки, способные запасать и передавать влагу. Это, по-видимому, дает возможность F. kurdica, в отличие от других видов, произрастать в более засушливых условиях.

Изучение анатомии семенной кожуры показало, что спермодерма у всех видов немногослойная. Она гистологически упрощена и является довольно специализированной [3]. Клетки дериватов интегументальной паренхимы наружного интегумента сильно сдавлены. Внутренний интегумент плохо выражен, обычно превращается в бесцветную, недифференцированную кожицу. Виды Fritillaria отличаются в основном формой и размерами эпидермальных клеток и количеством слоев дериватов интегументальной паренхимы наружного интегумента.

Изучение строения оболочки пыльцевых зерен показало, что для видов Fritillaria характерны дистально-одноборозднные, крупные пыльцевые зерна, с хорошо развитым скульптурным орнаментом. Виды отличаются строением сетки, величиной и толщиной ее ячеек, мембраной борозды, а также размерами пыльцевых зерен.

Из армянских видов рябчиков F. armena и F. caucasica морфологически слабо отличаются друг от друга. Такие признаки, как длина и опущенность тычиночных нитей, способ прикрепления листьев, приводимые во «Флоре СССР» для разграничения этих видов, не являются стойкими и определяющими. Как и следовало ожидать, данные виды в основном схожи и по анатомическому строению стеблей. Однако изучение спермодермы и оболочки пыльцы, а также данные кариологии [1] говорят о том, что это разные виды. Они очень близки, часто произрастают совместно, но вполне обособлены. Мы не согласны с мнением Мищенко [4], что F. caucasica является производной формой от F. armena, ибо структура спермодермы и строение спородермы у последнего являются более специализированными.

Исследования показали, что на территории Армянской ССР произрастает 4 вида Fritillaria: F. caucasica Adam, F. armena Boiss., F. collina Adam, F. kurdica Boiss. et Noë.

Результаты проведенного исследования подтвердили, что F. armena является самостоятельным видом. Палинологические данные и анатомическое строение спермодермы показали, что по этим признакам он является наиболее специализированным среди армянских рябчиков.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 12.II 1975 г.

А. П. МЕЛИКЯН, К. Г. АВАГЯН

# FRITILLARIA L. ՅԵՂԻ ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ԵՎ ՊԱԼԻՆՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

## Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Հոդվածում բերվում է* Fritillaria L.*-ի հայկական տեսակների ցողունի, սերմնամաշկի անատոմիական կառուցվածքը և փոշեհատիկների թաղանթի նկարագրությունը։ Ուսումնասիրությունների հիման վրա հաստատվում է* F. armena *տեսակի գոյությունը և նրա բարձր մասնագիտացումը։ Ապացուցվում է, որ Հայկական ՍՍՀ տերիտորիայում աճում են* Fritillaria*-ի 4 տեսակներ։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Абдуллаева И. К.* Автореф. канд. дисс., Л., 1969.
2. *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. 1969.
3. *Меликян А. П.* Автореф. докт. дисс., Ереван, 1973.
4. *Мищенко П. Н.* К систематике и географии некоторых родов сем. Liliaceae (Lilium—Fritillaria), 4, 1911.
5. Флора СССР, 4, Л., 1935.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 631.022.3

В. Е. ВОСКАНЯН, Р. Т. ТУМАНЯН

# ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ И ВИДОВОЙ СОСТАВ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ

Внесение минеральных удобрений в почву лугостепного пояса Калининского района АрмССР способствовало резкому увеличению урожая природного луга, значительному изменению видового состава фитоценозов и уничтожению ряда сорных растений. Влияние удобрений на розеточные растения ковровых фитоценозов горы Арагац сказывается в основном на прикорневых листьях.

Нерациональное использование высокогорных лугов АрмССР привело к частичной замене ценного травостоя малоценным, к деградации и развитию эрозионных процессов, вследствие чего состояние их в настоящее время является неудовлетворительным [3, 6].

На лугах, кроме высокоценных кормовых трав, произрастает ряд сорных растений, которые, местами размножаясь интенсивнее, занимают доминирующее положение в фитоценозе, снижая качество и хозяйственную продуктивность луговых угодий.

Сильное засорение ценных кормовых угодий, издавна используемых в качестве пастбищ, можно наблюдать на любом горном массиве.

Имея в виду исключительно большое народнохозяйственное значение высокогорных лугов для развития животноводства, необходимо принять решительные меры по борьбе с сорными растениями.

Одним из основных способов борьбы являются агротехнические приемы, в частности применение удобрений. Как уже подтвердилось опытами многих исследователей, применение удобрений является также основным фактором, повышающим урожайность высокогорных лугов Армении [1—4, 7—12].

Опыты, проведенные нами в лугостепном поясе Калининского района, показали, что урожай злаково-разнотравного луга с Danthonia calycina без внесения удобрений в среднем за три года составляет 21,6 ц/га, а разнотравно-злакового луга с Stipa stenophylla—30,0 ц/га. При внесении же азота, фосфора и калия по 60 кг/га урожайность резко увеличивается и составляет соответственно 45,9 и 56,7 ц/га. С увеличением дозы азота до 120 кг/га на фоне $P_{60}K_{60}$ урожай луга также увеличивается, достигая на разнотравно-злаковом лугу с S. stenophylla 70 ц/га. Увеличение количества фосфора и калия на этом фоне азота на урожай луга существенно не влияет (табл. 1).

Природные луга указанного района отличаются многообразием видового состава: на небольшом участке можно встретить около 50 ви-

Влияние минеральных удобрений на урожай сена природного луга, ц/га

Таблица 1

| Варианты | Злаково-разнотравный луг с Danthonia calycnia (Vill.) Rchb. | | | | | Разнотравно-злаковый луг с Stipa stenophylla Czern. | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1971 | 1972 | 1973 | среднее за три года | прибавка урожая | 1971 | 1972 | 1973 | среднее за три года | прибавка урожая |
| Контроль | 23,9 | 20,8 | 20,2 | 21,6 | — | 27,7 | 35,9 | 26,5 | 30,0 | — |
| $N_{60}P_{60}K_{60}$ | 52,2 | 50,4 | 35,5 | 45,9 | 24,3 | 46,8 | 70,5 | 53,0 | 56,7 | 26,7 |
| $N_{120}P_{60}K_{60}$ | 51,0 | 67,8 | 50,0 | 56,2 | 34,6 | 55,1 | 80,4 | 75,4 | 70,3 | 40,3 |
| $N_{120}P_{60}K_{90}$ | 52,9 | 68,3 | 47,6 | 56,2 | 34,6 | 56,4 | 89,1 | 75,2 | 73,5 | 43,5 |
| $N_{120}P_{90}K_{60}$ | 57,5 | 67,2 | 45,2 | 56,6 | 35,0 | 54,6 | 81,6 | 83,6 | 73,3 | 43,3 |
| $N_{120}P_{90}K_{90}$ | 57,1 | 69,9 | 50,8 | 59,2 | 37,6 | 58,8 | 81,4 | 78,5 | 72,9 | 42,9 |

дов растений. Под влиянием минеральных удобрений происходит значительное изменение в видовом составе сообществ, они способствуют увеличению одних, уменьшению и выпадению других видов растений. Тем самым изменяется количественное соотношение отдельных компонентов сообществ.

На третий год внесения удобрений D. calycina и S. stenophylla, которые явно преобладали в травостое, полностью исчезли. Вместо них в травостое начало преобладать такое ценное в кормовом отношении растение, как Festuca pratensis, встречающееся в контрольном варианте в малом количестве (табл. 2). Под влиянием удобрений из травостоя выпали также Carex humilis, Cirsium cosmelii, Inula cordata, Coronilla varia, Thalictrum minus, Ranunculus caucasicus и другие сорные растения. Наряду с сорными растениями, из травостоя вышли также Trifolium trichocephalum, Vicia grossheimii, Achilea setasea, Campanula glomerata, Veronica gentianoides и другие, встречающиеся в очень малых количествах и не играющие важной фитоценотической роли в строении подопытных луговых сообществ. Отмечалось также уменьшение количества ссобей таких видов, как Trifolium ambiguum, T. rubens, Phleum pratense, Ph. phleoides, Poterium sanguisorba Thymus transcaucasicus и др.

Под влиянием удобрений, наряду с уменьшением видов сорных растений, появляются в травостое, хотя и в небольшом количестве, новые нежелательные сорные элементы — Betonica officinalis, Rumex acetosa и др. Появление их на удобренных участках можно объяснить большой отзывчивостью к удобрениям и способностью выдержать конкуренцию в данном сообществе.

Таким образом, внесение минеральных удобрений в почву луго-степного пояса Калининского района способствовало резкому увеличению урожая, значительному изменению видового состава фитоценозов и уничтожению ряда сорных растений.

Анализ данных опытов, проведенных в суровых условиях альпийского пояса, выявил огромное значение минеральных удобрений для повышения продуктивности и качества альпийских пастбищ [5, 11, 12].

Таблица 2

Влияние минеральных удобрений на видовой состав травостоя

| Злаково-разнотравный луг с Danthonia calycina (Vill.) Rchb. | | | Разнотравно-злаковый луг с Stipa stenophylla Czern. | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Название вида | Обилие* | | Название вида | Обилие | |
| | без удобрения | $N_{120}P_{60}K_{60}$ | | без удобрения | $N_{120}P_{90}K_{60}$ |
| Danthonia calycina (Vill.) Rchb. | cop. | — | Stipa stenophylla Czern. | cop. | — |
| Bromus variegatus Bieb. | sp. | sp. | Bromus variegatus Bieb. | sp. | sp. |
| Phleum phleoides (L.) Simonk. | sp. | sol. | Festuca pratensis Huds. | sp. | cop. |
| Poa pratensis L. | sp. | sp. | Festuca ovina L. | sp. | — |
| Festuca ovina L. | sp. | sp. | Agrostis planifolia C. Koch | sp. | sol. |
| Poterium sanguisorba L. | sp. | sol. | Koeleria gracilis Pers. | sp. | sol. |
| Thymus transcaucasicus Ronn. | sp. | sol. | Trifolium ambiguum Bieb. | sp. | sol. |
| Geranium sanguineum L. | sp. | sol. | Salvia verticillata L. | sp. | un. |
| Koeleria gracilis Pers. | sol. | sp. | Phleum pratense L. | sp. | sol. |
| Leucanthemum vulgare (L.) Lam. | sol. | sol. | Trifolium rubens L. | sp. | sol. |
| Potentilla caucasica Juz. | sol. | sol. | Fragaria viridis Duch. | sp. | sol. |
| Filipendula hexapetala Gilib. | sol. | sol. | Carex humilis Leyss. | sp. | — |
| Lathyrus pratensis L. | sol. | — | Thymus transcaucasicus Ronn. | sol. | sol. |
| Tragopogon reticulatus Boiss. et Huet | un. | — | Trifolium trichocephalum Bieb. | sol. | sol. |
| Silene cephalantha Boiss. | un. | — | Vicia grossheimii Ekvtim. | sol. | — |
| Cephalaria caucasica Litw. | un. | — | Achillea setacea Waldst. | sol. | — |
| Pedicularis sibthorpii Boiss. | un. | — | Cirsium cosmelii (Ad.) Fisch. | sol. | — |
| Festuca pratensis Huds. | sol. | cop. | Campanula glomerata L. | sol. | — |
| Agrostis planifolia C. Koch | — | sp. | Geranium sanguineum L. | sol. | sol. |
| Betonica officinalis L. | — | sp. | Inula cordata Boiss. | sol. | — |
| Salvia verticillata L. | — | sol. | Filipendula hexapetala Gilib. | sol. | — |
| Fragaria viridis Duch. | — | sol. | Potentilla caucasica Juz. | sol. | — |
| Rumex acetosa L. | — | un. | Alectorolophus major (Ehrh.) Rchb. | sol. | sol. |
| | | | Ranunculus caucasicus Bieb. | sol. | — |
| | | | Medicago hemicycla Grossh. | sol. | — |
| | | | Coronilla varia L. | sol. | — |
| | | | Veronica gentianoides Vahl. | sol. | — |
| | | | Thalictrum minus L. | sol. | — |
| | | | Betonica officinalis L. | — | sp. |
| | | | Rumex acetosa L. | — | sol. |
| | | | Poa pratensis L. | — | sp. |
| | | | Myosotis caespitosa K. F. Schulz | — | sol. |

* Обилие определялось по шкале Друде [13].

Опыты Бабаяна и Нариняна [5], проведенные над ковровыми фитоценозами верхней части альпийского пояса г. Арагац, показали, что наиболее высокую прибавку урожая, особенно в первый год внесения удобрения, дают мочкокорневые злаки и кистекорневые виды, вытесняя низкорослые растения.

