

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Издаётся с 1946 года
Այստանի քեսաբանական անդես

Պատասխանատու խմբագրի է. Գ. ԱՅՐԻԿՅԱՆ
Ответственный редактор Э. К. АФРИКЯН

Պատ. խմբագրի տեղակալ Ա. Շ. ԳԱՐՍՅԱՆ
Зам. ответ. редактора А. Ш. ГАЛСТЯН

Խմբագրական կոլեգիա՝ Ծ. Մ. Ավագյան, Վ. Ե. Ավետիսյան, Հ. Գ. Բակլավադյան, Հ. Գ. Բատիկյան, Ժ. Ի. Հակոբյան, Վ. Հ. Ղազարյան, Կ. Ս. Մարդանյան (պատ-
րարտուղար), Ս. Գ. Մովսիսյան, Ս. Հ. Մովսիսյան:

Редакционная коллегия: Ս. Մ. Авакян, В. Е. Аветисян, Ж. И. Акопян, О. Г. Бак-
лаваджян, Г. Г. Батикян, В. О. Казарян, К. С. Марджанян
(ответ. секретарь), С. Г. Мовсисян, С. С. Мовсисян.

Խմբագրական խոցեւուրդ՝ Ն. Ն. Ակրամովսկի, Վ. Շ. Աղարարյան, Հ. Ս. Ավետիսյան, է. Գ.
Աֆրիկյան (խորհրդի նախագահ), Գ. Ն. Բարսյան, Ս. Ա. Բակունց,
Գ. Ս. Դավթյան, Ա. Լ. Թախտաչյան, Պ. Ա. Խորշուրդյան, Ս. Կ.
Վարապետյան, Ե. Հ. Հասրաթյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, Լ. Լ. Հով-
սեփյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մատթեոսյան, Մ. Խ. Չալարիսյան,
Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ծ. Տեր-Մինասյան:

Редакционный совет: А. С. Аветян, В. Ш. Агабабян, Н. Н. Акрамовский, Э. А.
Асратян, Э. К. Африкян (пред. совета), Д. Н. Бабаян,
С. А. Бакунц, Г. С. Давтян, Л. С. Гамбарян, С. К. Кара-
петян, А. А. Матевосян, М. Г. Оганесян, Л. Л. Осипян,
С. А. Погосян, А. Л. Тахтаджян, М. Е. Тер-Минасян, П. А.
Хуршудян, М. Х. Чайлахян.

© Издательство АН Армянской ССР, 1977 г.

ԽՄԲԱԳՐՈՒԹՅԱՆ ՀԱՍՑԵՆՆԻ
АДРЕС РЕДАКЦИИ: 375019

Նրեւան—19, Բարեկամութեան, 24րդ հեն. 58-01-97.
Ереван-19. Барекамутян, 24г, тел.

В. О. КАЗАРЯН, Т. С. ДАНИЕЛЯН

О ВЛИЯНИИ ВОЗРАСТА ЛИСТЬЕВ НА МЕТАБОЛИЗМ КОРНЕЙ

Изучалось количественное содержание различных форм углеводов, азота, фосфора, аминокислот и активность окислительных ферментов в корнях растений подсолнечника с различными в возрастном отношении листьями. Делается вывод, что поглотительная и метаболическая активность корней зависит от возраста листьев-доноров. Молодые листья активизируют жизнедеятельность корней, а старые—ослабляют.

С появлением корневой системы и разделением функции между листьями и корнями жизнедеятельность растений осуществляется таким образом, что различные синтетические и иные процессы одной полярной системы протекают с участием метаболических продуктов другой. При подобной функциональной зависимости любые изменения, происходящие в органах одной из полярных систем, не могут не сказаться на жизнедеятельности другой. Так, например, установлено, что различные фотопериоды, воспринимаемые листовой поверхностью, через обменные реакции влияют на жизнедеятельность корневой системы [1—4]. Аналогичное влияние оказывают корни на листовой аппарат при дифференцированном внесении в почву минеральных элементов [5—7]. Эти данные дают возможность полагать, что одним из внутренних факторов, существенно влияющих на метаболическую деятельность корней, должен быть возраст листьев.

Возрастные изменения, будучи по своей природе необратимыми, сказываются в первую очередь на общей жизнедеятельности листьев. В силу этого, видимо, ухудшается снабжение корней ассимилятами и физиологически активными соединениями, что должно привести к ослаблению поглотительной и метаболической деятельности корней. Подобное состояние корней путем обратной связи влияет на листья, ускоряя наступление возрастных изменений. Для подтверждения этого предположения нами в течение 1975—1977 гг. ставились опыты с подсолнечником.

Материал и методика. Растения подсолнечника выращивались в глиняных вазонах с садовой почвой в условиях оранжереи. После образования на них 10 листьев растения делились на 3 группы. I группа была взята в качестве контроля. На растениях II группы оставлялись 5 нижних, III группы—5 верхних листьев, остальные удалялись. Все молодые, вновь образующиеся листья также регулярно удалялись. Спустя 15 дней корни опытных и контрольных растений тщательно отмывались от почвы, фиксировались паром и высушивались в термостате при 60°C.

В корнях определялось содержание различных форм углеводов, фосфора, азота, свободных аминокислот и амидов, а также активность окислительных ферментов. Количественное определение углеводов проводилось по схеме Кизели, микрометодом Ха-

гедорна-Иенсена [8], различных форм азота—методом Кьельдаля [8], аминокислот—методом тонкослойной хроматографии на целлюлозе, описанным ранее [9], фосфорных соединений—методом Лоури и Лопеса [10] в модификации Хонда [11], активности пероксидазы и полифенолоксидазы—методом Самнера и Гессинга [12] в модификации Авуиджяна [13], активности каталазы—методом Баха и Опарина [8].

Результаты и обсуждение. Применение вышеописанного фитотехнического приема, с помощью которого создавался дифференцированный режим питания корней ассимилятами, в одном случае снабжаемыми старыми листьями, а в другом—молодыми, приводит к значительным различиям в содержании метаболитов в корневой системе.

Данные о содержании различных форм углеводов в корнях подсолнечника (табл. 1) показывают, что наименьшее количество всех форм исследуемых соединений обнаруживается в корнях контрольных растений. В корнях же растений лишь со старыми листьями сумма

Таблица 1
Содержание различных форм углеводов в корнях растений подсолнечника с различными в возрастном отношении листьями (мг на 1 г сух. веса)

| Варианты опыта | Формы углеводов | | | | | | | |
|------------------------------|---------------------|---------------|--------------------------|---------------------------|---------------|---------------|-------------------------------|-----------------------|
| | редуцирующие сахара | сахароза | дисахариды типа мальтозы | сумма растворимых сахаров | крахмал | гемицеллюлоза | сумма нерастворимых углеводов | общая сумма углеводов |
| Контрольные растения | 37,3± 1,35 | 29,0± 0,95 | 12,2± 1,00 | 78,5 | 21,3± 2,08 | 89,6± 2,20 | 110,9 | 189,9 |
| Растения со старыми листьями | 52,6± 1,74 | 38,6± 1,17 | 16,6± 0,00 | 110,8 | 25,4± 1,70 | 91,4± 1,31 | 116,8 | 227,6 |
| Растения с молодыми листьями | 88,4± 1,65 | 59,9± 1,30 | 29,0± 1,21 | 177,3 | 28,6± 1,59 | 95,7± 1,16 | 124,3 | 301,6 |

как растворимых, так и нерастворимых углеводов возрастает, а наибольшего значения эти показатели достигают у растений с молодыми листьями. Так, например, в I опытном варианте возрастание суммы растворимых сахаров, по сравнению с контролем, составило 41,1, общей суммы углеводов—20,1%. Во втором варианте опыта эти показатели соответственно составляли 138,6 и 59,2%. Нетрудно заметить, что именно растворимые сахара претерпевают наибольшие изменения в корнях под действием дефолиации. Например, содержание редуцирующих сахаров повышается в 1,4 раза у растений со старыми и в 2,4 раза—у растений с молодыми листьями.

Следовательно, молодые, интенсивно растущие листья, будучи более активными в отношении фотосинтетической деятельности [14—16] и обладая большим запасом углеводов, направляют их в корни в большем количестве, чем старые листья. Это согласуется также с данными Циммермана [17], показавшего, что при старении листьев и утра-

те ими фотосинтетической активности содержание углеводов во флоэме растений резко падает.

Известно, что с возрастом в растительных тканях уменьшается содержание белка и общее содержание азота. Этот факт убедительно и многократно показан как на отдельном листе, так и при сравнении листьев различных ярусов [15, 18—21].

Значительные расхождения в содержании форм азота обнаружались также в корнях растений подсолнечника, снабжаемых ассимилятами от разновозрастных листьев (рис. 1). При сравнении показателей опытных вариантов можно заметить, что если они мало расходятся по содержанию общего азота в корнях, то по количеству небелковой и белковой фракций, наоборот, различаются значительно. Небелкового азота в корнях растений со старыми листьями было в 1,9 раз больше, чем в корнях растений с молодыми, в то время как в содержании белковой формы наблюдалась обратная закономерность (во II опытном варианте белкового азота было больше в 1,2 раза). В результате отношение белковый азот/общий азот было гораздо выше в корнях растений с молодыми листьями, что является свидетельством высокой синтетической активности их корневой системы.

О коррелятивном влиянии различных в возрастном отношении листьев на корневую систему свидетельствуют и результаты определения содержания аминокислот в ней (табл. 2).

Таблица 2

Содержание аминокислот и их амидов в корнях растений подсолнечника с разновозрастными листьями (мг на 1 г сух. веса)

| Аминокислоты | Варианты | | |
|-----------------------|----------------------|------------------------------|------------------------------|
| | контрольные растения | растения со старыми листьями | растения с молодыми листьями |
| Лизин | 0,31 | 0,38 | 0,45 |
| Гистидин | 0,23 | 0,29 | 0,40 |
| Аргинин | 0,75 | 0,77 | 0,83 |
| Аспарагин | следы | 0,18 | 0,79 |
| Глутамин | 0,20 | 0,51 | 1,42 |
| Аспарагиновая кислота | 0,41 | 0,45 | 0,55 |
| Серин + глицин | 0,36 | 0,36 | 0,41 |
| Глутаминовая кислота | 0,59 | 0,64 | 0,73 |
| Аланин | 0,85 | 0,98 | 0,90 |
| Треонин | 0,24 | 0,29 | 0,35 |
| Тирозин | 0,15 | 0,35 | 0,28 |
| Метионин + валли | 0,13 | 0,17 | 0,23 |
| Лейцин | 0,33 | 0,33 | 0,37 |
| Сумма аминокислот | 4,55 | 5,70 | 7,71 |

Оказалось, что корни дефолированных растений богаче аминокислотами, чем таковые контрольных индивидов. При этом наибольшая сумма аминокислот зафиксирована в корнях подсолнечника, у которого оставлены молодые листья. Так, если в I варианте опыта разница

между контрольными и опытными растениями составляла 25,3%, то во II варианте она возрастала до 69,2%.

Интересные данные были получены в отношении содержания в корнях амидов. Если у контрольных растений они встречались в следовых (аспарагин) или в незначительных количествах (глютамин), то у опытных их содержание резко возрастало, особенно во II варианте. Повышенное содержание амидов в молодых растущих листьях отмечено и в работах ряда авторов [22, 23].

Как известно, физиологическая роль амидов заключается не только в обезвреживании аммиака, но и в том, что они служат для образования дикарбоновых аминокислот, необходимых для переаминирования. Следовательно, синтез аминокислот и реакции переаминирования как в корнях, так и в молодых растущих листьях [24—26], питающих их, протекают интенсивнее.