Нами на этих же опытных участках в 1968 г. изучалось последействие минеральных удобрений на прикорневые листья двух стержнекорневых растений — Campanula tridentata и Taraxacum stevenii (удобрения внесены в 1962 и 1964 гг. в дозах по 100 кг N, $P_2O_5$ и $K_2O$ на 1 га). Эти виды являются наиболее распространенными и ценными кормовыми растениями, хорошо приспособленными к условиям высокогорий. Встречаются в луговых и ковровых фитоценозах как основные компоненты, а местами образуют монодоминантное сообщество. Как показали исследования, под влиянием удобрений, наряду с увеличением урожая, значительно изменился также видовой состав сообщества. Из него выпали в первую очередь растения, играющие второстепенную роль.

Таблица 3

Влияние минеральных удобрений на листья альпийских розеточных растений

| Название вида | Варианты | Вес 15 листьев, мг | | Содержание сухого в-ва, % | Разница вес а, % | | Площадь поверхности 15 листьев, см² | Количество сухого вещества на 10 см², мг |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | сырой | сухой | | сырой | сухой | | |
| Campanula tridentata Schreb. | Контроль | 244 | 68 | 27,8 | —* | — | 14,0 | 48,6 |
| | N | 329 | 82 | 24,9 | +30,7 | +20,6 | 18,4 | 44,6 |
| | P | 233 | 55 | 23,6 | — 4,5 | —19,2 | 12,0 | 45,8 |
| | NP | 300 | 58 | 19,3 | +22,9 | —14,7 | 14,7 | 39,5 |
| | NPK | 395 | 76 | 19,0 | +61,8 | +11,7 | 19,1 | 39,8 |
| Taraxacum stevenii (Spr.) DC. | Контроль | 277 | 59 | 21,3 | — | — | 14,6 | 40,5 |
| | N | 329 | 67 | 20,3 | + 18,7 | + 13,5 | 16,6 | 40,4 |
| | P | 327 | 57 | 17,3 | + 18,0 | — 3,4 | 16,0 | 35,6 |
| | NP | 583 | 95 | 16,2 | +110,4 | + 61,0 | 31,9 | 29,8 |
| | NPK | 1040 | 165 | 15,8 | +275,4 | +179,6 | 45,5 | 36,3 |

* Контроль принимается за 100%.

Под влиянием удобрений у C. tridentata и T. stevenii изменяются в основном ассимилирующие органы—листья. Азотные удобрения значительно повышают сырой и сухой вес листьев у обоих видов (табл. 3). Фосфорные удобрения, наоборот, снижают, за исключением сырой массы листьев у T. stevenii. Наибольшая прибавка сырой и сухой массы листьев получается при совместном внесении азотно-фосфорно-калийных удобрений. Во всех вариантах опыта наблюдается снижение содержания сухого вещества листьев, по сравнению с контролем, особенно при совместном внесении NPK. Вместе с тем несколько увеличивается общая площадь листовой поверхности, достигая максимума в варианте

с NPK (при отдельном внесении фосфорного удобрения закономерных изменений не наблюдалось). Однако содержание сухого вещества на единицу площади уменьшается во всех вариантах с удобрением.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 25.III 1975 г.

Վ. Ե. ՈՍԿԱՆՅԱՆ, Ռ. Թ. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

## ՀԱՆՔԱՅԻՆ ՊԱՐԱՐՏԱՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԲԱՐՁՐԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ՄԱՐԳԱԳԵՏԻՆՆԵՐԻ ԲԵՐՔԱՏՎՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ԿԱԶՄԻ ՎՐԱ

### Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ պարարտացման շնորհիվ զգալիորեն բարձրանում է հացազգա-տարախոտային և տարախոտա-հացազգային մարգագետինների բերքատվությունը։ Նկատելիորեն փոխվում է նաև բուսական համակեցությունների տեսակային կազմը՝ ընդ որում, շարքից դուրս են գալիս մի շարք մարգագետնային մոլախոտեր։*

*Պարարտանյութերի ազդեցությունը ալպիական արոտավայրերի վարդակավոր բուսատեսակների վրա հիմնականում արտահայտվում է արմատամերձ տերևների վրա։ Վերջիններիս չոր և թաց կշռի ավելացումը առավելապես նկատելի է ազոտական, ֆոսֆորական և կալիումական պարարտանյութերի համատեղ օգտագործման դեպքում։ Մեծանում է տերևների ընդհանուր մակերեսը։ Սակայն պարարտացման բոլոր տարբերակներում տերևների չոր նյութի պարունակությունը պակասում է։*

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Агабабян Ш. М.* Тр. Ин-та полевого и лугового кормодобывания, 3, Ереван, 1953.
2. *Агабабян Ш. М.* Изв. АН АрмССР, биол. и сельхоз. науки, 8, 3, 1955.
3. *Агабабян Ш. М.* Горные сенокосы и пастбища. М., 1959.
4. *Агабабян Ш. М.* и *Ванецян Л. В.* Проблемы ботаники, 8, 1966.
5. *Бабаян Г. Б., Наринян С. Г.* Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники, 10, 1970.
6. *Магакьян А. К.* Растительность Армянской ССР. М.—Л., 1941.
7. *Павлович С. К.* Тр. Лорийского опытного поля АрмССР по животноводству, 3, 1936.
8. *Павлович С. К.* Тр. Ин-та полевого и лугового кормодобывания, 3, Ереван, 1953.
9. *Павлович С. К.* Тез. докл. III Закавк. совещ. по агрохимии. Тбилиси, 1960.
10. *Шатворян П. В.* Изв. МСХ АрмССР, 6, 1960.
11. *Шур Э. Ф.* Тр. Ин-та полевого и лугового кормодобывания, 3, 1953.
12. *Шур-Багдасарян Э. Ф.* Изв. МСХ АрмССР, 5—6, 1958.
13. *Ярошенко П. Д.* Геоботаника. М.—Л., 1961.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 581.132:581.133.1:581.193

Г. А. ГРИГОРЯН

# ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ НА РОСТ ЛИСТЬЕВ И ФОТОСИНТЕЗ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ТОМАТОВ

Исследовалось влияние минерального питания (контроль без удобрения, $N_{60}P_{60}K_{40}$, $N_{90}P_{90}K_{60}$, $N_{120}P_{120}K_{80}$) на рост, накопление сухих веществ и хлорофилла в листьях, а также на интенсивность фотосинтеза у разных сортов томата.

Делается вывод, что под влиянием удобрений повышается жизнеспособность листьев и удлиняется период плодоношения растений.

Формирование листовой поверхности растений и ее функционирование в онтогенезе характеризуются одновременной кривой, максимум которой соответствует периоду генеративного развития растений [3, 6, 7, 11, 20]. При этом оптимальное сочетание величины рабочей ассимиляционной поверхности с высокой фотосинтетической активностью является ведущим фактором в формировании высокого урожая растений [10, 13—16].

Как известно, томаты весьма отзывчивы к минеральному питанию [4] и при оптимальном сочетании доз и сроков внесения удобрений отличаются усиленным ростом и высокой урожайностью [1, 5]. Однако при проведении подобных работ не всегда учитывались сортовые особенности томатов, характер роста и формирования ассимиляционной поверхности, их связь с фотосинтетической деятельностью и урожаем.

Исходя из вышеизложенного, нами в течение 1972—1974 гг. проводились исследования по динамике роста листьев и интенсивности фотосинтеза у томата.

*Материал и методика.* Работа проводилась на опытном участке Селекционно-семеноводческой станции (совхоз Масис Масисского ра-на). Использовались сорта Аракс-322 (раннеспелый), Масиси-202 (среднеспелый) и Штамбовый-152 (позднеспелый).

В течение вегетации растения удобрялись аммонием азотно-кислым, суперфосфатом и калийной солью (из расчета действующего вещества) Варианты: контроль, без удобрения; $N_{60}P_{60}K_{40}$; $N_{90}P_{90}K_{60}$; $N_{120}P_{120}K_{80}$.

Исследования проводились в фазах цветения, плодоношения, налива и созревания плодов. Площадь листьев определялась методом высечек [14], содержание хлорофилла—по Маккини [21], интенсивность фотосинтеза—по Чатскому и Славику [19].

*Результаты и обсуждение.* Результаты исследований выявили определенную зависимость формирования листовой поверхности растений томатов от спелости плодов и дозы удобрения (табл. 1). Так, если в период цветения наибольшую листовую поверхность имели растения сорта

Таблица 1

Ассимиляционная поверхность (дм²) и сухой вес листьев (г) томатов в зависимости от фаз развития растений и удобрений (M±6).

| Варианты | Показатели | Аракс – 322 | | | | Масиси – 202 | | | | Штамбовый – 152 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов |
| Контроль | поверхность | 12,9 ± 2,3 | 68,8 ± 5,2 | 62,9 ± 2,4 | 62,7 ± 3,2 | 14,3 ± 1,7 | 57,7 ± 2,9 | 56,6 ± 3,2 | 47,5 ± 2,2 | 10,7 ± 0,9 | 63,6 ± 1,8 | 62,6 ± 1,2 | 60,2 ± 3,7 |
| | сухой вес | 4,9 ± 1,12 | 26,8 ± 1,82 | 23,7 ± 1,01 | 20,1 ± 1,76 | 6,1 ± 0,74 | 27,1 ± 1,31 | 21,6 ± 1,03 | 17,1 ± 1,12 | 5,5 ± 0,48 | 34,4 ± 1,05 | 30,9 ± 1,31 | 25,5 ± 1,41 |
| $N_{60}P_{60}K_{40}$ | поверхность | 14,6 ± 0,8 | 80,4 ± 7,1 | 74,2 ± 4,2 | 70,8 ± 3,5 | 15,6 ± 0,6 | 58,8 ± 1,5 | 59,4 ± 4,1 | 54,0 ± 4,2 | 12,6 ± 0,9 | 72,1 ± 0,4 | 74,0 ± 6,1 | 72,0 ± 5,1 |
| | сухой вес | 5,9 ± 0,29 | 33,3 ± 4,00 | 28,8 ± 1,63 | 22,9 ± 2,59 | 7,3 ± 0,31 | 28,1 ± 1,00 | 23,1 ± 1,16 | 20,1 ± 0,83 | 6,7 ± 0,52 | 39,5 ± 0,25 | 38,8 ± 0,68 | 31,0 ± 0,71 |
| $N_{90}P_{90}K_{60}$ | поверхность | 15,9 ± 2,7 | 85,3 ± 6,1 | 74,7 ± 3,0 | 74,3 ± 4,8 | 17,3 ± 1,5 | 61,4 ± 3,3 | 62,1 ± 3,5 | 60,1 ± 3,3 | 17,2 ± 2,4 | 72,5 ± 0,5 | 76,5 ± 3,0 | 72,8 ± 4,8 |
| | сухой вес | 6,9 ± 1,47 | 41,9 ± 2,10 | 34,9 ± 1,90 | 30,3 ± 0,84 | 8,2 ± 0,97 | 28,9 ± 1,12 | 26,8 ± 1,10 | 22,6 ± 1,60 | 9,8 ± 1,71 | 42,3 ± 0,29 | 40,2 ± 1,40 | 31,3 ± 2,71 |
| $N_{120}P_{120}K_{80}$ | поверхность | 16,7 ± 3,1 | 86,4 ± 1,8 | 81,3 ± 2,8 | 75,7 ± 3,7 | 27,5 ± 1,0 | 82,2 ± 1,7 | 80,5 ± 5,7 | 76,6 ± 3,4 | 20,3 ± 1,9 | 76,6 ± 2,0 | 82,2 ± 8,5 | 80,6 ± 6,3 |
| | сухой вес | 7,3 ± 1,76 | 44,8 ± 0,92 | 38,5 ± 0,84 | 33,5 ± 1,38 | 13,0 ± 0,93 | 43,3 ± 0,98 | 40,5 ± 0,79 | 33,7 ± 0,83 | 11,1 ± 1,27 | 49,1 ± 1,21 | 44,7 ± 1,23 | 36,97 ± 1,80 |

Масиси-202, то с переходом к плодоношению картина менялась: здесь уже более быстрыми темпами возрастала ассимиляционная поверхность и ее общая величина у раннеспелого сорта Аракс-322, затем у позднеспелого Штамбовый-152. Несмотря на это, из-за остановки роста и отмирания нижних листьев у сорта Аракс-322 убыль поверхности листьев в последующих фазах протекала более интенсивно.

Питание растений основными элементами всегда положительно сказывалось на росте листовой поверхности. Однако и это влияние зависело от дозы удобрений—более значительный эффект установлен при дозах $N_{90}P_{90}K_{60}$ и $N_{120}P_{120}K_{80}$.

Известно, что минеральные удобрения оказывают благоприятное влияние на жизнеспособность растений и продлевают жизнь листьев [12, 16, 17]. Вероятно, этим было обусловлено то, что в наших исследованиях под влиянием средних и высоких доз удобрений после плодоношения убыль листовой поверхности из-за отмирания листьев нижних ярусов проходила более медленными темпами, чем это имело место у растений контрольных вариантов.

Из данных табл. 1 видно также, что динамика содержания сухих веществ в листьях томатов изменяется с такой же закономерностью, как и поверхность листьев. Максимальное их накопление в листьях отмечалось в фазе плодоношения, в фазе налива плодов резких изменений не наблюдалось, и лишь в период созревания плодов этот показатель у всех сортов уменьшался. Это обстоятельство объясняется тем, что плоды и семена являются главными потребителями продуктов листового обмена [8, 9, 22], этим усиливая передвижение веществ из листьев. К тому же ранние сорта интенсивнее используют продукты фотосинтеза для формирования урожая [2, 18]. По всей вероятности, именно поэтому в листьях раннеспелого сорта Аракс-322 (в результате усиленного оттока, меньше содержалось сухих веществ, чем у позднеспелого Штамбовый-152; Масиси-202 занимало промежуточное положение.

У всех сортов по мере увеличения дозы минеральных элементов возрастало также содержание сухих веществ в листьях.

В листьях подопытных растений наблюдались различия и в содержании хлорофилла (табл. 2). Однако определенной закономерности в его динамике в зависимости от сроков спелости не выявлено. Наибольшим содержанием зеленых пигментов отличались листья среднеспелого сорта Масиси-202, наименьшим—сорта Штамбовый-152; скороспелый Аракс-322 занимал промежуточное положение. Сравнение содержания различных форм хлорофилла с общей их суммой показывает, что характер изменения последней обусловлен в основном динамикой хлорофилла «а». В отношении же хлорофилла «б» четко выраженной закономерности в динамике его не обнаружено.

Минеральное питание стимулирует накопление хлорофилла в листьях томатов; этот эффект зависит от дозы солей. У всех сортов доза $N_{60}P_{60}K_{40}$ очень слабо действовала на синтез хлорофилла в листьях, в то время

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях томатов в различных фазах развития растений в зависимости от удобрения, % на сух. вес

| Варианты | Хлорофилл | Аракс—322 | | | | Масиси—202 | | | | Штамбовый—152 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов |
| Контроль | а | 0,75 | 0,96 | 0,80 | 0,71 | 0,84 | 1,05 | 1,03 | 0,77 | 0,53 | 0,85 | 0,84 | 0,77 |
| | б | 0,51 | 0,64 | 0,63 | 0,58 | 0,51 | 0,70 | 0,77 | 0,52 | 0,32 | 0,48 | 0,55 | 0,51 |
| | а+б | 1,26 | 1,60 | 1,43 | 1,29 | 1,35 | 1,75 | 1,80 | 1,29 | 0,85 | 1,33 | 1,39 | 1,28 |
| $N_{60}P_{60}K_{40}$ | а | 0,82 | 0,94 | 1,00 | 0,88 | 0,87 | 1,09 | 1,13 | 0,94 | 0,62 | 0,94 | 1,04 | 0,96 |
| | б | 0,62 | 0,80 | 0,67 | 0,68 | 0,53 | 0,90 | 0,75 | 0,73 | 0,33 | 0,58 | 0,66 | 0,52 |
| | а+б | 1,44 | 1,74 | 1,67 | 1,56 | 1,40 | 1,99 | 1,88 | 1,67 | 0,95 | 1,52 | 1,70 | 1,48 |
| $N_{90}P_{90}K_{60}$ | а | 0,90 | 0,99 | 1,01 | 0,95 | 0,87 | 1,12 | 1,19 | 0,99 | 1,03 | 1,01 | 1,00 | 1,02 |
| | б | 0,62 | 0,90 | 0,91 | 0,86 | 0,59 | 0,95 | 0,87 | 0,93 | 0,53 | 0,84 | 0,72 | 0,70 |
| | а+б | 1,52 | 1,89 | 1,92 | 1,81 | 1,46 | 2,07 | 2,06 | 1,92 | 1,56 | 1,85 | 1,72 | 1,72 |
| $N_{120}P_{120}K_{80}$ | а | 0,92 | 1,08 | 1,12 | 1,04 | 1,10 | 1,15 | 1,19 | 1,11 | 1,01 | 1,03 | 0,97 | 0,98 |
| | б | 0,78 | 0,96 | 1,00 | 0,86 | 0,60 | 0,88 | 1,00 | 0,85 | 0,54 | 0,84 | 0,79 | 0,70 |
| | а+б | 1,70 | 2,04 | 2,12 | 1,90 | 1,70 | 2,03 | 2,19 | 1,96 | 1,55 | 1,87 | 1,76 | 1,68 |

Таблица 3

Интенсивность фотосинтеза ($мгCO_2дм^2$/час) листьев томатов в различных фазах развития растений и в зависимости от удобрений (M±m)

| Варианты | Показатели | Аракс—322 | | | | Масиси—202 | | | | Штамбовый—152 | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов | цветение | плодоношение | налив плодов | созревание плодов |
| Контроль | освещение | 46,0 | 58,9 | 58,7 | 59,0 | 34,0 | 50,3 | 54,0 | 61,0 | 42,0 | 59,8 | 54,8 | 56,6 |
| | температура | 35,5 | 36,2 | 34,3 | 32,3 | 32,3 | 33,5 | 37,0 | 32,7 | 35,0 | 35,8 | 37,7 | 34,1 |
| | фотосинтез | 5,8± 0,27 | 8,8± 0,15 | 9,0± 0,20 | 7,8± 0,11 | 6,6± 0.33 | 8,3± 0,30 | 9,4± 0,35 | 8,1± 0,36 | 6,9± 0.32 | 8,4± 0.33 | 9,8± 0,40 | 9,0± 0.44 |
| $N_{60}P_{60}K_{40}$ | освещение | 49,0 | 55,6 | 52,0 | 58,1 | 38,0 | 54,2 | 51,2 | 61,2 | 40,0 | 53,3 | 57,1 | 60,8 |
| | температура | 35,5 | 33,8 | 35,5 | 31,6 | 23,8 | 33,8 | 36,3 | 35,1 | 36,5 | 36,5 | 38,0 | 32,8 |
| | фотосинтез | 6,5± 0,18 | 9,4± 0,43 | 9,6± 0,20 | 8,7± 0,78 | 7,7± 0,17 | 12,5± 0.15 | 13,5± 0,23 | 11,7± 0,58 | 7,3± 0,07 | 11,5± 0,20 | 13,3± 0,72 | 11,6± 0,51 |
| $N_{90}P_{90}K_{60}$ | освещение | 49,0 | 59,8 | 58,0 | 57,8 | 37,2 | 58,8 | 58,0 | 59,7 | 43,0 | 54,5 | 58,1 | 63,3 |
| | температура | 34,8 | 38,2 | 34,2 | 33,0 | 34,8 | 37,7 | 34,5 | 32,6 | 36,2 | 35,5 | 36,5 | 32,7 |
| | фотосинтез | ±7,7 0,20 | 12,1± 0,40 | 12,1± 0,20 | 11,1± 0,21 | 9,0± 0,37 | 16,9± 0,37 | 17,5± 0,31 | 15,5± 0,61 | 9,0± 0,44 | 13,8± 0,60 | 15,2± 0,79 | 15,2± 0,64 |
| $N_{120}P_{170}K_{80}$ | освещение | 47,0 | 58,7 | 55,3 | 57,7 | 39,0 | 58,7 | 53,0 | 62,1 | 45,0 | 57,7 | 56,8 | 62,9 |
| | температура | 35,0 | 36,0 | 35,5 | 32,5 | 35,3 | 35,0 | 36,2 | 33,0 | 36,5 | 35,2 | 36,8 | 31,7 |
| | фотосинтез | ±8,3 0,33 | 16,4± 0,10 | 16,9± 0,71 | 16,3± 0,78 | 11,5± 0,51 | 18,8± 0,42 | 19,2± 0,83 | 18,9± 0,90 | 12,3± 0,56 | 17,3± 0,60 | 19,6± 0,40 | 19,1± 0,33 |

как при $N_{90}P_{90}K_{60}$ и $N_{120}P_{120}K_{80}$ содержание зеленых пигментов заметно возрастало. К тому же, если в первом и втором вариантах максимальное количество хлорофилла «а» и «б», а также их суммы отмечалось в основном в фазе формирования плодов, то дозы $N_{90}P_{90}K_{60}$ и $N_{120}P_{120}K_{80}$, помимо увеличения их содержания, способствовали смещению максимума в следующую фазу развития—налива плодов. Кроме того, уменьшение количества зеленых пигментов в фазе созревания плодов у удобренных вариантов носило более плавный характер. В этой фазе разница в содержании хлорофилла между контрольным и опытными вариантами более наглядно выступала у средне- и позднеспелых сортов.

Существует мнение, что раннеспелые сорта, по сравнению с позднеспелыми, обладают низким фотосинтетическим потенциалом и продуктивностью. Следовательно, сорта с разными периодами спелости должны отличаться и интенсивностью ассимиляции $CO_2$.

Наши исследования показали, что наивысшая интенсивность фотосинтеза листьев у всех трех сортов томатов совпадает с фазой налива плодов (табл. 3), а в период созревания этот показатель снижается, что является результатом старения растений [7].

Однако у удобренных вариантов характер изменения этого показателя несколько иной: при низких дозах удобрений падение интенсивности фотосинтеза более существенно, чем при $N_{90}P_{90}K_{60}$, а в варианте $N_{120}P_{120}K_{80}$ мы наблюдали лишь незначительные изменения. Следовательно, указанные дозы минеральных удобрений, задерживая процессы старения и повышая уровень жизнеспособности растений, помимо накопления сухих веществ, стимулируют также синтез хлорофилла и фотосинтез листьев. Сравнительный анализ показал, что у контрольных вариантов энергичной фиксацией $CO_2$ выделяется позднеспелый сорт Штамбовый-152. Удобрение, хотя и повысило общий уровень ассимиляции углекислоты у сорта Аракс-322, однако она оказалась ниже, чем у сортов Масиси-202 и Штамбовый-152. Удобренные варианты последних двух сортов почти сблизились по показателю фотосинтеза.

Таким образом, результаты исследований дают основание заключить, что по формированию и деятельности ассимиляционной поверхности ранне-, средне- и позднеспелые сорта томатов отличаются друг от друга. Первый (Аракс-322) обладает более низкой интенсивностью фотосинтеза, чем сорта Масиси-202 и Штамбовый-152.

Накопление хлорофилла интенсивнее протекает в листьях среднеспелого сорта Масиси-202. Элементы минерального питания, особенно доза $N_{120}P_{120}K_{80}$, не меняет характер физиологической активности листьев томатов, а повышает эти показатели, часто смещая их в более поздние фазы развития. Это свидетельствует о том, что под влиянием удобрений повышается жизнеспособность листьев, оттягивается старение, тем самым удлиняется период плодоношения.

Селекционно-семеноводческая станция
овоще-бахчевых культур МСХ АрмССР

Поступило 3.IV 1975 г.