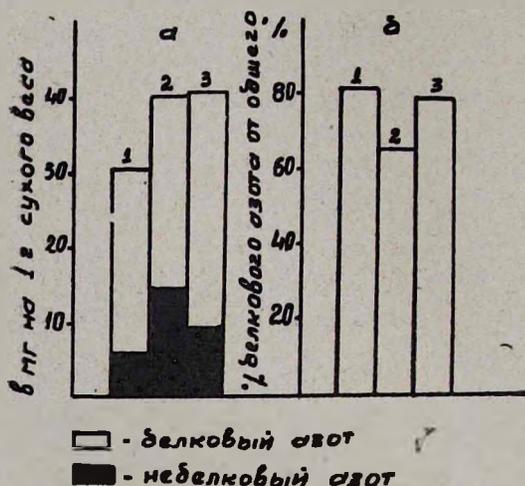


Рис. 1. Изменение содержания азота (а) и процент белкового азота от общего (б) в корнях подсолнечника с разновозрастными листьями. 1. Контрольные растения. 2. Растения со старыми листьями. 3. Растения с молодыми листьями.

Таким образом, среди опытных вариантов большую корневую активность в отношении азотистых соединений проявляют растения с молодыми листьями, о чем свидетельствует возрастание содержания белковой фракции и сопряженное с ним увеличение фонда свободных аминокислот как исходных продуктов для синтеза белка.

Уровень метаболической активности корневой системы характеризуется также соотношением содержания общего и органического фосфора в ней. Как следует из рис. 2, на содержание фосфорных соединений в корнях подсолнечника возраст листьев оказывает значительное влияние. Сравнение двух групп частично дефолированных растений выя-

вило наибольшие различия во фракции органического фосфора: у растений с молодыми листьями его было на 28,3% больше, чем у растений со старыми листьями. Соответственно и отношение органический фосфор/общий фосфор было выше у этой группы растений. Это свидетельствует о более интенсивном синтезе фосфорорганических соединений в корнях, связанных с молодыми листьями.

Между фосфорным и углеводным обменом растений, как известно, существует тесная взаимосвязь [27, 28], что обнаружено и в наших опытах (табл. 1 и рис. 2). Молодые листья, снабжая корни большим количеством ассимилятов, обуславливают более активное поступление фосфора в корневую систему и его интенсивное превращение в органическую форму.

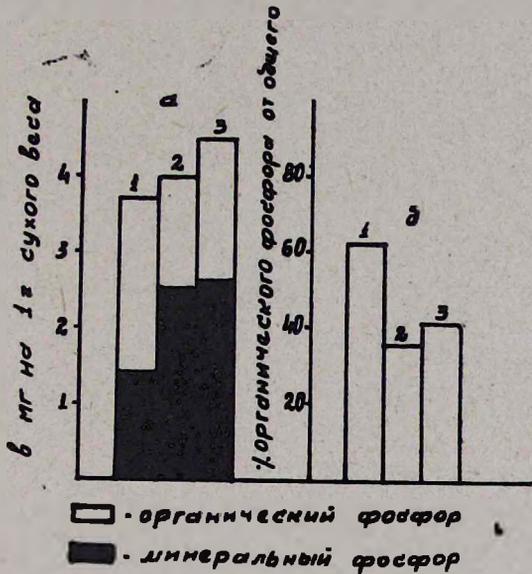


Рис. 2. Изменение содержания фосфора (а) и процент органического фосфора от общего (б) в корнях подсолнечника с разновозрастными листьями. 1. Контрольные растения. 2. Растения со старыми листьями. 3. Растения с молодыми листьями.

Данные рис. 1 и 2, по сути дела, раскрывают еще и другой аспект влияния возраста листьев на жизнедеятельность корней. Сравнивая количество общего азота и фосфора в корнях опытных растений, легко можно констатировать, что указанные элементы достигают максимума в корнях растений с молодыми листьями. Это обстоятельство, несомненно, свидетельствует о положительном влиянии молодых листьев на поглотительную деятельность корней в результате более активного снабжения последних листовыми ассимилятами [29, 30].

Одним из показателей возрастного и онтогенетического состояния растений является изменение ритмики окислительно-восстановительных

процессов, в чем исключительную роль играют ферменты живой клетки, в частности каталаза, пероксидаза и полифенолоксидаза.

Работами многочисленных исследователей показано прогрессивное уменьшение активности каталазы [31—33] и полифенолоксидазы [15, 34, 35] по мере старения листьев. Активность пероксидазы, напротив, достигает максимума в стареющих тканях [15, 31, 36].

Основываясь на концепции о корреляционных отношениях процессов жизнедеятельности растений, мы проследили за ходом влияния возраста листьев на активность этих ферментов в корневой системе подсолнечника (табл. 3).

Таблица 3
Активность окислительных ферментов в корнях растений подсолнечника с разновозрастными листьями

| Варианты | Ферменты | | |
|------------------------------|---------------------------------------|---|---|
| | каталаза, мл 0,01 н КМпО ₄ | пероксидаза, мг пурпургаллина на 1 г ацетонового осадка в 1 час | полифенолоксидаза, мг пурпургаллина на 1 г ацетонового осадка в 1 час |
| Контрольные растения | 7,32±0,11 | 242,61±1,32 | 6,17±0,30 |
| Растения со старыми листьями | 7,20±0,09 | 358,90±1,09 | 6,56±0,27 |
| Растения с молодыми листьями | 11,06±0,03 | 244,15±0,97 | 10,23±0,21 |

Приведенные данные наглядно свидетельствуют о том, что изменения в активности всех трех ферментов в корнях зависят от возраста листьев. Если корни растений со старыми листьями почти не отличаются от контрольных в отношении активности каталазы и полифенолоксидазы, то в корнях II опытной группы наблюдается довольно значительное повышение активности этих ферментов (каталазы—в 1,51 раз, полифенолоксидазы—в 1,66 раз).

Следует отметить, что высокая активность каталазы обычно присуща тканям с повышенной интенсивностью синтетических процессов, а при угнетении биосинтеза и роста растений вследствие каких-либо неблагоприятных условий она заметно падает [37]. Это положение подтверждается и нашими экпериментами. Как мы убедились, интенсификация различных биосинтетических процессов в корнях, получающих питание от молодых листьев, коррелирует с повышением активности каталазы в этих органах.

Обратная зависимость между возрастом листьев и активностью фермента в корнях обнаружена в отношении пероксидазы: старые листья, по сравнению с молодыми, способствуют повышению пероксидазной активности в 1,47 раз. Из полученных нами данных наглядно видно, что более высокая пероксидазная активность обнаруживается в корнях растений со старыми листьями. Таким образом, результаты проведенных опытов показывают, что чем выше активность окислительных ферментов в листьях, тем выше она в корнях.

Согласно новой концепции, старение высших растений начинается с возникновения и усиления корневой недостаточности [38], которая приводит к ускорению наступления возрастных изменений, в первую очередь, у листьев. Старые же листья, как мы убедились, ухудшают жизнедеятельность корней. Таким образом, старение как процесс постепенного нарушения целостности растений начинается именно с взаимно отрицательного влияния корней и листьев. Если в ранние периоды онтогенеза это взаимовлияние является положительным и играет существенную роль в повышении общей жизнедеятельности и усилении роста, то после определенного возрастного оптимума оно становится отрицательным и необратимым, обуславливая старение растений.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 15.VII. 1977 г.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Տ. Ս. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԵՅՈՒԹԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ
ՀԱՍՏԱԿԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ուսումնասիրվել է արևածաղկի արմատներում ածխաջրերի, ազոտի, ֆոսֆորի տարբեր ձևերի, ապա ամինաթթուների քանակական պարունակությունը տարբեր հասակի տերևների առկայության դեպքում: Պարզվել է, որ երիտասարդ տերևներ ունեցող բույսերի արմատները պարունակում են ավելի մեծ քանակությամբ ածխաջրեր, ազոտական և ֆոսֆորական միացություններ, քան հասակով ծեր տերևներ ունեցող բույսերի արմատները: Կատալազայի և պոլիֆենոլօքսիդազայի ակտիվությունը նույնպես ավելի բարձր է երիտասարդ տերևներ ունեցող բույսերի արմատներում, մինչդեռ պրօքսիդազայի ակտիվությունը նրանց մոտ ավելի ցածր է:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ արմատների կլանող և նյութափոխանակային ակտիվությունը կախված են տերևների հասակից: Երիտասարդ տերևները նպաստում են արմատների կենսազորժունեության ակտիվացմանը, իսկ ծերերը՝ թուլացմանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Казарян В. О., Авунджян Э. С. ДАН АрмССР, 4, 20, 1955.
2. Мокроносков А. Т., Иванова Л. В., Зольникова В. П. Физиол. раст., 6, 2, 1959:
3. Pavlov P. Докл. с.-х. акад. (НРБ), 5, 3, 1972.
4. Даниелян Т. С. Биологический журнал Армении, 29, 12, 1976.
5. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М., 1940.
6. Мосолов И. В., Лапицина А. Н. Физиол. раст., 11, 1, 1964.
7. Давтян В. А. Автореф. канд. дисс., Ереван, 1967.
8. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951.

9. Даниелян Т. С. Тр. бот. ин-та АН АрмССР, 20, 1977.
10. Lowry O. H., Lopez J. A. J. Biol. Chem., 168, 3, 1946.
11. Honda S, T. Plant Physiol., 31, 1, 1956.
12. Samner J. B., Gjessing E. C. Arch. Biochem., 2, 1943.
13. Авунджян Э. С. Изв. АН АрмССР, 12, 10, 1959.
14. Singh B. N., Lal K. N. Ann. Bot., 49, 5, 1935.
15. Казарян В. О. Физиологические основы оптогенеза растений. Ереван, 1959.
16. Smillie R. M. Plant Physiol., 37, 1962.
17. Zimmerman M. H. In: The Physiology of Forest Trees, 1958.
18. Portsmouth G. B. Ann. Bot., N. S., 1, 2, 1937.
19. Frank H. Planta, 44, 114, 1954.
20. Клячко Н. Л. Физиол. раст., 15, 4, 1968.
21. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М., 1969.
22. Brunel-Capelle G. Physiol. veget., 5, 2, 1967.
23. Карапетян К. А. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 18, 1972.
24. Nelson C. D., Clauss H., Mortimer D. C., Gorham P. R. Plant Physiol., 36, 1961.
25. Андреева Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен листьев. М., 1969.
26. Radua P., Morales C., Serrano M. An edafol. y agrobiol., 28, 9--10, 1969.
27. Казарян В. О., Авунджян Э. С., Габриелян Г. Г. ДАН АрмССР, 20, 5, 1955.
28. Анисимов А. А., Фузина Е. К., Лиховидова Е. В. Сб. Углеводы и углеводный обмен. М., 1962.
29. Helder R. J. Acta Bot. Neerl., 1, 1952.
30. Humphries E. C. Ann. Bot., 20, 1956.
31. Щербаков А. П. Тр. ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 6, 1, 1948.
32. Казарян В. О. Стадийность развития и старения однолетних растений Ереван, 1952.
33. Viana M. J. Port. acta biol., A13, 1--4, 1973 (1974).
34. Mache R. Physiol. veget., 5, 4, 1967.
35. Миндадзе Р. К., Соболева Г. А., Попов В. Р. и др. Прикл. биохим. и микробиол., 9, 2, 1973.
36. Farkas-Riedel L. Acta Bot. Acad. scient. hung., 13, 3--4, 1967.
37. Туркова Н. С. Дыхание растений. М., 1963.
38. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969.

Г. Г. БАТИКЯН, Е. Г. СИМОНЯН, Д. С. БАЛАСАНЯН

АНТИМИТОТИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ КИНЕТИНА НА КЛЕТКИ МЕРИСТЕМЫ ЛУКА (*ALLIUM CEPA* L.)

Кинетин в высоких концентрациях обладает антимитотическим действием и слабой мутагенной активностью. Показано как общее подавление митотической активности, проявляющееся в уменьшении числа клеток, вступающих в профазу, так и специфическое действие кинетина на метафазу.

В испытуемых концентрациях кинетин не полностью блокирует клетки в стадии метафазы.

Среди многочисленных факторов, регулирующих размножение клеток, важная роль принадлежит физиологически активным веществам, в частности цитокининам. Следовательно, исследования, направленные на изучение интенсивности деления меристематических клеток под влиянием указанных веществ, представляют значительный интерес.