Գ. Ա. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

# ՀԱՆՔԱՅԻՆ ՊԱՐԱՐՏԱՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՏՈՄԱՏԻ ՏԱՐԲԵՐ ՍՈՐՏԵՐԻ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԱՃԻ ԵՎ ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶԻ ՎՐԱ


## Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Ուսումնասիրվել է պարարտացման (NPK) ազդեցությունը տոմատի վաղահաս (Արաքս—322), միջահաս (Մասիսի—202) և ուշահաս (Շտամբովի—152) սորտերի տերևային մակերեսի կազմակերպման և ֆոտոսինթետիկ գործունեության վրա։ Փորձերի արդյունքներից պարզվել է, որ ծաղկման փուլում ամենամեծ տերևային մակերես կազմակերպում է Մասիսի—202-ը, այն ժամանակ, երբ պտղաբերման փուլում առաջնությունը պատկանում է Արաքս—322-ին, ապա՝ Շտամբովի—152-ին։*

*Ստացված արդյունքների հիման վրա եզրակացվում է, որ հանքային պարարտանյութերով լիարժեք սնման շնորհիվ տոմատի ցանքատարածություններում աճման և զարգացման համար ստեղծվում են լավագույն պայմաններ, բարձրանում է բույսերի կենսունակությունը, կանխվում է նրանց ժամանակից շուտ ծերացումը և երկարում է պտղաբերման ժամանակաշրջանը։*


## Л И Т Е Р А Т У Р А


1. *Авакян А. Г.* Докт. дисс., Ереван, 1964.
2. *Гатаулина Г. Г., Бережная Л. Г.* Докл. ТСХА, 122, 1966.
3. *Ермолаева Е. А.* Эксперимент. Ботаника. 22, 1956.
4. *Журбицкий З. И.* Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М.,: 1963.
5. *Журбицкий З. И., Журбицкая Л. И.* Физиология сельскохозяйственных растений. 8, М., 1970.
6. *Казарян В. О.* Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
7. *Казарян В. О.* Старение высших растений. М., 1969.
8. *Кружилин А. С., Шведская З. М.* Физиология сельскохозяйственных растений. 8. М., 1970.
9. *Литвиненко А. И.* Тр. Харьковск. СХИ 1960.
10. *Лукьянюк В. И., Василенко И. И.* Изв. ТСХА, 2 (51), 1963.
11. *Любименко В. Н.* Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М., 1935
12. *Максимович А. Е.* Физиология сельскохозяйственных растений. 7, М., 1968.
13. *Ничипорович А. А.* 15-ые Тимирязевские чтения. М., 1956.
14. *Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П.* Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., 1961.
15. *Ничипорович А. А.* Физиология сельскохозяйственных растений. 1, М., 1967.
16. *Оканенко А. С.* Тр. НФРа, 10, 1955.
17. *Прянишников Д. Н.* Избр. соч. 3, М., 1952.
18. *Ржанова Е. И., Ахундова В. А., Шалыганова А. Н.* Сельскохозяйственные растения. 6, М., 1970.
19. *Чатский И., Славик Б.* Biol. plantarum. 2 (2), 1960.
20. *Singh B. N., Lal K. N.* Ann Bot. 49, 144, 1935.
21. *Mackinney G.* Journ. Biol. chen, 140, 1, 1941.
22. *Murnlek A. E.* Plant Physiol, 7, 1, 1932.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

УДК 612.826+612.822.3

## КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

Г. М. КАЗАРЯН, А. А. ГАРИБЯН, А. Г. КАЗАРЯН

# К ФУНКЦИОНАЛЬНЫМ СВЯЗЯМ АМИГДАЛЫ СО СТРИОПАЛЛИДАРНОЙ СИСТЕМОЙ

На основе сравнительно-анатомических данных утвердилось мнение, что наряду с хвостатым и чечевицеобразным ядрами в состав полосатого тела входит и амигдалярный комплекс [1]. В этом плане представляют интерес взаимоотношения ядер амигдалярного комплекса с нео- и палеостриатумом.

*Материал и методика.* Исследования проводились на 20 кошках методом вызванных потенциалов. Опыты велись под нембуталовым наркозом (40 мг/кг внутрибрюшинно). Электроды для отведения и раздражения изучаемых структур вводились в мозг животных по стереотаксическим координатам атласа мозга кошки [4]. После завершения экспериментов мозг каждого животного подвергался морфологическому исследованию для верификации полученных результатов.

*Результаты и обсуждение.* Опыты показали, что при раздражении головки хвостатого ядра одиночными прямоугольными импульсами тока (7—8 в, 0,3 мсек) в ипсилатеральном центральном ядре амигдалярного комплекса появляются четкие позитивные колебания потенциала (110 мкв), сменяющиеся негативными (100 мкв) с латентным периодом 10 мсек. Продолжительность ответа составляла 120 мсек (рис. 1).

При парном раздражении головки хвостатого ядра, в зависимости от интервала времени между первым и последующим стимулами, ответ на второе раздражение претерпевает изменения, выражающиеся в том, что по мере сокращения интервала между стимулами амплитуда второго ответа уменьшается. Когда же межимпульсный интервал достигает 20 мсек, наоборот, обнаруживается увеличение регистрируемого ответа. Так, если амплитуда второго ответа при межимпульсном интервале 240 мсек составляла 100 мкв, то при интервале 20 мсек—125 мкв.

При раздражении же центрального ядра амигдалы (7 в, 0,3 мсек) в головке хвостатого ядра регистрируются коротколатентные потенциалы в виде положительного колебания с латентным периодом 13—15 мсек и амплитудой 80 мкв (рис. 1). При парном раздражении центрального ядра амигдалы ответы в хвостатом ядре уменьшаются по мере сближения стимулов. При межимпульсном интервале в 1—2 мсек наблюдается некоторое увеличение второго ответа в головке хвостатого ядра.

Такого рода закономерности были выявлены и при изучении взаимоотношений между путаменом и амигдалярным комплексом [2].

При раздражении палеостриатума (10 в, 0,3 мсек) в латеральном ядре амигдалярного комплекса регистрируются сложные ответы в виде

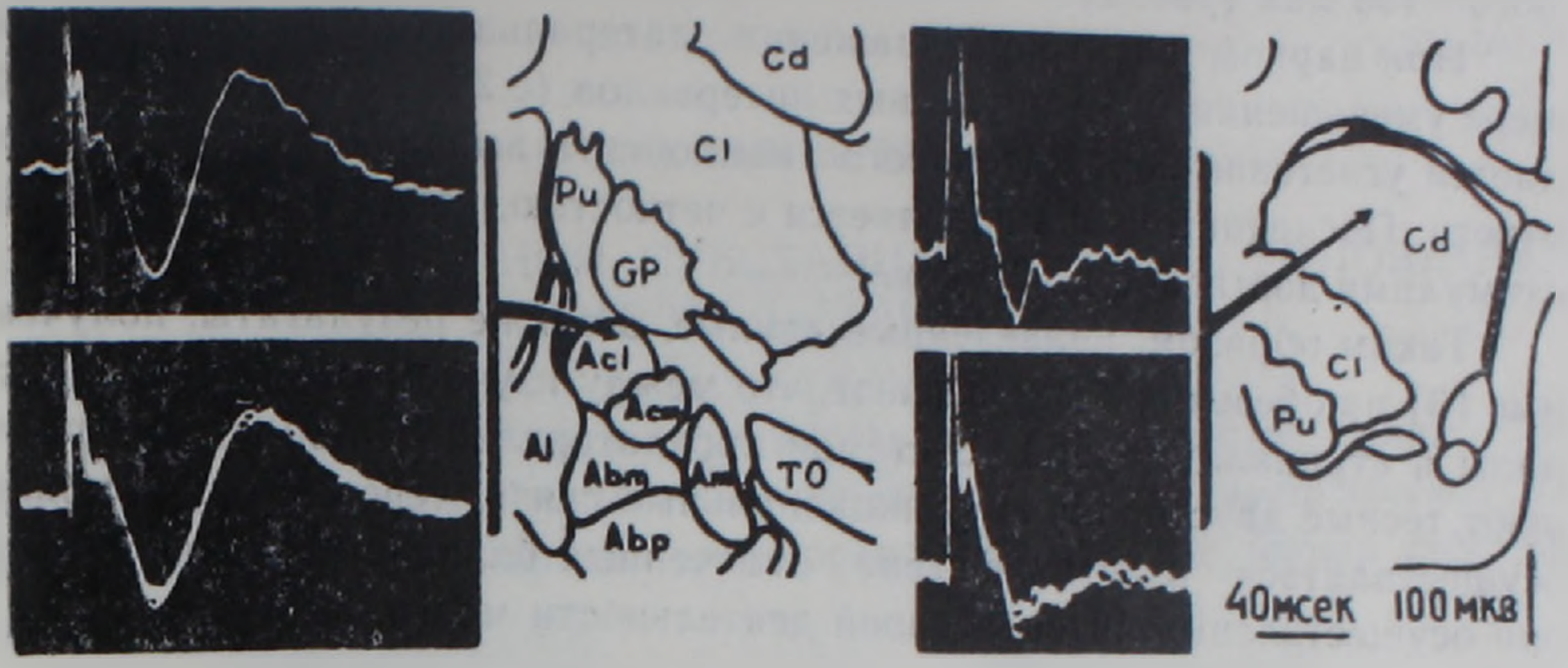



Рис. 1. Вызванные потенциалы в центральном ядре амигдалы (слева) при стимуляции головки ипсилатерального хвостатого ядра и в головке хвостатого ядра на стимуляцию амигдалы (справа) ипсилатеральной стороны. На схемах стрелками обозначены точки стимуляции и отведения потенциалов. Обозначения: Acl—центральное ядро амигдалы, Al—латеральное ядро амигдалы, Cd—хвостатое ядро, Pu—путамен, GP—паллидум.

негативно-позитивного колебания потенциала с латентным периодом 7—8 мсек (амплитудой негативного колебания—260 мкв, позитивного—150 мкв). Продолжительность всего ответа—120 мсек (рис. 2).

Парное раздражение паллидума с межимпульсным интервалом 10 и меньше мсек приводит к усилению вызванного в латеральном ядре амигдалы ответа.

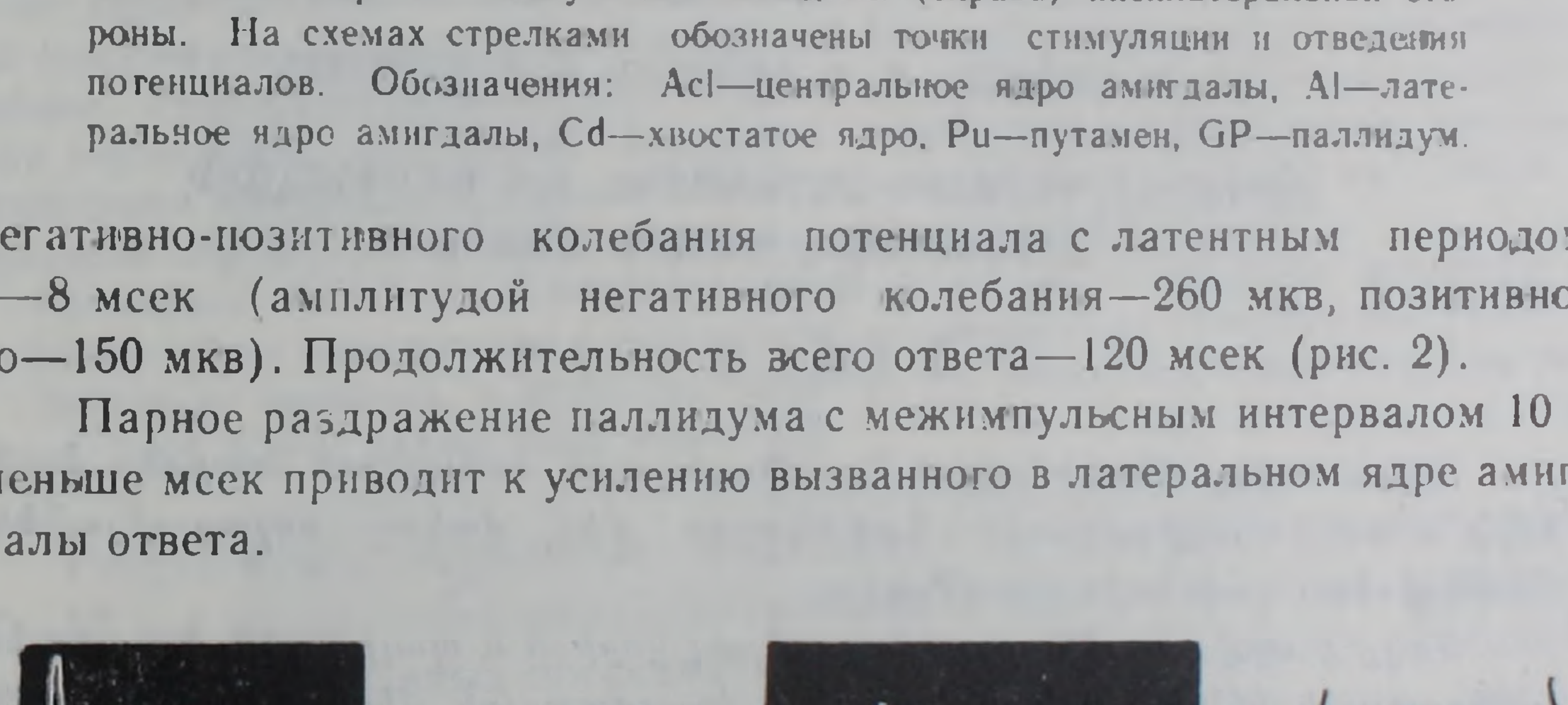



Рис. 2. Вызванные потенциалы в латеральном ядре амигдалы (слева) на стимуляцию ипсилатерального паллидума и в паллидуме (справа) на стимуляцию латерального ядра амигдалы ипсилатеральной стороны. На схемах стрелками обозначены точки стимуляции и отведения потенциалов. Обозначения см. на рис. 1.

При раздражении же латерального ядра амигдалы в паллидуме ипсилатеральной стороны регистрируются позитивно-негативные колебания потенциала с латенцией 13—14 мсек, продолжительностью 130 мсек. Амплитуда положительного колебания составляла 75 мкв, а отрицательного—150 мкв (рис. 2).

При парном электрораздражении латерального ядра амигдалы по мере уменьшения межимпульсных интервалов (с 240 до 20 мсек) наблюдается угнетение положительного компонента вызванного в паллидуме ответа. Последний вновь появляется с четкостью, когда интервал между стимулами достигает 1—2 мсек.

Таким образом, приведенные данные, а также результаты, полученные [3] на обезьянах, показывают, что между изучаемыми ядрами амигдалы и стриаллидарной системой ипсилатеральной стороны существуют тесные двусторонние функциональные связи, через которые может осуществляться взаимодействие отмеченных базальных образований при осуществлении интегративной деятельности мозга.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 28.VII 1975 г.

Գ. Մ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ա. Ա. ՂԱՐԻԲՅԱՆ, Ա. Գ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

## ՍՏՐԻՈՊԱԼԻԴԱՐԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ՀԵՏ ԱՄԻԳԴԱԼԱՅԻ ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ԿԱՊԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Աշխատանքը վերաբերվում է ամիգդալային կոմպլեքսի տարբեր կորիզների և ստրիոպալիդարային համակարգի մեջ մտնող դոյացությունների ֆունկցիոնալ փոխհարաբերությանը։*

*Յույց է տրված ամիգդալայի լատերալ կորիզի և պալիդումի, ինչպես նաև ամիգդալայի կենտրոնական կորիզի և կաուդատուսի միջև գոյություն ունեցող կարճատև լատենտային կապի առկայությունը։*

*Ստացված արդյունքները և մեր կողմից պուտամենի հետ ամիգդալայի լատերալ կորիզի ունեցած փոխադարձ կապի բացահայտումը, հնարավորություն են տալիս խոսելու ուղեղի ինտեգրատիվ գործունեության մեջ վերոհիշյալ ենթակեղևային կառուցվածքների նշանակության մասին։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Гринштейн А. М.* Пути и центры нервной системы. М., 1946.
2. *Казарян Г. М., Казарян А. Г., Гарибян А. А.* Биологический журнал Армении, 28, 7, 1975.
3. *Adey W. R.* International review of Neurobiology, 1, 15—20, 1959.
4. *Jasper H., Ajmone-Marsan C.* A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1954.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

## КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.1

В. Н. БАЯНДУРОВ

# ВЗАИМОСВЯЗЬ ЧЕРНОЙ СУБСТАНЦИИ С КОРОЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА У КОШЕК

Учитывая недостаточную изученность связи черной субстанции с корой головного мозга [1, 2, 4], мы провели электрофизиологическое исследование функционального взаимоотношения коры с черной субстанцией кошки.

*Материал и методика.* Опыты проводились на взрослых кошках весом 2.5—3.5 кг, под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) методом вызванных потенциалов. Для раздражения черного тела использовались биполярные электроды, изготовленные из нихромовой проволоки диаметром 0,25 мм, изолированной по всей поверхности, за исключением кончика. Регистрация ответов черной субстанции производилась этими же электродами монополярно. Регистрация активности и раздражение коры осуществлялись серебряными электродами с шарообразными кончиками диаметром 1—1,5 мм. Индифферентный электрод располагался в кости над лобной пазухой.

Регистрация вызванных потенциалов производилась на универсальном осциллографе фирмы «Диза электроника», а раздражение—универсальным стимулятором УС-5.

Электроды вводились в изучаемую структуру по стереотаксическим координатам (Fr=6, L=4, H=4) атласа мозга кошки [3].

*Результаты и обсуждение.* Одиночное раздражение черного тела (7—10 в, 1 мсек) приводило к появлению на ипсилатеральной стороне коры четких вызванных потенциалов в районе сигмовидной и передней эктосильвиевой извилин (рис. 1А). Ответы во всех областях имели короткую латенцию (5—7 мсек) и почти одинаковую форму—низкоамплитудную коротколатентную позитивность, переходящую в негативную волну, за которой следовала слабая длительная (40—50 мсек) позитивная волна.

В височной области ответ появлялся в виде начального коротколатентного зубца, переходящего в двугорбую негативную волну. За этой негативной волной опять следовало слабое позитивное колебание потенциала.

При частотном раздражении до 5 гц наблюдалось увеличение нигро-кортикального ответа, а при дальнейшем повышении частоты амплитуда ответов постепенно уменьшалась. Вторая положительная волна полностью исчезала при 30 гц, а первичный позитивный компонент был слабо выражен.

Для дальнейшего изучения характера нигро-кортикального ответа проводились опыты с парным раздражением черной субстанции.

Результаты опытов показали, что при подаче парных импульсов ответ на тестирующее раздражение начиная с 200 мсек интервала уменьшается. Одновременно меняется и форма ответа: это выражается в уменьшении и исчезновении первой позитивной волны в интервале 120 мсек между стимулами. При дальнейшем уменьшении интервала происходит прогрессивное уменьшение амплитуды негативной фазы тестируе-

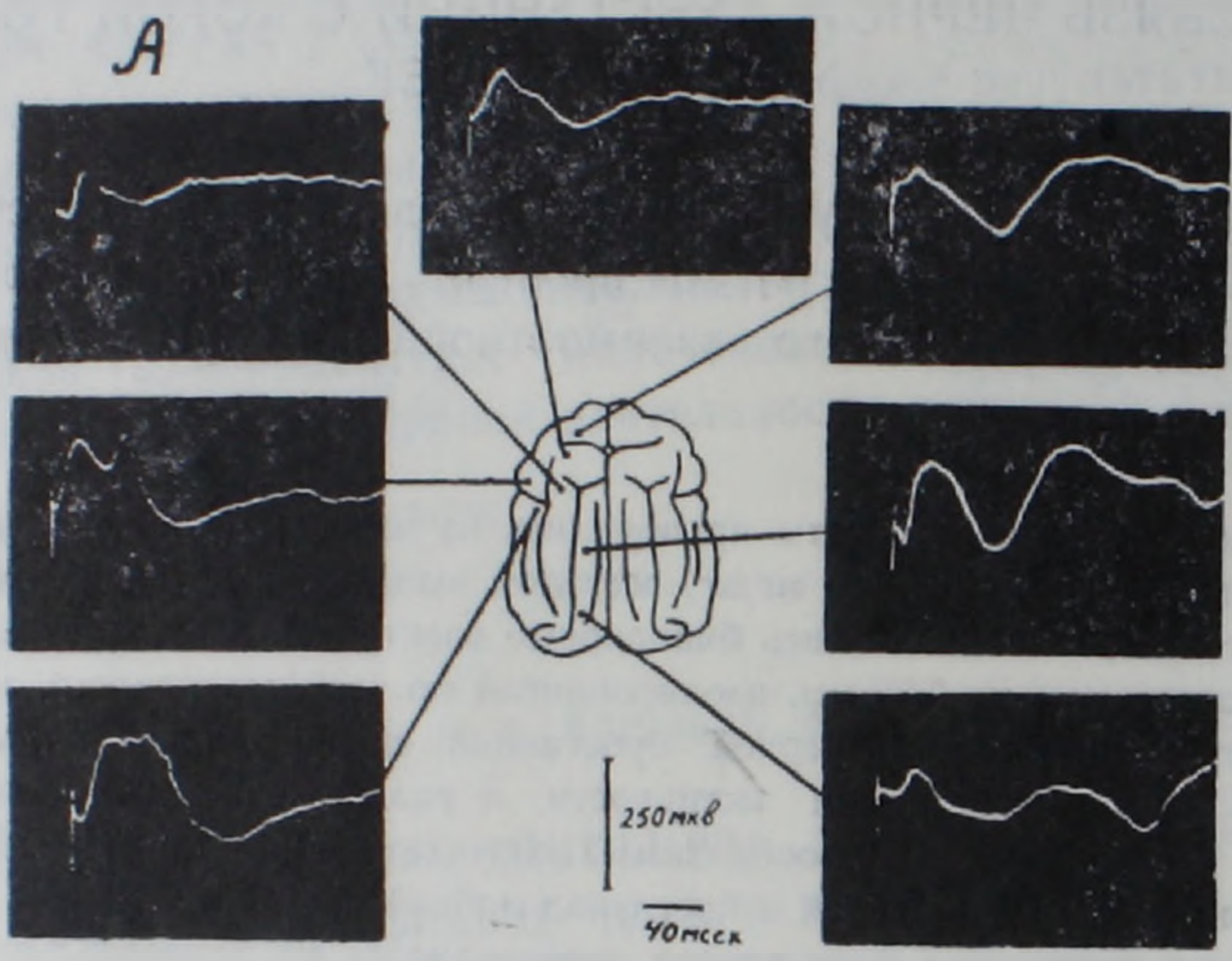



Рис. А—вызванные потенциалы в разных областях ипсилатеральной коры при одиночном раздражении черного тела. Б—вызванные ответы в черной субстанции на одиночное (а) и частотное раздражения ипсилатеральной I соматосенсорной коры (б—5 гц, в—8 гц).

мого ответа, который достигает максимума в интервале 80—50 мсек. В условиях малых интервалов между стимулами (1,0—0,2 мсек) наблюдается резкое облегчение суммарного ответа, выражающееся в увеличении амплитуды, главным образом негативной и отчасти длиннолатентной позитивной волны.

Полученные данные показывают, что черная субстанция имеет широкие эфферентные связи с корой головного мозга, причем эти связи особенно сильно выражены между черной субстанцией и сенсомоторной корой.

Во второй серии опытов было установлено, что на раздражение коры головного мозга в черной субстанции появляются ответы позитивно-негативной конфигурации с латенцией 6—8 мсек.

При повышении частоты раздражения ответ угнетается, причем сначала угнетается негативная волна, затем и положительная.

Таким образом, приведенные данные показывают, что черная субстанция имеет не только мощные эфферентные связи с корой, но и получает афференты от сенсомоторной области коры больших полушарий головного мозга.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 29.V 1975 г.

Վ. Ն. ԲԱՅԱՆԴՈՒՐՈՎ

## ՍԵՎ ՄԱՐՄՆԻ ՓՈԽԱԴԱՐՁ ԿԱՊԸ ՄԵՋ ԿԻՍԱԳՆԴԵՐԻ ԿԵՂԵՎԻ ՀԵՏ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Ուսումնասիրվել է սև մարմնի և կեղևի փոխադարձ կապը կատուների մոտ։ Էլեկտրաֆիզիոլոգիական մեթոդներով հայտնաբերվել է, որ սերտ ֆունկցիոնալ կապեր գոյություն ունեն կեղևի սենսոմոտոր շրջանի և սև մարմնի միջև։*

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Ермолаева В. Ю.* Корковая регуляция деятельности подкорковых образований головного мозга. Тбилиси, 1968.
2. *Кукушев Л. А.* Структура двигательного анализатора. М., 1968.
3. *Jasper H. H., Ajmone-Marsan C.* A stereotaxic atlas of the brain of the cat. Ottawa, 1964.
4. *Laursen A. M.* Acta physiol. scand, 59, 1963.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

## КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 638.3

Р. Н. САРКИСОВ

# К ВОПРОСУ О ЛЕТНЕМ ХРАНЕНИИ ЯИЦ АРАРАТСКОЙ КОШЕНИЛИ

Как известно [2—4], в естественных условиях самка араратской кошенили откладывает в земле яйца в сентябре—октябре. Из этих яиц к концу апреля—началу мая начинается вылупление личинок. Процесс вылупления обычно заканчивается к середине мая.

Для искусственного разведения араратской кошенили большое значение имеет получение живых личинок не только весной, но и в течение всего года. Это даст возможность проводить заражение кормовых растений в любые удобные сроки.

Цель настоящей работы состояла в выяснении возможности хранения яиц араратской кошенили в весенне-летне-осенний периоды и получения из них живых личинок.

*Материал и методика.* В конце апреля в поле было собрано свыше 600 кладок араратской кошенили. Кладки были разбиты на 4 группы (по 150 в каждой) и помещены в холодильник для хранения при температурных режимах 4, 0, —8, —14°С. Начиная с третьей декады июня раз в 15 дней из холодильника извлекалось по 10 кладок из каждого варианта опыта и инкубировалось при комнатной температуре (24—28°С). В процессе инкубации комья земли с заключенными в них кладками ежедневно увлажнялись для предотвращения подсыхания яиц. В качестве контроля использовались кладки, собранные в поле перед самым началом вылупления личинок и хранящиеся при комнатной температуре. В дальнейшем устанавливался процент вылупления личинок в зависимости от сроков и температуры хранения яиц и дружность вылупления.