В литературе имеются данные, иллюстрирующие способность кинетина вызывать значительное увеличение числа делящихся клеток [1—5]. Однако существуют различные предположения относительно механизма этой стимуляции [1, 6—8] и активности используемых концентраций [9—11].

В связи с этим в настоящей работе нами предпринята попытка изучения характера действия высоких концентраций кинетина на динамику популяции клеток нормально функционирующей меристемы растительной ткани.

Материал и методика. Работа выполнена на меристематических клетках проростков репчатого лука как объекта, наиболее удобного для цитологических исследований. Отбирались проростки длиной 10 мм, которые обрабатывались соответствующими растворами кинетина. Корешки фиксировались через 1, 2, 4, 6 час.

Методика проведения опыта и обработка материала обстоятельно описаны в предыдущих работах [5, 12].

Результаты и обсуждение. Изучение митотической активности клеток, находящихся в разных фазах митоза, показало, что использованные концентрации кинетина (табл. 1) во все сроки фиксации статистически достоверно снижают по сравнению с контролем среднее значение митотического индекса меристематических клеток, за исключением варианта с концентрацией 5 мг %.

При сопоставлении частоты появления отдельных фаз митоза выяснилось (табл. 1), что во всех вариантах опыта картина активности в профазе отличается от контрольной. Анализ профазных индексов позволяет предположить, что угнетающее действие испытуемых раство-

Изменение митотической активности и частоты встречаемости фаз митоза в клетках корешков лука под воздействием кинетина

| Вариант опыта | Время воздействия, час | Профаза, % | Метафаза, % | Анафаза, % | Телофаза, % | Митотическая активность, % | F | P |
|---------------|------------------------|------------|-------------|------------|-------------|----------------------------|------|--------|
| Контроль | 1 | 1,50 | 0,98 | 0,94 | 0,72 | 4,02±0,61 | — | — |
| | 2 | 1,62 | 1,01 | 0,74 | 0,74 | 4,11±0,61 | — | — |
| | 4 | 1,56 | 0,90 | 0,86 | 0,84 | 4,06±0,61 | — | — |
| | 6 | 1,32 | 0,98 | 0,81 | 0,74 | 3,85±0,59 | — | — |
| Кинетин, мг/о | 1 | 0,80 | 1,99 | 0,44 | 0,33 | 3,54±0,58 | 3,4 | >0,05 |
| | 2 | 0,55 | 2,31 | 0,61 | 0,17 | 3,60±0,58 | 3,4 | >0,05 |
| | 4 | 0,85 | 1,79 | 0,27 | 0,31 | 3,22±0,55 | 9,0 | <0,01 |
| | 6 | 0,95 | 1,66 | 0,20 | 0,30 | 3,33±0,56 | 3,6 | >0,05 |
| 7,5 | 1 | 1,05 | 1,54 | 0,20 | 0,38 | 3,35±0,56 | 6,5 | <0,05 |
| | 2 | 1,03 | 1,85 | 0,23 | 0,33 | 3,45±0,58 | 6,5 | <0,05 |
| | 4 | 0,82 | 1,42 | 0,22 | 0,23 | 2,67±0,50 | 39,0 | <0,001 |
| | 6 | 0,83 | 1,33 | 0,38 | 0,13 | 2,95±0,52 | 12,5 | <0,001 |
| 10 | 1 | 0,55 | 1,52 | 0,57 | 0,29 | 2,93±0,52 | 15,0 | <0,001 |
| | 2 | 0,49 | 2,06 | 0,54 | 0,08 | 3,17±0,55 | 14,0 | <0,001 |
| | 4 | 0,50 | 1,33 | 0,48 | 0,24 | 2,55±0,49 | 36,0 | <0,001 |
| | 6 | 0,47 | 1,83 | 0,58 | 0,10 | 3,00±0,53 | 9,5 | <0,01 |
| 15 | 1 | 0,54 | 1,70 | 0,36 | 0,08 | 2,68±0,50 | 31,0 | <0,001 |
| | 2 | 0,60 | 1,64 | 0,58 | 0,18 | 3,00±0,54 | 17,5 | <0,001 |
| | 4 | 0,36 | 1,60 | 0,30 | 0,16 | 2,42±0,41 | 41,5 | <0,001 |
| | 6 | 0,50 | 1,51 | 0,41 | 0,10 | 2,51±0,49 | 27,5 | <0,001 |
| 20 | 1 | 0,56 | 1,16 | 0,61 | 0,16 | 2,49±0,48 | 41,5 | <0,001 |
| | 2 | 0,61 | 1,47 | 0,74 | 0,10 | 2,82±0,52 | 25,5 | <0,001 |
| | 4 | 0,59 | 1,13 | 0,57 | 0,18 | 2,47±0,48 | 41,5 | <0,001 |
| | 6 | 0,51 | 1,37 | 0,75 | 0,15 | 2,78±0,51 | 19,0 | <0,001 |
| 25 | 1 | 0,53 | 1,27 | 0,37 | 0,19 | 2,36±0,47 | 48,0 | <0,001 |
| | 2 | 0,57 | 1,17 | 0,55 | 0,28 | 2,57±0,49 | 40,5 | <0,001 |
| | 4 | 0,48 | 1,21 | 0,43 | 0,18 | 2,30±0,46 | 48,0 | <0,001 |
| | 6 | 0,61 | 1,15 | 0,65 | 0,15 | 2,67±0,50 | 23,0 | <0,001 |
| 50 | 1 | 0,37 | 0,92 | 0,70 | 0,19 | 2,18±0,43 | 60,0 | <0,001 |
| | 2 | 0,39 | 1,06 | 0,75 | 0,23 | 2,33±0,46 | 50,0 | <0,001 |
| | 4 | 0,30 | 0,70 | 0,73 | 0,14 | 1,88±0,41 | 85,0 | <0,001 |
| | 6 | 0,56 | 0,88 | 0,78 | 0,10 | 2,40±0,48 | 33,0 | <0,001 |

ров кинетина, возможно, связано с уменьшением числа клеток, вступающих в профазу, т. е. с возникновением блока интерфазы-профазы.

Отсутствие данных радиоавтографических исследований не позволяет выяснить, какой именно этап интерфазы блокирован. Тем не менее имеющийся литературный материал [1, 2, 6—8, 13, 14] дает возможность связать действие кинетина с активностью его в фазе G₁. Результаты же наших исследований показывают подавление митотической активности клеток уже через 1 час после внесения кинетина в высоких концентрациях. В связи с этим складывается впечатление, что он может действовать также на клетки, находящиеся в фазе G₂.

Значительный интерес представляют данные о метафазах, относительное число которых при действии испытуемого фактора превышает относительное количество профаз (рис. 1) и контроль. Увеличение числа метафаз и уменьшение количества других стадий деления убеждает

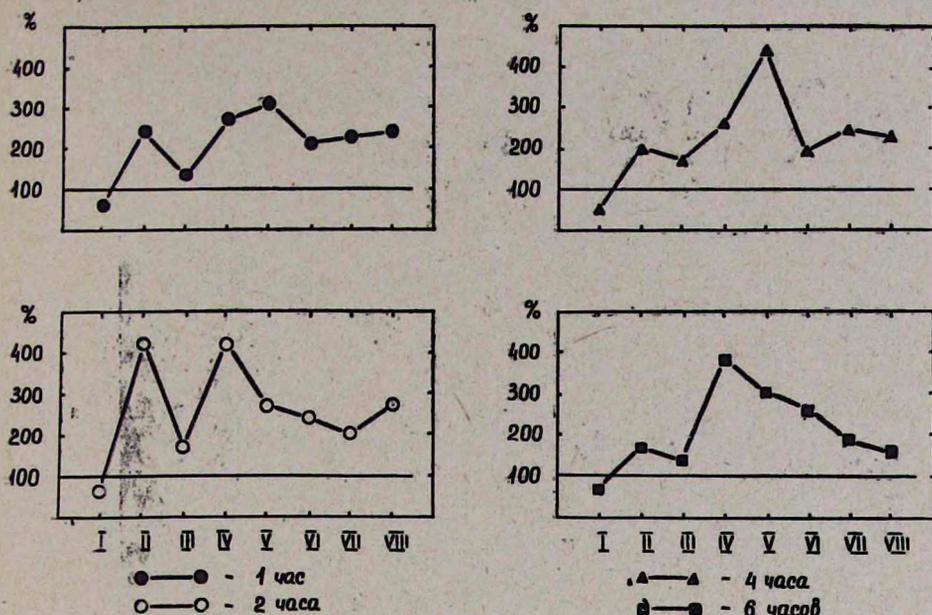


Рис. 1. Отношение числа метафаз к числу профаз при действии кинетина (накопление метафаз): по оси ординат—процент метафаз (за 100% принимается число профаз при высоких концентрациях кинетина), по оси абсцисс—варианты опыта: I—контроль, II—кинетин—5, III—7,5, IV—10, V—15, VI—20, VII—25, VIII—50 мг%.

нас в том, что эти изменения связаны с задержкой деления в метафазе и с нарушением последующего анафазного механизма расхождения хромосом, в результате чего клетки накапливаются в этой фазе (рис. 2). Отмечаемые в метафазе К-пары хромосом (рис. 3) позволяют объяснить эту задержку таким же образом, как задержку, наблюдаемую при действии колхицина. Однако, в отличие от последнего, при действии растворов кинетина имеет место неполное блокирование метафазы. В пользу этого говорит тот факт, что некоторая часть клеток все же вступает в анафазу и завершает митоз.

В настоящее время широко известно, что наряду с полным блоком метафазы [15—17] иногда может иметь место и неполный блок ее [18, 19]. Заслуживает внимания тот факт, что при наиболее высоких концентрациях кинетина—20, 25, 50 мг%—уменьшение встречаемости метафазных клеток сопровождается повышением активности анафаз. Связь эта—обратная. Она указывает на одинаковое время протекания этих двух фаз, а также на некоторую синхронизацию процесса деления под влиянием указанных растворов кинетина, чего не наблюдается в контрольном варианте. Возможность частичной синхронизации под влиянием кинетина показана в некоторых работах [20, 21].

Относительное количество телофазных клеток во все часы воздействия испытываемыми растворами меньше, чем в контроле. Среди нарушений, отмеченных в клетках корневой меристемы, следует указать

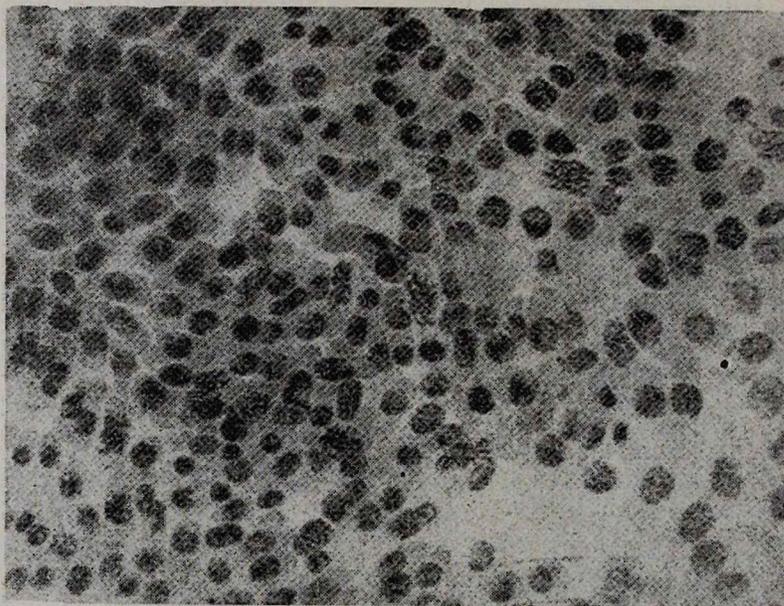
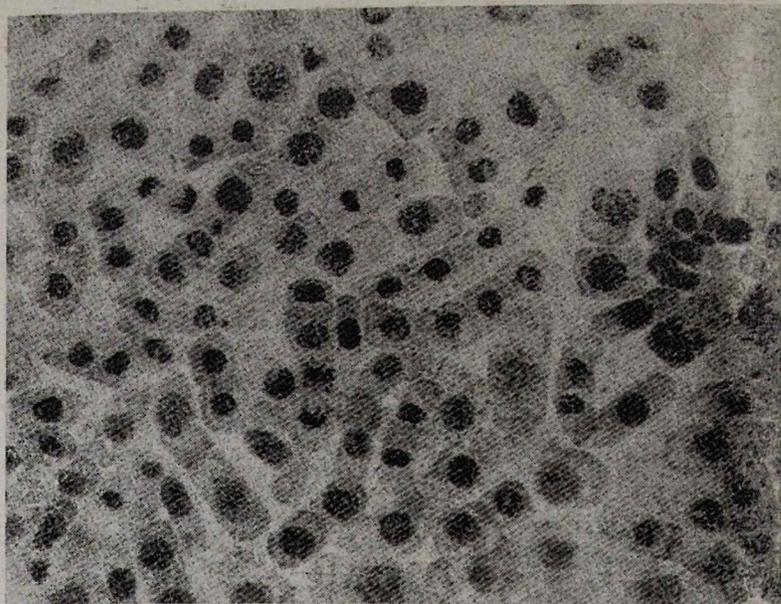


Рис. 2. Меристематические клетки корешков лука: а. контроль; б. накопление метафаз после обработки проростков кинетином в концентрации 25 мг⁰/о.