Дружность вылупления определялась по следующим формулам (1): $M = \frac{\Sigma pW}{n}$ и $B = \frac{\Sigma p\,(a)}{n}$, где W—день выхода личинок, p—количество вылупившихся личинок, a—разность между M и W. Чем больше значение B, тем ниже этот показатель.

Обобщенные данные приведены в таблице.

*Результаты и обсуждение.* Как и следовало ожидать, во всех вариантах опыта наилучший выход личинок наблюдался при меньших сроках хранения яиц (57—66 дней). Увеличение сроков хранения приводит к существенному снижению количества вышедших личинок, которое, однако, происходит по-разному в зависимости от температурного режима хранения яиц. Как показывают данные, наиболее оптимальными температурами являются 0 и —8°С. При этих температурных режимах наблюдается наибольший выход личинок как при коротких (93—101 день),

Таблица

Выход личинок араратской кошенили в зависимости от температуры и сроков хранения яиц

| Температура хранения яиц | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| +1 | Продолжительность хранения, дни | 64 | 73 | 85 | 94 | 109 | | | |
| | Общее количество яиц | 969 | 1145 | 1075 | 1267 | 179 | | | |
| | Количество вылупившихся личинок | 273 | 303 | 175 | 121 | 90 | | | |
| | % вылупления | 28,2 | 26,5 | 16,3 | 9,6 | 5,02 | | | |
| | Дружность вылупления | 1,457 | 1,733 | 1,165 | 1,569 | 1,013 | | | |
| 0 | Продолжительность хранения | 57 | 66 | 78 | 93 | 108 | 126 | 148 | 169 |
| | Общее количество яиц | 1116 | 1778 | 1020 | 1478 | 1328 | 1383 | 1200 | 1711 |
| | Количество вылупившихся личинок | 737 | 1405 | 617 | 716 | 481 | 751 | 369 | 94 |
| | % вылупления | 66,0 | 79,0 | 60,5 | 48,4 | 36,2 | 54,3 | 30,8 | 12,6 |
| | Дружность вылупления | 1,258 | 1,013 | 1,513 | 1,976 | 2,346 | 1,558 | 1,612 | 2,265 |
| —8 | Продолжительность хранения | 64 | 73 | 85 | 101 | 116 | 133 | 147 | 170 |
| | Общее количество яиц | 1056 | 1915 | 1222 | 1355 | 1455 | 1414 | 1576 | 1675 |
| | Количество вылупившихся личинок | 815 | 1209 | 761 | 776 | 868 | 597 | 577 | 38 |
| | % вылупления | 77,2 | 63,1 | 62,3 | 57,3 | 59,7 | 42,2 | 36,6 | 2,3 |
| | Дружность вылупления | 1,161 | 1,679 | 1,514 | 1,690 | 2,084 | 3,656 | 3,031 | 2,321 |
| —14 | Продолжительность хранения | 64 | 69 | 81 | | | | | |
| | Общее количество яиц | 890 | 949 | 547 | | | | | |
| | Количество вылупившихся личинок | 394 | 146 | 94 | | | | | |
| | % вылупления | 44,3 | 15,4 | 17,2 | | | | | |
| | Дружность вылупления | 1,576 | 0,968 | 1,063 | | | | | |
| Контроль | Общее количество яиц | 414 | | | | | | | |
| | Количество вылупившихся личинок | 298 | | | | | | | |
| | % вылупления | 71,98 | | | | | | | |
| | Дружность вылупления | 0,771 | | | | | | | |

так и при более длительных (147—148 дней) сроках хранения яиц. Так, при хранении яиц в течение 93—101 дня (при температуре 0 и —8°С) выход личинок в среднем составлял 64,2%. С увеличением сроков хранения (108—148 дней) количество вышедших личинок колебалось в пределах 30,8—36,6%. Таким образом, хранение яиц при температурах 0 и —8°С позволяет получать живые личинки араратской кошенили в достаточном количестве на протяжении пяти месяцев, вплоть до середины

октября, т. е. до того периода, когда в естественных условиях самками уже бывают отложены яйца следующей генерации.

Худшие результаты отмечаются в случаях хранения яиц при температурах 4 и —14°С, особенно при —14°С. Спустя 96 дней после начала хранения выход живых личинок прекращается. Выход личинок из яиц, хранящихся при 4°, после 109 дней падает до 5,02%.

В дружности вылупления большой разницы по вариантам опыта нет. Необходимо отметить лишь незначительную тенденцию к увеличению длительности вылупления при продолжительных сроках хранения яиц.

Таким образом, для хранения яиц араратской кошенили весеннего сбора оптимальными можно считать температуры от 0 до —8°С. При этих температурных режимах хранения обеспечивается в период с мая по октябрь выход достаточного количества живых личинок для проведения искусственного заражения кормовых растений.

Р. Н. САРКИСОВ

## АРАРАТЯН ՈՐԴԱՆ ԿԱՐՄՐԻ ՁՎԵՐԻ ԱՄԱՌԱՅԻՆ ՊԱՀՊԱՆՄԱՆ ՀԱՐՑԻ ՇՈՒՐՋ

### Ա մ փ ո փ ո ւ մ

*Արարատյան որդան կարմրի գարնանային հավաքի ձվերի պահպանման օպտիմալ ջերմաստիճանը կարելի է համարել 0-ից մինչև—8°։ Ձվերի պահպանումը այսպիսի ռեժիմի պայմաններում ապահովում է բավականաչափ քանակությամբ կենդանի թրթուրների դուրս գալը մայիսից մինչև հոկտեմբեր, կերաբույսերի արհեստական վարակման համար։*

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Михайлов Е. Н.* Грена. Ташкент, 1935.
2. *Саркисов Р. Н., Севумян А. А., Мкртчян Л. П.* Биологический журнал Армении, 27, 2, 1974.
3. *Саркисян С. М., Саркисов Р. Н., Тер-Григорян М. А., Севумян А. А., Галфаян Х. К., Мкртчян Л. П.* Мат-лы VII съезда Всесоюзн. энтомологического общества, Л., 1975.
4. *Тер-Григорян М. А.* Тр. IV Закавк. конф. по истории науки, Ереван, 1972.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

## КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 635.9

П. К. МЕЛИК-ОГАНДЖАНЯН

# ВНЕДРЕНИЕ ДИКОРАСТУЩИХ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В ПРАКТИКУ ОЗЕЛЕНЕНИЯ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ И ПРОМЫШЛЕННЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ

На основании наших многолетних испытаний по внедрению дикорастущих видов мы рекомендуем приводимые ниже декоративные растения внести в культуру озеленения городов, населенных пунктов и промышленных предприятий Павлодарской области.

Эти растения значительно удлиняют декоративный эффект наших парков, садов и цветников. Многие из них, благодаря большой выносливости при низких температурах и красивым крупным цветам, являются прекрасными декоративными растениями не только для климатических условий Павлодарской области, но и для более северных районов страны.

Предлагаемые для внедрения в культуру высокодекоративные представители Казахстанской флоры разбиты нами на несколько групп.

**Группа ранневесеннего цветения.** Рост растений этой группы начинается в условиях Павлодара очень рано, сразу же после оттаивания снега. Первые цветки появляются в конце апреля—начале мая. Эти растения могут использоваться в групповых, бордюрных и одиночных посадках.

Бадан толстолистный (Bergenia crassifolia (L.) Fritich), касатик низкий, степные петушки (Iris pumila L.), касатик сибирский (Iris sibirica L.), пион—марьин-корень (Paeonia anomala L.), сон трава, прострел раскрытый (Pulsatilla patens (L.) Mill.), тюльпан Грейга (Tulipa greigii Regel), тюльпан Королькова (Tulipa korolkovii Regel), тюльпан поникающий (Tulipa patens Agardh), тюльпан Шренка (Tulipa schrenkii Regel).

**Группа летнего цветения.** Группу растений летнего цветения мы рекомендуем использовать для оформления второстепенных участков в парках и садах ландшафтного типа.

Эта группа менее декоративная, но в сочетании с первой может быть с успехом использована.

Астра альпийская (Aster alpinus L.), тысячелистник обыкновенный (Achillea millefolium L.), тысячелистник чихательный (Achillea

ptarmica L.), лук голубой (Allium coeruleum Pall.), лук молочноцветный (Allium galanthum Kar. et Kir.), лук скорода (Allium schoenoprasum L.), лук душистый (Allium odorum L.), василек русский (Centaurea ruthenica L.), мордовник круглоголовый (Echinops sphaerocephalus L.), герань луговая (Geranium pratense L.), борщевик сибирский (Heracleum sibiricum L.), вечерница, ночная фиалка (Hesperis matronalis L.), девясил высокий (Inula helenium L.), девясил иволистный (Inula salicina L.), хатьма тюрингенская (Lavatera thuringiaca L.), лилия кудреватая (Lilium martagon L.), плакун-трава, плакун ивовый, плакун иволистный (Lythrum salicaria L.), мак голостебельный (Papaver nudicaule L.), скабиоза желтая (Scabiosa ochroleuca L.), вероника седая (Veronica incana L.), вероника длиннолистная (Veronica longifolia L.), вероника колосистая (Veronica spicata L.).

**Группа летне-осеннего цветения.** Галателла бесточечная (Galatella fastigiata (Ledeb.) Nees), галателла точечная (Galatella punctata Lindl.).

**Группа коврово-бордюрных многолетников.** Гвоздика-травянка (Dianthus deltoides L.), гвоздика пышная (Dianthus superbus L.), гвоздика разноцветная (Dianthus versicolor Fisch.), очиток живучий (Sedum aisoon L.), очиток помесный (Sedum hybrdum L.), красная заячья капуста (Sedum purpureum (L.) Schult.).

**Группа растений, используемых для среза и оформления.** Пупавка красильная (Anthemis tinctoria L.), водосбор железистый (Aquilegia glandulosa Fisch. et Link.), водосбор сибирский (Aquilegia sibirica Lam.). колокольчик скученный (Campanula glomerata L.), колокольчик репчатовидный (Campanula rapunculoides L.), живокость высокая (Delphinium elatum L.), Иван-чай, кипрей узколистный (Epilobium angustifolium L.), таволга шестилепестная, земляные орешки (Filipendula hexapetala Gilib.), таволга вязолистная, таволга пятилепестковая (Filipendula ulmaria (L.) Maxim.), краснодев желтый (Hemerocallis flava L.), горицвет, зорька халцедонская (Lychnis chalcedonica L.), поповник пижмолистный (Pyrethrum tanacetifolium DC.), мыльнянка лекарственная (Saponaria officinalis L.).

**Группа многолетников, используемых при составлении букетов, корзин.** Спаржа обыкновенная (Asparagus officinalis L.), спаржа персидская (Asparagus persicus Beker), качим высокий (Gypsophila altissima L.), качим метельчатый (Gypsophila paniculata L.), качим Патрэна (Gypsophila patrinii Ser.), качим волосовидный (Gypsophila tricohotoma Wend.), гониолимон татарский (Goniolimon tataricum (L.) Boiss.), кермек Гмелина (Limonium (Statice) gmelinii (Willd.) Kuntze).

**Группа вьющихся растений.** Хмель обыкновенный (Humulus lupulus S.).

Перечисленные представители дикорастущей флоры Казахстана устойчивы к местным неблагоприятным условиям. Перенесенные в куль-

туру, они требуют меньших затрат и времени по уходу, чем культивируемые ныне однолетние и ковровые растения. Размножение их возможно семенами и вегетативно. По многолетним наблюдениям, лучшие результаты получаются при посеве свежесобранных семян непосредственно в грунт. Время посевов растений с разновызревающими семенами—ориентировочно июль-август месяцы.

Растения с поздносозревающими семенами высеваются под зиму. Очень рентабельно также то, что представители местной флоры могут оставаться до 6—12 лет на одном месте без пересадки. Полный декоративный эффект наблюдается на 3—4-й год после посадки.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 11.XI 1974 г.

Փ. Կ. ՄԵԼԻՔ-ՕՀԱՆՋԱՆՅԱՆ

## ՎԱՅՐԻ ԱՃՈՂ ԴԵԿՈՐԱՏԻՎ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՆԵՐԴՐՈՒՄԸ ԲՆԱԿԱՎԱՅՐԵՐԻ ԵՎ ԱՐԴՅՈՒՆԱԲԵՐԱԿԱՆ ՁԵՌՆԱՐԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԿԱՆԱՉԱՊԱՏՄԱՆ ՄԵՋ

### Ամփոփում

*Բազմամյա ուսումնասիրությունների հիման վրա առաջարկվում է վայրի աճող դեկորատիվ բույսերի այն հիմնական տեսակաշարը, որը պիտանի է Պավլոդարի մարզի բնակավայրերի և արդյունաբերական ձեռնարկությունների կանաչապատման պրակտիկայում օգտագործելու համար։*

*Ուսումնասիրված բոլոր բույսերը բաժանվում են 7 դեկորատիվ խմբերի. ա) վաղ գարնանային, բ) ամառային, գ) ամառնա-աշնանային, ե) կտրման և ձևավորման, զ) ծաղկեփնջերի և զամբյուղների, է) փաթաթվողներ։*

*Ներմուծված տեսակների համեմատությամբ այս բույսերը աչքի են ընկնում դիմացկանությամբ, դեկորատիվ բարձր արժանիքներով և տնտեսական էֆեկտիվությամբ։*

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Базилевская Н. А.* Цьетоводство, 2, 1960.
2. *Лучник З. И.* Декоративные растения флоры горного Алтая. Изд-во с/х литературы, 1951.
3. *Павлов Н. В.* Флора центрального Казахстана. Изд-во АН СССР, 1938.
4. *Самусов Ф. Ф.* Цветоводство, 10, 1961.
5. Флора Казахстана. I—VI. Изд-во АН КазССР, 1956—1963.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
т. XXVIII, № 11, 1975

**РЕФЕРАТ**

УДК 542.944

А. А. ОРДУХАНЯН

## ЙОДИРОВАНИЕ ГОМОПОЛИМЕРОВ POLY U И POLY C

В последние годы в литературе появились данные о большой перспективности мечения биополимеров радиоактивным изотопом йода—йод-125—in vitro. Высокая удельная активность, высокоэнергетическое излучение, короткое время полураспада, а также дешевизна и доступность препаратов йода выгодно отличают его от других, применяемых в молекулярной биологии изотопов. Йодирование пока не получило должного распространения и в нашей стране еще практически не применяется.

Основным ограничением в применении йодирования являлась невозможность метки нуклеиновой кислоты в водных растворах. До последнего времени йодирование нуклеиновых кислот проводилось в органических растворителях. Использовались в основном N-йодсукцинимид и хлорид йода. Йодирование хлоридом йода требует превращения нуклеиновой кислоты в соль, растворимую в органических растворителях, что ведет к сильной деградации препарата. Йодирование N-йодсукцинимидом не ведет к деградации, но связываются малые количества йода.

Впервые удобный и доступный метод йодирования в водных растворах предложил Комерфорд в 1971 году. В нашей работе применяется модифицированная методика Комерфорда. Йодирование проводится как в растворах с большой ионной силой, так и в растворах деионизированной воды с малой ионной силой путем прогревания реакционной смеси при 60°С и pH 5, в присутствии $TeCl_3$, который, восстанавливаясь до TeCl, служит катализатором реакции. Йодирующим агентом служит КУ с примесью $Na^{125}J$. Для отщепления нестабильно связанного йода проводится вторичное прогревание при pH 9. Йодированный полирибонуклеотид очищается от непрореагировавшего йода и других низкомолекулярных компонентов смеси гель-фильтрацией на колонке с сефадексом.

Реакционная смесь, наряду с высокомолекулярным компонентом, содержит низкомолекулярный компонент, который является деградировавшим в процессе йодирования гомополимером. Степень деградации коррелирует с концентрацией КУ, хотя частичная деградация имеет место уже при прогревании с одним $TeCl_3$. При одинаковых условиях poly C деградирует заметно меньше poly U. Оптимальными оказались конечные концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ М КУ и $5 \cdot 10^{-4}$ М $TeCl_3$. В идентичных условиях poly C метится на порядок лучше poly U. Согласно нашим

данным, достижение удельной активности порядка $10^6$—$10^8$ $\frac{\text{срт}}{\text{мкг}}$ является возможным при использовании достаточного количества «горячего» йода. Йодированные гомополимеры оказались весьма чувствительными к действию панкреатической РНК-азы А, что открывает большие перспективы для использования их в молекулярной биологии. Гибридизация с комплементарным гомополимером снимает чувствительность к РНК-азе и значительно повышает стабильность препарата. После гибридизации дальнейшего отщепления йода не наблюдается.

Йодирование биополимеров находит все более широкое применение в молекулярной биологии. Особенно перспективно использование йодированных препаратов в экспериментах с молекулярной гибридизацией, для ген-локализации, в иммунно-химических реакциях и т. д.

Страниц 6. Библиографий 7. Таблиц 3. Иллюстраций 5.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 16.VI 1975 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНИТИ.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

РЕФЕРАТ

УДК 535.217.612.84

Л. П. КИШИНЕВСКИЙ, С. А. САРКИСЯН, Э. С. БАРХУДАРОВ

# ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ФИЗИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СЕТЧАТКИ ГЛАЗ

Нами была поставлена задача исследовать электрические, фотоэлектрические свойства сетчатки глаз различных животных, эффект Холла и электро-оптический эффект для выявления некоторых сторон протекающих в ней фотоэлектрических процессов, связанных с фотовосприятием.

В качестве объекта исследования были выбраны свежепрепарированные и сухие (высушиваемые в комнатных условиях в течение 5-ти суток) темноадаптированные сетчатки глаз лягушек (Rana temporaria), голубей (Columba zivia), рыб, (карп), кур, фасеточных глаз насекомых, родопсина и суспензии внешних сегментов фоторецепторов, приготовляемых по описанным в литературе методикам.

Исследования эффекта Холла позволили определить знак носителя заряда, который был подтвержден также при изучении кинетики фототока сетчатки,—электронный; подвижность носителя заряда $\mu \approx 1 \div 2 \cdot 10^{-2}$ см$^2$/в. сек, что хорошо согласуется с данными Фалк и Фатт, полученными высокочастотными методами ($\mu \approx 10^{-2}$ см$^2$/в. сек), которые интерпретируются ими как промежуточные между электронными подвижностями и подвижностью ионов в водной среде. Определена также концентрация носителей заряда (n) в сетчатке глаз лягушек, $n \approx 10^{14} \div 10^{17}$ заряд/см$^3$ и $n_{ср} = 10^{16}$ заряд/см$^3$. Исследование проводимости и фотопроводимости особенно интересным оказалось в отношении свежеизолированных сетчаток глаз лягушек в продольном направлении, т. е. когда направление света и электрического поля совпадает с длинными осями фоторецепторов. Из кинетических характеристик, на основе сравнения с таковыми органических и неорганических полупроводников, удалось сделать вывод о наличии эффекта прилипания неравновесных носителей заряда на ловушках, а также удалось установить влияние электрического поля и функционального состояния сетчатки на кинетику фототока. Применение «совмещенных систем» позволило выявить более точно вид спектральной характеристики фототока сетчатки, которая хорошо согласуется со спектром родопсина.

Особо интересными оказались вольт-амперные характеристики темновой и фотопроводимости в режиме «генератора постоянного тока» и в области малых электрических полей ($\pm 10$ в.). Здесь наблюдалось рез-

кое возрастание фототока в области, предшествующей переключению, что указывает, по-видимому, на триггерный характер работы сетчатки; в вольт-амперной характеристике темнового тока имеет место падающая ветвь. Обнаружено также изменение «тока покоя» и постоянного потенциала в зависимости от начальных условий. Применение «совмещенных систем», состоящих из сетчатки и стеклообразного фотополупроводникового слоя, выявило передачу сетчаткой своих триггерных свойств всей системе.

Изучение влияния электрического поля на оптические свойства изолированных сетчаток обнаружило прежде всего существование квадратичного электро-оптического эффекта в них, который проявлялся как в изменении спектра сетчатки (уменьшение ширины спектральной полосы, сдвиг ее в коротковолновую сторону при приложении электрического поля, сдвиг максимума в коротковолновую сторону при приложении поля на 15÷20 нм), так и в уменьшении оптической плотности сетчатки под действием электрического поля. Изменение оптической плотности под действием поля наблюдается только в отношении монохроматического света, характерного для максимального поглощения главного фоточувствительного пигмента исследуемой зрительной системы, что указывает на отношение эффекта к зрительному пигменту. Наиболее сильный эффект наблюдается в области биологических напряжений на сетчатке в продольном направлении, что говорит о возможности отношения эффекта к процессам в сетчатке in vivo.

Страниц 23. Библиографий 53. Иллюстраций 12.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступило 12 V 1975 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНИТИ.

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVIII, № 11, 1975

НАУЧНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

# ИРАНСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ОХРАНЕ ПРИРОДЫ

В Иране состоялась научная конференция по охране и рациональному использованию природных ресурсов засушливых районов Среднего Востока и Юго-Западной Азии. Конференция была созвана Иранским правительством совместно с Международным союзом охраны природы и природных ресурсов. В работе ее принимали участие официальные делегаты Ирана, Ирака, Египта, Афганистана, Пакистана, Сирии, Иордании, Саудовской Аравии, Турции, Кувейта, Бахрейских островов, Советского Союза и др. стран.

Кроме официальных делегаций, в работе конференции участвовали представители ряда Международных организаций—ЮНЕСКО, ФАО, МСОП, ЮНЕП и др., а также ученые из США, Канады, Англии, Франции, Швейцарии, Италии, Швеции, Норвегии, Африки, Бангладеш. Официальным языком конференции был английский. Делегация Советского Союза была представлена двумя учеными—пишущим эти строки и А. К. Рустамовым.

В результате бурного развития научно-технического прогресса в последнее время обширные территории засушливых земель все больше и больше вовлекаются в хозяйственный оборот. Это обстоятельство постепенно усиливает воздействие антропогенного пресса—влияние на среду деятельности человека, которая приводит к нарушению экологического равновесия в экосистемах, вызывающему серьезную тревогу стран и народов. Вот почему научная конференция, посвященная проблеме охраны и рационального использования земельных ресурсов, пастбищных угодий, растительного покрова, животного мира стран Среднего Востока и Юго-Западной Азии, привлекла к себе всеобщее внимание и вызвала большой интерес.

Представитель Иранского правительства, доктор Искандар Фируз, открывая конференцию, выразил надежду, что такой представительный форум ученых заинтересованных стран Востока поможет разработать конкретные рекомендации, дающие возможность от примитивных форм эксплуатации природных ресурсов перейти к их разумному рациональному использованию в сочетании с охраной и воспроизводством растительных и почвенных ресурсов обширных засушливых и горных территорий стран Среднего Востока и Юго-Западной Азии.

В первые дни конференции был заслушан и широко обсужден целый ряд докладов, посвященных проблемам землепользования в связи с охраной почвенных ресурсов, улучшением пустынных, полупустынных и горных пастбищ, поднятием их продуктивности, борьбой с эрозией, реорганизацией и правильным планированием кочевого животноводства, изысканием источников воды и производством кормовых ресурсов и т. д. Это были доклады представителей ФАО из Парижа, МСОП из Швейцарии, Египта, Великобритании, Пакистана, Норвегии, Ирана и др., а также доклад представителя СССР, пишущего эти строки, посвященный проблеме охраны почв горных склонов и искусственного восстановления можжевеловых лесов и редколесий в засушливых горных районах как южных республик Советского Союза, так и соседних горных стран.

Следующая серия докладов была посвящена проблемам современного состояния и использования ресурсов животного мира. Этой теме был посвящен доклад второго советского делегата, А. К. Рустамова в соавторстве с А. К. Банниковым, освещающий опыт освоения засушливых и пустынных земель Средней Азии и Казахстана в связи с их орошением, охраной и обогащением животного мира, а также доклады представителей США, Франции, Ирана, Иордании, Пакистана, Швеции, рассматривав-

них серьезные вопросы охраны редких представителей животных, находящихся под угрозой исчезновения, охраны ценного генофонда редчайших животных и растений, являющихся достоянием всех стран. В ряде докладов рассматривались проблемы рационального использования растительных ресурсов, в частности, кормовых угодий, выдвигались вопросы создания в сухих безводных условиях искусственных пастбищ с использованием засухоустойчивых, ценных в кормовом отношении растений (доклады и выступления представителей Иордании, Ирака, Египта, Сирии, Афганистана, Пакистана, Ирака, Швеции и др.). Об охране биотических комплексов в сообществах, о создании международных резерватов и биосферных заповедников говорилось в докладах представителей Ирана, Франции, США, Пакистана и др.