явление индуцирования полиплоидии (рис. 4), различные формы пикноза ядер, клеточную дезорганизацию, уменьшение размеров ядер.

Для предварительной оценки мутагенного эффекта кинетина в вы-



Рис. 3. Картина К-метафазы, индуцированная обработкой проростков лука кинетином в концентрации 25 мг/о.



Рис. 4. Полиплодная клетка, индуцированная обработкой кинетином в концентрации 50 мг/о.

соких концентрациях мы провели учет aberrаций в анафазе. Согласно результатам этого учета (табл. 2), с увеличением концентрации повреждающее действие кинетина возрастает. Здесь наблюдается зако-

Таблица 2

Частота мутирования клеток лука под воздействием кинетина

| Вариант опыта | Ч и с л о | | | % ана- фаз с пе- рестрой- ками | F | P |
|---------------|-----------|--------|-----------------------------|---|------|-------|
| | корешков | анафаз | анафаз с пере- стройками | | | |
| Контроль | 40 | 335 | 15 | 4,47±1,27 | — | — |
| Кинетин, мг% | | | | | | |
| 5 | 40 | 271 | 14 | 5,16±1,18 | 0,1 | 0,05 |
| 7,5 | 40 | 288 | 23 | 7,95±1,59 | 3,2 | 0,05 |
| 10 | 40 | 218 | 18 | 8,65±1,89 | 3,8 | 0,05 |
| 15 | 40 | 220 | 20 | 9,09±1,92 | 4,4 | 0,05 |
| 20 | 40 | 326 | 32 | 9,81±1,63 | 7,7 | 0,01 |
| 25 | 40 | 363 | 43 | 11,84±1,67 | 11,0 | 0,001 |
| 50 | 40 | 291 | 35 | 12,03±1,90 | 12,4 | 0,001 |

номерная зависимость частоты мутирования клеток от концентрации. Достоверные различия в сравнении с контролем установлены начиная с варианта с концентрацией 10 мг% ($P < 0,05$).

При сопоставлении данных митотической активности с данными табл. 2, где приводится динамика мутирования клеток под воздействием кинетина в тех же концентрациях, выясняется, что между мутагенной и антимитотической активностью существует довольно четкая корреляция.

Таким образом, установлено, что кинетин в высоких концентрациях обладает антимитотическим действием и слабой мутагенной активностью. Полученные данные выявили как общее подавление митотической активности, проявляющееся в уменьшении числа клеток, вступающих в профазу, так и специфическое ингибирующее действие на метафазу. В испытуемых концентрациях кинетин не полностью блокирует клетки в стадии метафазы.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии

Поступило 16.VI 1977 г.

Հ. Գ. ԲԱՏԻԿՅԱՆ, Ե. Հ. ՍԻՄՈՆՅԱՆ, Դ. Ս. ԲԱԼԱՍԱՆՅԱՆ

ԿԻՆԵՏԻՆԻ ՀԱԿԱՄԻՏՈՏԻԿ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՍՈՒԽ
ՄԻՏՈՏԻԿ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ու մ

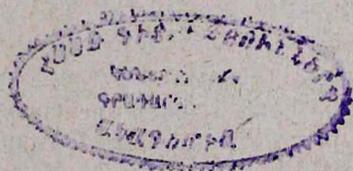
Միտոտիկ ակտիվության վերլուծությունը թույլ է տալիս ենթադրելու, որ կինետինի բարձր դոզաների ազդեցության դեպքում մերիտոսեմատիկ բջիջների միտոտիկ ինդեքսի միջին ցուցանիշը իջնում է: Փորձի բոլոր տարբերակներում պրոֆազային ինդեքսի անալիզը հիմք է տալիս եզրակացնելու, որ կինետինի կասեցնող ազդեցությունը արտահայտվում է ինտերֆազ-պրոֆազ բլոկի առաջացմամբ: Միևնույն ժամանակ, մետաֆազների քանակի

ավելացումը և մյուս ստադիաների նվազումը համոզում է, որ այդ փոփոխությունները սերտորեն կապված են նաև քրոմոսոմների հետազա անաֆազային շարժման հետ, որի հետևանքով բջիջները կուտակվում են մետաֆազում:

Քրոմոսոմների կուտակումը մետաֆազում նման է կոլխիցինի ազդեցությանը, միայն այն տարբերությամբ, որ այս դեպքում դիտվում է մետաֆազի ոչ լրիվ կասեցում: Նվազում է նաև թելոֆազային բջիջների հարաբերական քանակը: Անհրաժեշտ է նաև նշել, որ բջիջներում դիտվում է ինդուկցրված պոլիպլոիդիայի երևույթ, կորիզների պիկնոզի տարբեր ձևեր, կորիզների մեծության նվազում և այլն:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Guttman R. Chromosoma, 8, 3, 341—350, 1956.
2. Miller C. O. Ann. Rev. Plant. Physiol., 12, 395—408, 1961.
3. Neumann K. H., Cirell E., Cirell B. Physiol. Plantarum, 22, 4, 787—800, 1969.
4. Батикян Г. Г., Симонян Е. Г. Биологический журнал Армении, 23, 11, 96—103, 1970.
5. Баласанян Д. С. Биологический журнал Армении, 26, 5, 70—75, 1973.
6. Macleod R. D. Chromosoma, 24, 2, 177—187, 1968.
7. Van'T Hof J. Exper. Cell. Res., 51, 1, 167—176, 1968.
8. Van'T Hof J. J. Cell. Biol., 37, 3, 773—780, 1968.
9. Deysson G. C. r. Acad. Sci., 248, 6, 841—843, 1959.
10. Deysson G. Bull. Soc. Bot. France, 106, 7—8, 369—386, 1959.
11. Мсманс М. Nature, 185, 4705, 44—45, 1960.
12. Батикян Г. Г., Симонян Е. Г., Баласанян Л. С. Биологический журнал Армении, 25, 10, 22—31, 1972.
13. Patau K., Das N. K., Skoog F. Physiol. Plantarum, 10, 949—966, 1957.
14. Patau K., Das N. K. Chromosoma, 11, 553—572, 1961.
15. Навашин М. С. ДАН СССР, 93, 185—188, 1938.
16. Levan A. Hereaitas, 25, 87—96, 1939.
17. Arora O. P., Shah V. C., Kao S. R., Dass C. M. Indian J. Exp. Biol., 8, 2, 121—125, 1970.
18. Алов И. А., Аспиз М. Е. ДАН СССР, 166, 4, 965—967, 1966.
19. Агабейли Р. А. Автореф. канд. дисс., Баку, 1971.
20. Jotanneau J. P., Teysandler B. C. r. Acad. Sci., Paris, 270, 2, 320—323, 1970.
21. Троян В. М., Калинин Ф. Л. Физиол. и биохим. культ. раст., 3, 1, 26—32, 1971.



УДК 57:681.391

Д. С. МЕЛКОНЯН, А. А. МЕЛКОНЯН, С. Г. АДАМЯН

АЛГОРИТМ АППРОКСИМАЦИИ ЧАСТОТНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК БИОСИСТЕМ

Рассматривается алгоритм аппроксимации частотных характеристик биосистем, ориентированный на использование цифровой вычислительной техники. Приводятся результаты определения точности алгоритма на ряде типовых примеров.

Благодаря интенсивному внедрению средств цифровой вычислительной техники в сферу биологического эксперимента в последнее время получили широкое распространение методы цифрового спектрального анализа биосигналов. Техника цифрового спектрального анализа применяется для обработки и анализа вызванных потенциалов мозга [1—3], электроэнцефалограмм [4, 5], электроретинограмм [6, 7].

Результатами цифрового спектрального анализа биосигналов являются их частотные характеристики, которые дают ценную дополнительную информацию о динамических свойствах изучаемых биосистем. Однако частотные характеристики не могут рассматриваться как конечный итог анализа биосигналов. Как показывают теория и практика использования частотных методов в исследовании динамических систем, частотные характеристики являются теми данными, на основании анализа которых решаются вопросы устойчивости, качества, идентификации и т. д.

В отношении биосистем особенно важна возможность использования экспериментально определенных частотных характеристик в качестве основы для дальнейшего анализа динамических свойств биосистем и построения их динамических моделей. Применение в этих целях существующих графоаналитических методов не представляется целесообразным в силу их трудоемкости и невысокой точности.

Таким образом, необходима разработка специальных численных методов анализа частотных характеристик динамических биосистем, ориентированных на использование цифровой вычислительной техники.

В качестве первой стадии машинной обработки указанных характеристик следует рассматривать этап их математического описания (аппроксимации) простыми аналитическими зависимостями. Алгоритм аппроксимации, реализованный в виде соответствующей машинной программы, может рассматриваться как подпрограмма, к которой в процессе вычислений следует обращаться всякий раз, когда необходимо получение данных об используемых частотных характеристиках.

В настоящей статье предлагается и исследуется алгоритм, предназначенный для аппроксимации частотных характеристик вызванных биоэлектрических сигналов широкого класса.

где

$$F = \begin{bmatrix} F_0 \\ F_1 \\ \dots \\ F_n \end{bmatrix}, \quad M = \begin{bmatrix} \mu_0 0 \dots \dots 0 \\ \mu_1 \mu_0 \dots \dots 0 \\ \dots \dots \dots \dots \dots \\ \mu_n \mu_{n-1} \dots \dots \mu_0 \end{bmatrix}, \quad Q = \begin{bmatrix} Q_0 \\ Q_1 \\ \dots \\ Q_n \end{bmatrix}. \quad (7)$$

Здесь μ_k являются известными, F_k заданными, а Q_k искомыми величинами. Поскольку матрица M треугольная, коэффициенты Q легко рассчитываются согласно известной рекуррентной процедуре решения треугольных систем линейных уравнений:

$$Q_0 = \frac{F_0}{\mu_0}; \quad Q_k = \frac{1}{\mu_0} \left(F_k - \sum_{i=0}^{k-1} Q_i \mu_{k-i} \right). \quad (8)$$

Из этих формул непосредственно следует, что для выполнения условия (2) в дополнительных точках $\omega_{n+1}, \dots, \omega_{n+m}$ необходимо добавить к $Q_n(\omega)$ члены с коэффициентами Q_{n+1}, \dots, Q_{n+m} , не меняя значений коэффициентов Q_0, \dots, Q_n . Благодаря этому число узловых точек может быть легко увеличено без повторения процесса расчѐта предшествующих коэффициентов.

Рекуррентные формулы (8) позволяют определить коэффициенты в порядке возрастания индекса «к». В произвольном порядке коэффициенты Q_k могут быть рассчитаны на основании матричного равенства.

$$Q = M^{-1} \cdot F, \quad (9)$$

где

$$M^{-1} = \begin{bmatrix} \xi_0 0 \dots \dots 0 \\ \xi_1 \xi_0 \dots \dots 0 \\ \dots \dots \dots \dots \dots \\ \xi_n \xi_{n-1} \dots \dots \xi_0 \end{bmatrix}. \quad (10)$$

Поскольку матрица M^{-1} получается обращением матрицы M , входящие в нее коэффициенты ξ_k выражаются через коэффициенты μ_k следующими рекуррентными соотношениями:

$$\xi_0 = \frac{1}{\mu_0}; \quad \xi_k = -\xi_0 \sum_{j=0}^{k-1} \xi_j \mu_{k-j} \quad (k = 1, \dots, n). \quad (11)$$

Исследование алгоритма. При исследовании разработанного алгоритма аппроксимации решались две основные задачи: анализ поведения аппроксимирующей кривой между узловыми точками в зависимости от вида сглаживающей функции; выбор шага дискретизации в логарифмической шкале (число точек на декаду) при аппроксимации основных типов частотных характеристик.

Сглаживающая функция $\psi(\omega)$ определяет предельное поведение аппроксимирующей функции при $\omega \rightarrow 0$. В предыдущих работах [8—10] при построении алгоритма аппроксимации использовались следующие два типа сглаживающих функций:

$$\Psi(\omega) = \exp(-\omega), \quad (12)$$

$$\Psi(\omega) = \omega^{-1}. \quad (13)$$

При этом первый тип (12) использовался при аппроксимации кривых, исходящих из начала координат и стремящихся к нулю при $\omega \rightarrow \infty$, а второй (13)—при аппроксимации кривых, имеющих в начале координат некоторое конечное значение.

При аппроксимации некоторых типов частотных характеристик биосистем (системы управления зрачковым рефлексом) качество сглаживания функцией (13) оказалось недостаточным. С этой целью в настоящей работе предлагается другой тип сглаживающей функции:

$$\Psi(\omega) = \frac{1}{\exp(a\omega - 1)}. \quad (14)$$

Исследование точности алгоритма проводилось при аппроксимации кривых амплитудно-частотной, вещественной и мнимой частотных характеристик системы управления зрачковым рефлексом. Выбор этой системы в качестве исходной для определения частотных характеристик не случаен. Эта система детально изучена с позиций теории регулирования группами исследователей во главе с Клайнсом и Старком [11, 12], благодаря чему найдены эмпирические аналитические выражения передаточных функций системы управления зрачковым рефлексом. Наличие аналитического выражения зрачкового рефлекса позволяет сравнивать аппроксимирующие функции, полученные с помощью рассмотренного алгоритма, с кривыми частотных характеристик, определяемых точными формулами. Это дает возможность судить о степени приближения аппроксимирующего выражения к исходной кривой, т. е. о точности аппроксимации.

Передаточная функция системы управления зрачковым рефлексом, на основании экспериментальных данных Клайнса, представляется в виде следующего выражения [11]:

$$\frac{D}{L} = \Omega \frac{-ase^{-\tau_3 s}}{(1 + \tau_1 s)(1 + \tau_2 s)} + \frac{-be^{-\tau_3 s}}{1 + \tau_4 s}, \quad (15)$$

где s —оператор Лапласа, D —преобразование Лапласа диаметра зрачка, L —преобразование Лапласа интенсивности света, Ω —однонаправленный оператор, пишущийся $\Omega = 1$, когда $sL > 0$ и $\Omega = 0$, когда $sL - R \leq 0$, где R —динамический остаток, $\tau_1, \tau_2, \tau_3, \tau_4, \tau_5$ —постоянные времени, a, b —постоянные чувствительности.

Частотные характеристики определяются уравнением:

$$\begin{aligned}
 H(j\omega) = & \left[\frac{1,032 \omega^2 \cos 0,3 \omega + (1,2 \omega - 0,221 \omega^3) \sin 0,3 \omega}{1 + 0,372 \omega^2 + 0,034 \omega^4} + \right. \\
 & \left. + \frac{0,24 (\cos 0,6 \omega - \omega \sin 0,6 \omega)}{1 + \omega^2} \right] + \\
 & + j \left[\frac{(1,2 \omega - 0,221 \omega^3) \cos 0,3 \omega - 1,032 \omega^2 \sin 0,3 \omega}{1 + 0,372 \omega^2 + 0,034 \omega^4} - \right. \\
 & \left. - \frac{0,24 (\sin 0,6 \omega + \omega \cos 0,6 \omega)}{1 + \omega^2} \right], \quad (16)
 \end{aligned}$$

где первый компонент правой части уравнения представляет собой вещественную частотную характеристику, а второй—мнимую частотную характеристику. По вещественной и мнимой частотным характеристикам определяется амплитудно-частотная характеристика.

Исследования показали, что применение нового типа сглаживающей функции существенно улучшило точность аппроксимации кривых, имеющих конечное значение в начале координат. На рис. 1а показана кривая амплитудно-частотной характеристики зрачкового рефлекса.

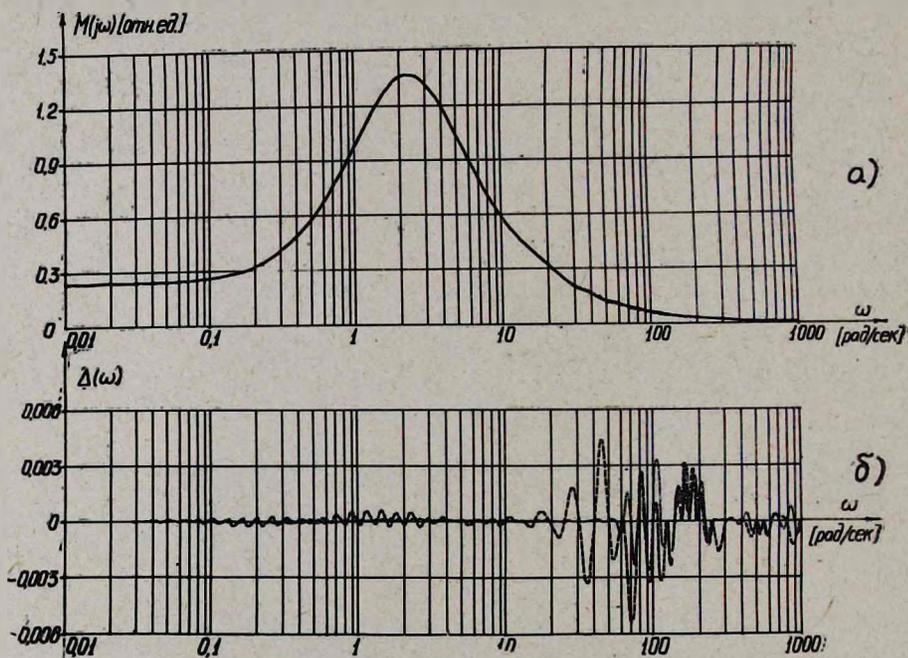


Рис. 1. а—амплитудная частотная характеристика. б—кривые ошибок аппроксимации. Пунктирными линиями показаны кривые в случае задания 10 точек на декаду, точечными—20 точек на декаду.

На рис. 1б показаны кривые ошибок аппроксимации. Величина ошибки уже при задании 10 точек на декаду вполне удовлетворяет практическим требованиям точности при аппроксимации кривых подобного типа.

На рис. 2 и 3 показаны кривые, соответствующие вещественной и мнимой частотным характеристикам зрачкового рефлекса.

Как видно из рисунков, при задании 10 узловых точек на декаду, вследствие резко колебательного изменения аппроксимируемых кривых в области высоких частот, значения аппроксимирующих функций между узловыми точками значительно расходятся со значениями иско-

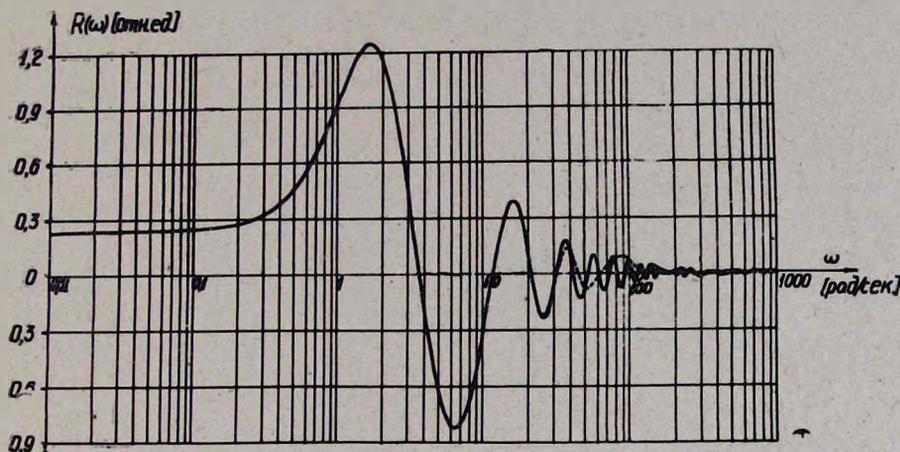


Рис. 2. Вещественная частотная характеристика (сплошная линия). Пунктирная и точечная линии—аппроксимирующие кривые в случае задания 10 и соответственно 20 точек на декаду.

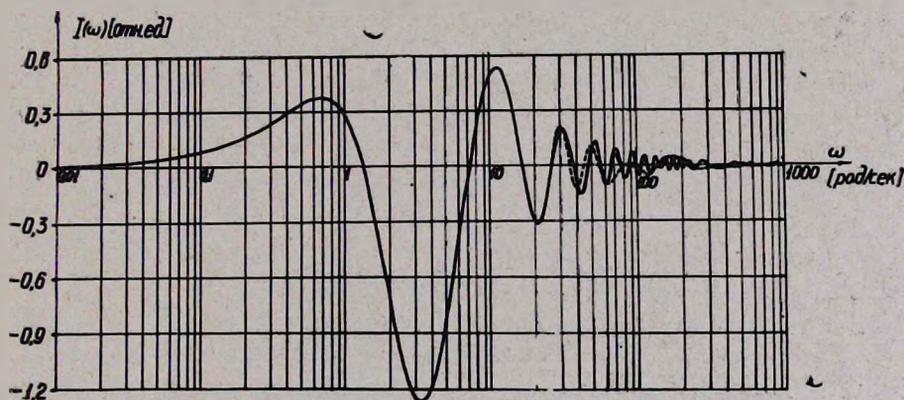


Рис. 3. Мнимая частотная характеристика (сплошная линия). Пунктирная и точечная линии—аппроксимирующие кривые в случае задания 10 и соответственно 20 точек на декаду.

мых кривых. С повышением точности аппроксимации (задание 20 узловых точек на декаду) эта ошибка уменьшается до практически требуемого уровня. Таким образом, при аппроксимации вещественной и мнимой частотных характеристик необходимо задание вдвое большего числа узловых точек на декаду, чем при аппроксимации амплитудно-частотной характеристики.

В приведенных расчетах по аппроксимации амплитудной (рис. 1 а, б) и вещественной частотных характеристик (рис. 2) применена сглаживающая функция (14) с коэффициентом $a=1$. Это значение коэффициента выбрано на основании ряда расчетов, в которых исследовалось поведение аппроксимирующей функции между узловыми точками. В качестве примера на рис. 4 показаны кривые ошибок аппроксимации амплитудно-частотной характеристики зрачкового рефлекса, рассчитанные для различных коэффициентов «а».

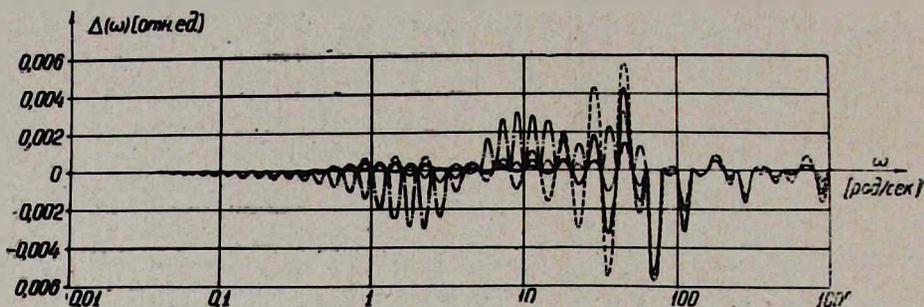


Рис. 4. Кривые ошибок аппроксимации амплитудной частотной характеристики при разных значениях коэффициента «а». Сплошная линия— $a=1$, пунктирная— $a=1,2$, точечная— $a=0,8$, штрих-пунктирная— $a=0,5$.