В результате очень активного и делового обсуждения конференция приняла развернутые рекомендации, определяющие основные направления экологического подхода к проблемам охраны природных ресурсов, их обогащения и рационального использования в странах Среднего Востока и Юго-Западной Азии. Но, конечно, выполнение принятых рекомендаций во многом зависит от природных и социально-экономических условий, а также научно-технического уровня каждой страны.

В принятом документе красной нитью проходит идея о необходимости органического сочетания интересов охраны природы с разумным использованием пастбищных угодий, водных ресурсов, фауны и флоры, почвенного покрова.

Мы обратили внимание на широкое использование эльдарской сосны для озеленения дорог, сел и городов, для охраны оросительных систем эродированных склонов, что в засушливых условиях Ирана себя вполне оправдывает. Эльдарская сосна в некоторых наших среднеазиатских республиках также используется, но редко. В Иране мы видели сплошные, на десятках километров, очень плотные стены из эльдарской сосны иногда в сочетании с другими древесно-кустарниковыми породами. Было бы неплохо некоторые наши дороги обсадить эльдарской сосной, вместо практикуемых ныне лиственных пород, которые требуют много средств, внимания и на ряде участков себя не оправдывают.

Для нас большой практический интерес представляет вопрос о возможности создания в безводных пустынях искусственных пастбищ путем использования засухоустойчивых, приспособленных к таким условиям, и ценных в кормовом отношении растений. Известно, что скот у нас поднимается на горные пастбища ранней весной, вслед за таянием снега, так как в этот период нет кормов. Это приводит к тому, что еще неокрепшая альпийская растительность вытаптывается, происходит уплотнение еще мокрой почвы, начинается процесс заболачивания, и ценные в кормовом отношении злаковые и бобовые травы выпадают из травостоя, уступая место малоценным осокам. А если по примеру Ирана и других стран в пределах полупустынной зоны Араратской равнины мы создадим ранневесенние пастбища, это даст возможность нашим животноводам ранней весной на некоторое время задержать скот внизу, а тем временем на альпийских пастбищах земля высохнет, травостой окрепнет, что на много повысит продуктивность летних пастбищ и предупредит их заболачивание. В Тегеране мы посетили ряд лабораторий и музей охраны природы министерства по охране окружающей среды. В Иране издается специальный журнал по охране природы и природных ресурсов.

В заключение следует отметить, что Иранская конференция по охране и рациональному использованию природных ресурсов засушливых районов Среднего Востока и Юго-Западной Азии была весьма плодотворной, а активное участие нашей делегации вызвало большой интерес участников к нашей стране и к тем большим мероприятиям, которые проводятся в республиках Советского Союза. Мы установили деловые контакты с учеными дружественных нам стран Среднего Востока и Юго-Западной Азии.

Х. П. МИРИМАНЯН

## ԲՈՎԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆ


Կարապետյան Ս. Կ., Հարությունյան Ռ. Ա. *Պարանոցի սիմպաթիկ նյարդային հանգույցների դերը ջերմակարգավորման պրոցեսում* . . . . . . . . 3

Հակոբյան Ժ. Ի., Ղազարյան Մ. Գ. *Պոլիֆերմենտային կոմպլեքսներ. I.* . . . . 10

Վլասենկո Է. Վ., Ռոյտման Ի. Ռ., Ագլիվյան Ա. Ս. *β-ամինասպիրտների ցավազրկող հատկությունների ուսումնասիրություն* . . . . . . . . 18

Գրիգորյան Գ. Ե. *Ադապտիվ վարքաձևի սիստեմային կազմավորման նեյրոֆարմակոլոգիական անալիզ* . . . . . . . . . . . . 21

Տեր-Թադևոսյան Լ. Պ., Փարսադանյան Հ. Կ., Այունց Գ. Տ., Ասլանյան Ի. Հ. *Ֆոսֆոպրոտեին ֆոսֆատազայի առանձնահատկությունները հավի սաղմի հյուսվածքներում* 29

Դավթյան Լ. Վ., Գասպարյան Մ. Գ. *Սպիտակուցների բիոսինթեզը քլորոպլաստներում և էթանոլամինի ազդեցությունը այդ պրոցեսում* . . . . . . . 36

Ավագյան Ա. Գ., Սեմիրջյան Ս. Պ., Հովհաննիսյան Ա. Գ., Նոր-Արևյան Ն. Գ. *Սերմերի նախացանքային ճառագայթման ազդեցությունը բադրիջանի բերքատվության վրա* 41

Հախինյան Հ. Մ., Պետրոսյան Լ. Գ. *Սննդամիջավայրի ազդեցությունը սպորավոր շաքարասնկերի լիպիդագոյացման ինտենսիվության վրա* . . . . . 46

Խաչիկյան Լ. Ա., Հովհաննիսյան Ն. Ա. *Մանգանի երկօքսիդի վերականգնումը հողի մանրէների կողմից* . . . . . . . . . . . . 50

Ջոլախյան Դ. Պ., Սարգսյան Ս. Ս., Արահամյան Լ. Խ. Cydonia oblonga Mill-*ի ֆերտիլ և ստերիլ փոշեհատիկների ուլտրաստրուկտուրայի համեմատական ուսումնասիրություն* . . . . . . . . . . . . 55

Մելիքյան Ա. Պ. Ավագյան Ք. Գ. Fritillaria L. *ցեղի հայկական ներկայացուցիչների համեմատական անատոմիական և պալինոլոգիական ուսումնասիրություն* . 61

Ոսկանյան Վ. Ե., Թումանյան Ռ. Թ. *Հանքային պարարտանյութերի ազդեցությունը բարձրալեռնային մարգագետինների բերքատվության և տեսակային կազմի վրա* 68

Գրիգորյան Գ. Ա. *Հանքային պարարտանյութերի ազդեցությունը տոմատի տարբեր սորտերի տերևների աճի և ֆոտոսինթեզի վրա* . . . . . . . 73


### Համառոտ գիտական հաղորդումներ


Ղազարյան Գ. Մ., Ղարիբյան Ա. Ս., Ղազարյան Ա. Գ. *Ստրիոպալիդարային համակարգի հետ ամիգդալայի ֆունկցիոնալ կապերի մասին* . . . . . . . 80

Բայանդուրով Վ. Ն. *Սև մարմնի փոխադարձ կապը մեծ կիսագնդերի կեղևի հետ* . 83

Սարգիսով Ռ. Ն. *Արարատյան որդան կարմրի ձվերի ամառային պահպանման հարցի շուրջ* . . . . . . . . . . . . . . . 86

Մելիք-Օհանջանյան Փ. Կ. *Վայրի աճող դեկորատիվ բույսերի ներդրումը բնակավայրերի և արդյունաբերական ձեռնարկությունների կանաչապատման մեջ* . . 89


### Ռեֆերատներ


Օրդուխանյան Ս. Ա. Poly U *և* Poly C *հոմոպոլիմերների լիոդացումը* . . . . 92

Կիշինևսկի Լ. Պ., Սարգսյան Ս. Ա., Բարխուդարյան Է. Ս. *Աչքի ցանցաթաղանթի մի քանի ֆիզիկական հատկությունների ուսումնասիրություն* . . . . . 94


### Լրատու


Միրիմանյան Խ. Պ. *Բնության պահպանությանը նվիրված Իրանի կոնֆերանս* . . 96

# СОДЕРЖАНИЕ

*Карапетян С. К., Арутюнян Р. А.* Роль шейных симпатических узлов в терморегуляции организма . . . . . 3
*Акопян Ж. И., Газарянц М. Г.* Полиферментные комплексы. I. . . . . 10
*Власенко Э. В., Ройтман И. Р., Азливян А. С.* Изучение обезболивающих свойств β-аминоспиртов . . . . . 18
*Григорян Г. Е.* Нейрофармакологический анализ системной организации адаптивного поведения . . . . . 21
*Тер-Татевосян Л. П. Парсаданян Г. К., Адунц Г. Т., Асланян И. Г.* О свойствах фосфопротеинфосфатазы тканей куриного эмбриона . . . 29
*Давтян Л. В., Гаспарян М. Г.* Влияние этаноламина на биосинтез белка в хлоропластах . . . . . 36
*Авакян А. Г., Семерджян С. П., Оганесян А. Г., Нор-Аревян Н. Г.* Влияние предпосевного облучения семян на продуктивность баклажана . . . 41
*Ахинян Р. М., Петросян Л. Г.* Влияние питательной среды на интенсивность липидообразования спороносных дрожжей . . . . . 46
*Хачикян Л. А., Оганесян Н. А.* Восстановление двуокиси марганца почвенными микроорганизмами . . . . . 50
*Чолахян Д. П., Саркисян С. А., Абрамян Л. Х.* Сравнительное изучение ультраструктуры фертильных и стерильных пыльцевых зерен у Cydonia oblonga Mill . . . . . 55
*Меликян А. П., Авакян К. Г.* Сравнительно-анатомическое и палинологическое исследование армянских представителей рода Fritillaria L. . . . . 61
*Восканян В. Е., Туманян Р. Т.* Влияние минеральных удобрений на видовой состав высокогорных лугов . . . . . 68
*Григорян Г. А.* Влияние минерального питания на рост листьев и фотосинтез различных сортов томатов . . . . . 73

**Краткие научные сообщения**

*Казарян Г. М., Гарибян А. А., Казарян А. Г.* К функциональным связям миндалы со стриопаллидарной системой . . . . . 80
*Баяндуров В. Н.* Взаимосвязь черной субстанции с корой головного мозга у кошек . . . . . 83
*Саркисов Р. Н.* К вопросу о летнем хранении яиц араратской кошенили . . 86
*Мелик-Оганджанян П. К.* Внедрение дикорастущих декоративных растений в практику озеленения населенных пунктов и промышленных предприятий 89

**Рефераты**

*Ордуханян А. А.* Йодирование гомополимеров poly U и poly C. . . . . 92
*Кишиневский Л. П., Саркисян С. А., Бархударов Э. С.* Исследование некоторых физических свойств сетчатки глаз . . . . . 94

**Хроника**

*Мириманян Х. П.* Иранская конференция по охране природы . . . . . 96

# CONTENTS


*Karapetian S. K., Harutjunian R. A.* Role of cervical sympathetic ganglia in thermoregulation of organism . . . . . 3

*Hakobian J. I., Gazarians M. G.* Polyenzyme complexes. I. . . . . 10

*Vlasenko E. V., Roltman I. R., Azlivian A. S.* Investigation of anaesthetic properties of β-amino-spirits . . . . . 18

*Grigorian G. E.* Neuropharmacological analysis of system organization of the adaptive behaviour . . . . . 21

*Ter-Tatevosian L. P., Parsadanian H. K., Aduntz G. T., Aslanian I. G.* Properties of phosphoproteinphosphatase from chick embryo tissues 29

*Davtian L. V., Gasparian M. G.* Influence of ethanolamine on protein biosynthesis in chloroplasts . . . . . 36

*Avakian A. G., Semerdjian S. P., Hovanesian A. G., Nor-Arerian N. G.* Effect of seed irradiation on egg-plant crop yield . . . . . 41

*Hakhinian R. M., Petrosian L. G.* Influence of nutrient medium on intensity of fat-formation in sporogenous yeast . . . . . 46

*Khachikian L. A., Oganesian N. A.* Reduction of dioxide manganese by soil microorganisms . . . . . 50

*Cholakhian D. P., Sarkisian S. A., Abramian L. Kh.* Comparative study of ultrastructure of fertile and sterile pollen grains in Cydonia oblonga Mill . . . . . 55

*Melikian A. P., Avakian R. G.* Comparative-anatomical and polynological study of Armenian species of Fritillaria L. . . . . 61

*Voskanian V. E., Tumanian R. T.* Influence of mineral fertilizers on high-mountain meadows . . . . . 68

*Grigorian G. A.* Effect of mineral nutrition on the growth of leaves and the photosynthesis in tomato . . . . . 73


## Short scientific reports


*Kazarian G. M., Garibian A. A., Kazarian A. G.* On functional connections between amygdaloid complex and striopallidap system . . . . . 80

*Bayandurov V. H.* Interconnection petween substantia nigra and brain cortex in cat . . . . . 83

*Sarkisov R. N.* On summer conservation of Ararat cochineal eggs . . . . 86

*Melik-Ohandjanian P. K.* Instillation of wild decorative plants for planting of greenery settlements and industrial enterprises . . . . . 89


## References


*Ordukhanian A. A.* Yodination of poly U and poly C homopolimers . . . . 92

*Kishenesky L. P., Sarkisian S. A., Barkhudarov E. S.* Study of some physical properties of retina . . . . . 94


## Chronicle


*Mirimanian Kh. P.* The Iran conference on protection of the nature . . . . 96