Как видно из рисунка, точность аппроксимации на наиболее информативном участке, от 1 до 100 рад/сек, наиболее высока при значениях $a=1$ и $a=0,8$. При отклонении значения коэффициента «а» в сторону увеличения или уменьшения точность падает. Целесообразно использование значения коэффициента $a=1$, поскольку при этом сглаживающая функция и аппроксимирующие выражения имеют наиболее простой вид.

Анализ точности рассмотренного выше алгоритма, при аппроксимации кривых частотных характеристик вызванных биоэлектрических сигналов, необходим, в частности, при построении на его основе алгоритмов решения задач идентификации и моделирования.

Все расчеты, результаты которых приведены в статье, производились на ЭЦВМ «Наири-2» с помощью модифицированной программы «АПФОРМ», реализующей рассмотренный алгоритм аппроксимации на языке АП. Эта программа является модификацией ранее рассмотренных программ «КАПФОР» (Коэффициенты АПпроксимирующей ФОРмулы) и «АПФОР» (АПпроксимирующая ФОРмула). [10]. Модифицированная программа «АПФОРМ» объединила эти программы в одну, в силу чего обладает рядом преимуществ.

Согласно программе, в ЭВМ вводится ряд коэффициентов с помощью которых задаются: вид сглаживающей функции, число рассчитываемых коэффициентов аппроксимирующей формулы, значение от-

резка аппроксимации, значение показателя N аргумента в формуле (1) и коэффициента «а» при аргументе сглаживающей функции (14).

Согласно программе по формулам (5) и (8) рассчитываются значения коэффициентов Q_k аппроксимирующей функции. Далее, для контроля осуществляется расчет значений аппроксимируемой функции в узловых точках.

Расчет значений аппроксимирующей функции может производиться с заданным шагом для равномерной или логарифмической шкал частот.

Результаты исследования алгоритма показывают, что использование принципа дискретизации в логарифмической шкале частот обеспечивает возможность охвата при аппроксимации широких диапазонов частотных характеристик. При этом благодаря введению сглаживающей функции, которая обеспечивает плавное изменение аппроксимирующей кривой на промежутках между узловыми точками, для расчетов необходимо задание относительно небольших объемов исходной информации: примерно 10 отсчетов на декаду в случае аппроксимации амплитудных частотных характеристик и 20 отсчетов на декаду в случае аппроксимации вещественных и мнимых частотных характеристик.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР,
группа нейрокибернетики

Поступило 6.V 1977 г.

Դ. Մ. ՄԵԼՔՆՅԱՆ, Ա. Ա. ՄԵԼՔՆՅԱՆ, Ս. Գ. ԱԴԱՄՅԱՆ

ԿԵՆՏՐԱԼԱՆԱԿԱՆ ՍԻՍՏԵՄՆԵՐԻ ՀԱՃԱԽԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ
ԲՆՈՒԹԱԳՐԵՐԻ ԱՊՐՈՔՍԻՄԱՑԻԱՅԻ ԱԼԳՈՒԻԹՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ալգորիթմի ուսումնասիրության արդյունքները ցույց են տալիս, որ դիսկրետիզացիայի սկզբունքի օգտագործումը հաճախականությունների լրգարիթմական շկալալում ապահովում է հաճախական բնութագրերի լայն դիսպազոնների ընդգրկումը ապրոքսիմացիայի ժամանակ: Ընդ որում, հարթեցնող ֆունկցիայի ներմուծման շնորհիվ, որն ապահովում է ապրոքսիմացնող կորի սահուն փոփոխությունը հանգույցային կետերի միջև ընկած հատվածներում, հաշվարկների համար անհրաժեշտ են սկզբնական ինֆորմացիայի համեմատաբար ոչ մեծ ծավալներ՝ մոտավորապես 10 հաշվարկային կետեր դեկադայի վրա հաճախականության ամպլիտոդային բնութագրերի ապրոքսիմացիայի դեպքում և 20՝ հաճախականության իրական և կեղծ բնութագրերի ապրոքսիմացիայի դեպքում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Shipley T., Jones R. W., Fry A. Vision Research, 8, 409, 1968.
2. Bennett W. F. Nature, 239, 407, 1972.

3. *Baszr E., Gonder A., Özesmi C., Ungan P.* Biol. Cybernetics, 20, 137, 1975.
4. *Dunermuth G.* Medinfo. 713, 1974.
5. *Isaksson A., Wennberg A.* Electroenceph. and Clin. Neurophysiology, 38, 79, 1975.
6. *Algvare P., Westbeck S.* Vision Research, 12, 195, 1972.
7. *Melkonjan D. S.* Advances in Electrophysiology and—pathology of visual system, 203, Leipzig, 1968.
8. *Мелконян Д. С.* Изв. АН АрмССР (серия технических наук), 22, 30, 1969.
9. *Мелконян Д. С., Мелконян А. А., Газарян А. А., Адамян С. Г.* Биологический журнал Армении, 5, 1976.
10. *Мелконян Д. С., Мелконян А. А.* Биологический журнал Армении, 10, 1975.
11. *Clypez M.* Ann. N. Y. Acad. Sci, 92, 946, 1961.
12. *Stark L.* Ann. N. Y. Acad. Sci, 98, 1096, 1962.

Д. К. РОСТОМЯН

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРИНЦИПОВ ОРГАНИЗАЦИИ НЕЙРОНОВ В НЕРВНОМ ЦЕНТРЕ МЕТОДОМ МАШИННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

На базе представленной ранее модели нейрона разработана модель нейронной сети, предназначенная для исследования структурно-функциональной организации нейронных групп различных отделов мозга путем воспроизведения в машинных экспериментах известных из нейрофизиологической литературы режимов работы нервных клеток соответствующей области мозга, с учетом их динамических особенностей и взаимодействия с другими клетками группы.

Возможности разработанной модели рассматриваются на примере исследования нейронной организации дыхательного центра.

Морфофизиологические исследования последних лет в области изучения структурно-функциональной организации нервной системы (НС) привели исследователей к представлению, согласно которому функциональная деятельность нервного центра (НЦ) определяется взаимодействием определенных групп клеток («ансамблей» [1, 2], «колонок» [3], «респиронов» [4, 5] и т. д.), каждая из которых действует как единое целое [2].

Проверка этой гипотезы, а также выяснение нейронной организации этих групп экспериментальным путем практически недоступны ввиду чрезвычайной сложности одновременной регистрации активности более двух-трех клеток с дальнейшей их морфологической идентификацией. Поэтому наиболее реальным путем проверки правомерности предположений относительно структурно-функциональной организации НС является метод моделирования, позволяющий путем задания необходимого набора свойств и параметров отдельных элементов (нейронов) проследить за их совместной деятельностью, выявляя при этом обобщенный алгоритм функционирования данной совокупности как системы управления.

Исследования последних лет показали, что при моделировании, нейроны и нейронные сети должны рассматриваться как сложные динамические системы [6, 7]. Такой подход, связанный с необходимостью учета происходящих в НС переходных процессов, вызывает значительные трудности, для преодоления которых целесообразно использование методов машинного моделирования.

В настоящей работе была поставлена задача на базе разработанной ранее модели нейрона [7] разработать модель нейронной сети, позволяющую исследовать структурно-функциональную организацию нейронных групп различных отделов мозга путем воспроизведения в ма-

шинных экспериментах известных из нейрофизиологической литературы режимов работы нервных клеток соответствующих отделов мозга с учетом их динамических особенностей и взаимодействия с другими клетками рассматриваемой группы.

Модель нейронной группы. При формализации нейронной группы мы опирались на ряд предположений, которые создают необходимые удобства для машинного моделирования и достаточно хорошо согласуются с известными морфофизиологическими данными относительно структуры и функциональной организации НС.

Пусть нейронная группа S содержит в себе нейроны C_1, C_2, \dots, C_N . На вход нейрона C_j могут поступать импульсы от всех остальных нейронов рассматриваемой группы, от самого себя (обратная коллатераль) и от внешней по отношению к группе S сети нейронов. Выходные импульсы нейрона C_j через многочисленные разветвления его аксона могут поступать на входы других клеток, на самого себя и во внешнюю по отношению к группе S сеть нейронов.

Ввиду того, что на данном этапе моделирования нас интересует лишь состояние нейронов, находящихся в рассматриваемой нейронной группе, внешнюю по отношению к группе S сеть нейронов представим как внешнюю среду и обозначим через C_0 . Предположим, что нейрон обладает свойствами, мало отличающимися от свойств нейронов C_1, C_2, \dots, C_N .

Как известно, в реальной НС любые два нейрона могут иметь между собой несколько синаптических контактов, которые, по-видимому, определяют силу влияния одного нейрона на другой. Если при формализации нейронной группы учесть всевозможные комбинации взаимодействий между нейронами, можно столкнуться с непреодолимыми трудностями. Поэтому второе предположение сформулируем следующим образом: каждый нейрон исследуемой группы может иметь с внешней по отношению к группе S средой C_0 , с самим собой и с другими нейронами группы не более чем один канал связи. Сила влияния одного нейрона на другой, а также воздействие внешней среды на нейроны исследуемой группы будут учитываться путем подбора параметров модели и стимула. Следуя Бусленко [8], второе предположение будем интерпретировать следующим образом. Каждый C_j (включая и C_0), как нейрон группы S , характеризуется множеством входных контактов $X_{0j}, X_{1j}, \dots, X_{Nj}$ ($[X_{ij}]^N$) и множеством выходных контактов $Y_{j1}, Y_{j2}, \dots, Y_{jN}$ ($[Y_{ji}]^N$), где $j=0, 1, \dots, N, i=0, 1, \dots, N$. В нашем случае, в отличие от работы [8], каждому входному контакту $X_{ij} \in \bigcup_{j=0}^N [X_{ij}]^N$ ($\bigcup_{j=0}^N [X_{ij}]^N$ — множество всех входных контактов всех нейронов) соответствует один выходной контакт $Y_{ji} \in \bigcup_{i=0}^N [Y_{ji}]^N$ ($\bigcup_{i=0}^N [Y_{ji}]^N$ — множество всех выходных контактов всех нейронов). Исходя из этого, можно записать

$$Y_{ji} = R(X_{ij}), \quad (1)$$

где R —оператор сопряжения.

Третье предположение относится к характеру связей между нейронами. Оно будет сформулировано следующим образом: нейрон C_j (включая и C_0) считается связанным с нейроном C_i , если между ними имеется канал связи, соединяющий j -й выходной контакт C_i -го нейрона с i -м входным контактом C_j -го нейрона. Третье предположение предусматривает возможность взаимодействия между нейронами только через синаптический контакт, соединяющий аксон одной клетки с дендритами или телом другой клетки. Исходя из этого предположения, оператор сопряжения представляется в виде таблицы, где на пересечении строк с номерами контактов (i) и столбцов с номерами нейронов (j) располагаются нули или $\pm A_{ij}$, указывающие на отсутствие или наличие связи между нейронами. При этом $\pm A_{ij}$ имеет смысл амплитуды импульсов, генерируемых C_i -м нейроном и поступающим на i -й контакт C_j -го нейрона. В случае, если импульс вызывает возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП), A_{ij} имеет положительный знак, в противном случае (при ТПСР) A_{ij} имеет отрицательный знак.

С учетом перечисленных выше предположений модель описывается следующим образом.

Входной контакт X_{ij} нейрона C_j принимает сигнал $x_{ij}(t)$, который представляет последовательность импульсов, генерируемых на Y_{ji} -ом выходном контакте нейрона C_i .

$$\begin{aligned} x_{ij}(t) &= 0 \quad \text{при } y_i(t) < Q_i(t); \\ x_{ij}(t) &= A_{ij} \quad \text{при } y_i(t) \geq Q_i(t), \end{aligned} \quad (2)$$

где $y_i(t)$ —изменение потенциала мембраны C_i -го нейрона, вызванного импульсами, приходящими на дендриты и тело клетки, Q_i —порог C_i -го нейрона.

$$y_i(t) = \sum_{j=0}^N A_{ji} (e^{-p_j t}) (n_{ji} e^{-a_{ji} t} - m_{ji} e^{-b_{ji} t}), \quad (3)$$

где

$$n_{ji} = \sum_{k=1}^{n_j} e^{a_{ji} c_{jik}} I(t - c_{jik});$$

$$m_{ji} = \sum_{k=1}^{n_j} e^{b_{ji} c_{jik}} I(t - c_{jik});$$

$$a_{ji} = \alpha_{ji} e^{-p_{ji}}, \quad b_{ji} = \beta_{ji} e^{-p_{ji}};$$

$$c_{jik} = \tau_{ji} + T_{ji} + \tau_{jik}.$$

При этом $e^{-p_{ji}}$ характеризует изменение формы и временное течение постсинаптического потенциала (ПСП) при его распространении

от места возникновения к аксонному холмику C_j -го нейрона; параметры α_{ji} и β_{ji} характеризуют форму и временное течение ПСП у X_{ji} -го контакта. τ_{ijk} — моменты генерации C_j -ой клеткой выходных импульсов; τ_{ji} и T_{ji} — время распространения импульса, генерируемого C_j -й клеткой к C_i -й клетке и ПСП от места его возникновения к аксонному холмику соответственно.

$$Q_i(t) = Q_i^0 + V_i e^{-\xi_i t} g_i, \quad (4)$$

где

$$g_i = \sum_{k=1}^{n_i} e^{\xi_i \tau_{ijk}} I(t - \tau_{ijk}) \quad (5)$$

Q_i^0 — значение порога при $t \leq 0$; V_i — величина, на которую меняется порог после генерации C_i -м нейроном выходного импульса; ξ_i — параметр, характеризующий скорость восстановления мембраны; τ_{ijk} — моменты равенства потенциала мембраны с порогом.

Алгоритм расчета сети, разработанный согласно приведенным выше выражениям и написанный на языке программирования АП ЭВМ семейства «НАИРИ», основан на последовательном рассмотрении работы всех нейронов исследуемой группы (начиная с нейрона C_1) в равноотстоящие моменты времени $0, t_1, t_2, \dots, t_\mu \dots T$ ($t_\mu = t_{\mu-1} + \Delta t$).

В качестве исходной информации в ЭЦВМ вводятся: количество нейронов исследуемой группы (N); оператор сопряжения, задающий связи между нейронами; параметры каналов связи; параметры порогов нейронов; общее время моделирования (T); значение шага дискретизации (Δt).

Процедура расчета состояния C_i -го нейрона в произвольный момент времени t_μ включает в себя следующие этапы.

Поиск нейронов, с которыми нейрон C_i имеет канал связи.

Расчет, согласно уравнению (3), значения потенциала мембраны в рассматриваемый момент времени t_μ с учетом предыстории приходящих воздействий.

Расчет значения порога в момент времени t_μ , согласно выражению (4).

Определение наличия или отсутствия выходного импульса, согласно выражению (2).

При $y_i(t_\mu) \geq Q_i(t_\mu)$ расчет изменения порога, согласно выражению (5).

Определение состояния входов нейронов, с которыми нейрон C_i имеет канал связи.

Выдача на печать значений $t_\mu, y_i(t_\mu), Q_i(t_\mu)$.

Формирование номера следующего нейрона.

Процесс вычислений заканчивается после выполнения условия $t \geq T$.

В качестве примера, согласно разработанной модели сети и алгоритму его расчета, была сделана попытка выяснить принципы нейрон-

ной организации дыхательного центра (ДЦ). Выбор этого объекта не случаен: он обладает достаточной полнотой разнообразия нейронов; богатством их связей; ограниченностью количественного состава; подробными сведениями о характере функционирования нейронов в процессе акта дыхания, полученными с помощью микроэлектродной техники, и количественно обработанными морфологическими данными.

Исследование принципов нейронной организации ДЦ. До последнего времени понимание механизмов работы ДЦ основывалось на представлении о том, что дыхательные нейроны (ДН) образуют две функциональные подсистемы (инспираторную и экспираторную), которые, взаимодействуя между собой по принципу реципрокного торможения, обеспечивают ритмическую смену фаз вдоха выдохом [9, 10]. При этом предполагалось, что ДН внутри каждой подсистемы соединены между собой взаимновозбуждающими связями.

Исследования последних лет выявили большое разнообразие ДН как по типу их строения, так и характеру их активности [11—15]. Было показано, что по характеру активности в ДЦ имеются нейроны, работающие: на всем интервале фазы вдоха; на всем интервале фазы выдоха; на первой половине фазы вдоха; на второй половине фазы вдоха; на первой половине фазы выдоха; на второй половине фазы выдоха; в промежутке между фазами и ритмично, с изменением характера своей импульсации на той или иной фазе дыхательного ритма [12, 13]. Причем нейроны, генерирующие импульсы синхронно с той или иной фазой дыхательного ритма, перемешаны с ритмичными нейронами, количество которых значительно превосходит залповые [12]. Удалось также установить, что соседние нейроны могут находиться как в реципрокных взаимоотношениях, так и работать синергично [14].

С другой стороны, морфологическими исследованиями показано, что в ДЦ нейроны расположены компактными группами, состоящими от одного до пяти крупных длинноаксонных клеток и 8—12 мелких, короткоаксонных нейронов, расположенных в дендритах крупных [4, 5].

Все это начало приводить исследователей, как нейрофизиологов, так и морфологов, к представлению о том, что дыхательный ритм образуется взаимодействием этих групп, внутри которых нейроны соединены как возбуждающими, так и тормозными связями [5, 14—16].

Мы попробовали проверить вышеуказанную гипотезу и выяснить функциональное значение различных типов ДН воспроизведением в машинных экспериментах активности указанных типов клеток с учетом динамических особенностей отдельных нейронов, статистической характеристики типового состава клеток, а также морфологических данных о взаимном расположении разных клеток с различной конфигурацией дендритного дерева.

Результаты машинных экспериментов позволили предположить, что дыхательный ритм осуществляется последовательным функциони-

рованием двух симметричных групп нейронов, взаимодействующих между собой по следующему принципу.

Нейроны 1—2, 5—6, 12—13, 16—17 соединены между собой взаимновозбуждающими связями и характеризуются невысоким порогом, быстрой восстанавливаемостью, медленными скоростями проведения импульсов по аксону, низкой амплитудой выходных импульсов—все тем, чем характеризуются маленькие нейроны (рис. 1). Аксоны этих

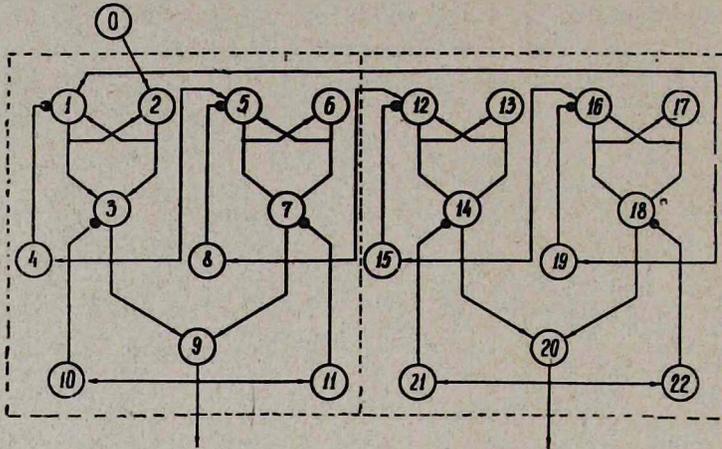


Рис. 1. Схема соединения нейронов в нейронных группах ДЦ. Стрелками обозначены возбуждающие связи, кружочками—тормозные.

клеток оканчиваются на дендритах более крупных клеток 3, 7, 14, 18 с несколько более высоким порогом, с большей скоростью проведения импульсов по аксону и большей амплитудой выходных импульсов. В свою очередь аксоны этих клеток оканчиваются на дендритах клеток 9, 20, которые, согласно параметрам, принятым при моделировании, считаются крупными. От аксонов нейронов 3, 7, 14, 18 отходят коллатерали, которые, с одной стороны, возбуждают нейроны 4, 8, 15, 19, функциональная роль которых заключается в предотвращении чрезмерного возбуждения нейронных пар 1—2, 5—6, 12—13, 16—17 и, с другой стороны, управляют деятельностью другой симметричной группы путем возбуждения их маленьких нейронов. В свою очередь деятельность клеток 3, 7, 14, 18 управляется клетками 10, 11, 21, 22, которые, возбуждаясь импульсами, приходящими по коллатералиям аксонов клеток 9, 20, тормозят их активность. Коллатерали клеток 9, 20 оканчиваются на дендритах клеток 10, 11, 21, 22, а аксоны последних дают синаптические контакты на телах клеток 3, 7, 14, 18, соответственно.

Расчет, предложенной на рис. 1 нейронной схемы, проведенный на ЭЦВМ «Наири-2», позволил получить активность всех нейронов исследуемой группы в интервале 5 отн. единиц. Запуск модели осуществлялся путем подачи на нулевой контакт нейрона 2 возбуждающего импульса с внешней по отношению к изучаемой группе сети нейронов S_0 .

Как видно из приведенной диаграммы активностей всех нейронов (рис. 2), нейроны 1, 2, 5, 6, 12, 13, 16, 17 работают ритмично на всем протяжении работы сети, с увеличением частоты генерации выходных импульсов на различных фазах вдоха у одних нейронов (1, 2, 5, 6) и выдоха у других (12, 13, 16, 17). Нейрон 3 работает на первой половине фазы вдоха, нейрон 7—на второй, нейрон 14—на первой половине фазы выдоха, нейрон 18—на второй половине фазы выдоха. Ней-

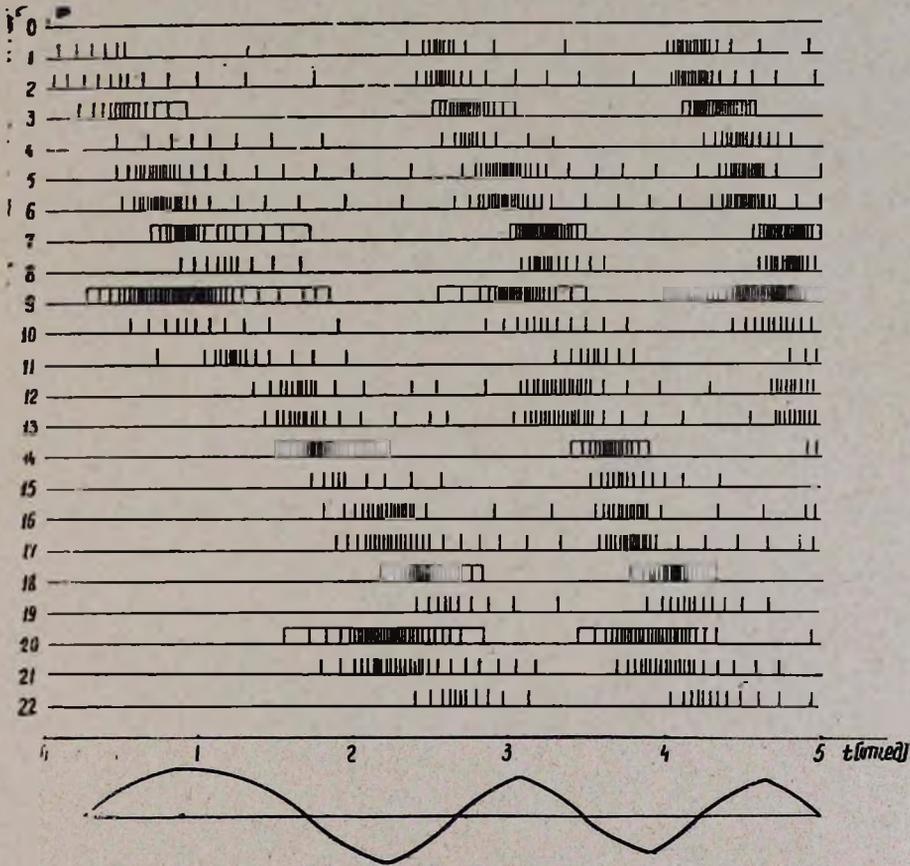


Рис. 2. Диаграмма активностей ДН, полученных в результате моделирования.

рон 9 работает на всем интервале фазы вдоха, нейрон 20—на всем интервале фазы выдоха. Тормозные нейроны 4, 8, 10, 11, 15, 19, 21, 22 работают на границах между разными фазами.

Таким образом, результаты, полученные в ходе экспериментов с моделью, убеждают нас в правомерности гипотезы о существовании в ДЦ определенных групп клеток, которые, последовательно сменяя друг друга, образуют дыхательный ритм. При этом, как видно из рис. 1, нейроны внутри каждой группы соединены между собой как возбуждающими, так и тормозными связями, и реципрокные отношения меж-

ду группами не являются ведущим фактором в формировании ритмического дыхания.

Наряду с этим, анализ результатов моделирования и данных литературы дают основание полагать, что первичная обработка дыхательной афферентации осуществляется аритмичными (мелкими) нейронами, которые соединены между собой взаимовозбуждающими связями. Эти нейроны дают синаптические контакты на дендритах более крупных клеток, которые осуществляют второй этап обработки информации. Лишь после всего этого информация поступает на крупные клетки (ритмообразующие), которые и ответственны за возникновение фаз вдоха и выдоха. Тормозные нейроны управляют деятельностью всей группы.

Естественно, что предложенная в работе схема взаимодействия нейронов в нейронных группах ДЦ нуждается в проверке и уточнении. Возможно, появление новых фактов существенно изменит наши представления о структурно-функциональной организации ДЦ. Однако ясно одно, что предлагаемый в настоящей работе подход к изучению структурно-функциональной организации НС является весьма перспективным, так как с его помощью можно проверять различные теоретические гипотезы о нейронной организации того или иного отдела мозга путем сравнения результатов моделирования с результатами экспериментальных исследований.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Поступило 15.VII 1977 г.

Դ. Կ. ՌՈՍՏՈՄՅԱՆ

ՆԵՐՎԱՅԻՆ ԿԵՆՏՐՈՆՆԵՐՈՒՄ ՆԵՅՐՈՆՆԵՐԻ ԿԱԶՄԱՎՈՐՄԱՆ ՍԿԶՐՈՒՆԲԵՆԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՄԵՔԵՆԱՅԱԿԱՆ ՄՈԴԵԼԱՎՈՐՄԱՆ ՄԹՈԴՈՎ

Ա մ ֆ ռ փ ո Վ լ ը

Նեյրոնի նախապես մշակված մոդելի հիմքի վրա կազմվել է նեյրոնային ցանցի մոդել, որը նախատեսված է ուղեղի տարբեր բաժինների նեյրոնային խմբերի կառուցվածքա-ֆունկցիոնալ կազմութունը ուսումնասիրելու համար՝ ուղեղի հետադրող հատվածի ներվային բջիջների նախապես հայտնի աշխատանքային ռեժիմները մեքենայական փորձերում վերարտադրելու ճանապարհով հաշվի առնելով նրանց (նեյրոնների) դինամիկ յուրահատկութունները և փոխներգործութունը խմբի այլ ներվաբջիջների հետ:

Մշակված մոդելի հնարավորութունները դիտվում են շնչառական կենտրոնի նեյրոնային կազմավորման հետադրողական օրինակի վրա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Коган А. Б. Сб. Проблемы нейрокибернетики. 16, Ростов-на-Дону, 1962.
2. Коган А. Б. Сб. Вопросы кибернетики, 46—82, М., 1976.

3. Hubel D., Wiesel T. J. *Physiol.*, 106, 169, 1962.
4. Жигадло Б. А. Вопросы радиоэлектроники, сер. общетехн. 45—50, 11, 1972.
5. Жигадло Б. А. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, LXIX, 8, 89—95, Л., 1975.
6. Позин Н. В. Моделирование нейронных структур. М., 1970.
7. Ростомян Д. К. Биологический журнал Армении, 28, 10, 1975.
8. Бусленко Н. П. Электронная техника, сер. автоматизир. сист. упр. (АСУ), 10—22, 1, 1972.
9. Pitts R. *Physiol. Rev.* 26, 4, 609—630, 1946.
10. Salmotrachi G., Burns B. J. *Neurophysiol.*, 23, 2—13, 1960.
11. Сафонов В. А., Ефимов В. Н., Чумаченко А. А. Вопросы физиологии и патологии дыхания. 21, 1968.
12. Сошников Е. И. Автореф. канд. дисс., М., 1971.
13. Сафонов В. А., Сошников Е. И. Сб. Вопросы физиологии и патологии дыхания. 10, Куйбышев, 1968.
14. Куликова Н. Н. Канд. дисс., Ростов-на-Дону, 1971.
15. Чумаченко А. А., Ефимов В. Н. Канд. дисс., Ростов-на-Дону, 1970.
16. Кедер-Степанова И. А., Четаев А. Н. Сб. Вопросы физиологии и патологии дыхания. 13—14, Куйбышев, 1968.

Л. С. КАЗАРЯН, Г. А. ТОНОЯН

ОСНОВЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ КЛЕТОК МИКРОБНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В данной работе на примере опыта Г. Ф. Гаузе, проведенного с инфузориями, иллюстрируется возможность определения динамики развития отдельных клеток популяции при известной динамике роста популяции и обсуждается принцип выявления параметров жизнедеятельности клеток микробной популяции в течение их жизненного цикла при помощи предложенного ранее математического аппарата.

В связи с малыми размерами микроорганизмов и незначительным количеством употребляемого или выделяемого ими в процессе жизнедеятельности вещества невозможно экспериментально определить количественные изменения, происходящие в клетке, а анализ параметров микробной популяции существующими математическими моделями из-за большой численности и неоднородности клеточной популяции не дает желаемых результатов.

Для преодоления этих трудностей нами предложен математический аппарат, разработанный на основе новых принципов анализа микробной популяции. В предыдущих работах [1, 2] были предложены основы алгебраизации кривой роста микробной популяции и определения динамики роста отдельных клеток ее при известной динамике роста популяции. Данная работа является продолжением этих исследований: с помощью предложенного нами математического аппарата на опытах Гаузе [5], проведенных в 30-х годах, показана возможность определения динамики роста отдельных клеток популяции.

Опыты Г. Ф. Гаузе проводились на *Paramecium aurelia*—ресничное простейшее, обычно размножающееся делением. На среде Остерхаута, при температуре 26°, Г. Ф. Гаузе заложил опыт в трех повторностях, помещая в 5 см³ раствора по 20 особей. Инфузории кормили патогенными бактериями *Pseudomonas aeruginosa*, которые на среде Остерхаута не размножаются. Они ежедневно отделялись от детрита и переносились на свежую среду.

На рис. 1 приведены графики зависимости логарифма численности популяции от времени для всех трех повторностей (по Гаузе). В предыдущей работе [2] была рассчитана динамика роста популяции при заданной W_1 -вероятности удвоения клетки или единицы исчисления популяции (ЕИП) за Δt промежуток времени $W_1 = \frac{1}{6}, \frac{2}{6}, \frac{3}{6}, \frac{4}{6}, \frac{5}{6}$. W_1 не зависит ни от численности популяции, ни от возраста кле-

ток. Сущность этой модели сводилась к определению динамики роста клеток популяции при совпадении теоретической и экспериментальной траекторий ее. Был приведен принцип определения исходной численности популяции для проведения эксперимента с целью определения W_1 , с определенной вероятностью ошибки q , при $\chi^2 > \chi^2_{\alpha}$; возможные дина-

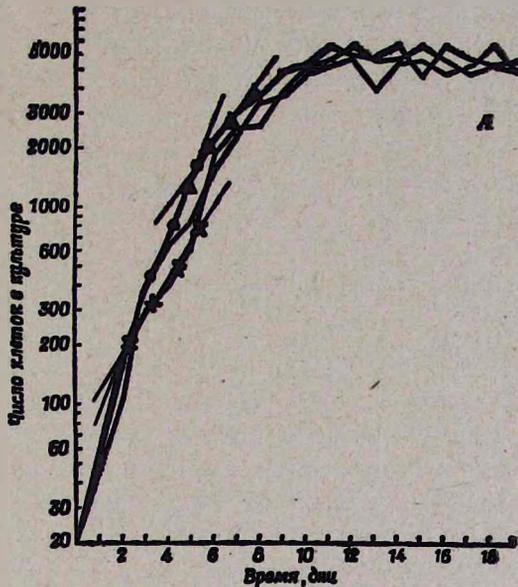


Рис. 1. Эксперименты Гаузе с *Paramecium aurelia* [5]. —*—*—*— отрезок графика зависимости логарифма численности популяции от времени при $W_1=0.6$. —●—●—●— отрезок графика зависимости логарифма численности популяции от времени при $W_1=1$. —▲—▲—▲— отрезок графика зависимости логарифма численности популяции от времени при $W_1=0.4$.

мики роста клеток или ЕИП популяции описывались с помощью структурных рядов S_n . При анализе графиков зависимости логарифма численности популяции от времени (рис. 1) формула минимального интервала времени Δt_1 , через который необходимо измерять численность микробной популяции [1], не применяется, так как в данном случае (в опыте Гаузе) не было необходимости следить за этапами развития клеток популяции и точно измерять численность ее. В связи с этим примем, что $\Delta t_1=1$ дню, и расчеты будем вести с соответствующей точностью.

Примечание: Δt_1 определяется по формуле:

$$\Delta t_1 = \frac{\Delta \tau \cdot z}{N(t_1) \cdot k},$$

где $N(t_1)$ — численность популяции в t_1 момент времени, $\frac{z}{k}$ — погрешность прибора, измеряющего численность популяции, $\Delta \tau$ — минимальный промежуток времени, в

течение которого происходят изменения в клетке, подлежащие фиксации (например, фотографированию).

С целью алгебраизации динамики роста популяции допустим, что для инфузорий $\Delta\tau_{\min}$ — минимальный промежуток времени, к которому клетка может удвоиться после появления в t_0 момент, равен одному дню, т. е. $\tau_{\min} = \Delta t$. Это допущение делается на основании результатов первых 2—3-х дней эксперимента, так как это — этап самого быстрого размножения логфазы (в эти дни численность популяции удваивается). Допускаем, что инфузории в состоянии удваиваться только в $m\Delta t$ моменты времени при $m=1, 2, 3, \dots, i, \dots, n$, хотя удвоение и не обязательно [1].

Примечание: так как Δt_i для данного случая величина постоянная, то Δt_i обозначается через Δt .

Если клетка удваивается в t момент, где $t_i < t < t_i + \frac{\Delta t}{2}$, то считается, что клетка удвоилась в t_i момент; при $t_i + \frac{\Delta t}{2} \leq t \leq t_i + 1$ считается, что клетка удвоилась в t_{i+1} момент. В дальнейшем покажем, что можно придать W_1 значения, необходимые для проведения анализа динамики роста популяции и ее других параметров с заданной точностью.

Выделим на графиках зависимости логарифма численности популяции от времени в эксперименте Гаузе отрезки, соответствующие постоянной скорости размножения: 200 (2,5 дня), 318 (3,5 дня), 500 (4,5 дня), 800 (5,5 дня); 205 (2,5 дня), 410 (3,5 дня), 820 (4,5 дня), 1600 (5,5 дня), 1420 (5 дней), 2000 (6 дней), 2800 (7 дней), 3900 (8 дней). Для указанных отрезков графиков отношения изменения численности популяции за один день к исходной численности постоянны $\frac{\Delta N(t_i)}{N(t_i)}$ и, соответственно, равны 0,6, 1, 0,4. Два отрезка из указанных имели $t_0 = 2,5$ д., т. е. отсчет численности популяции смещен на полдня, что не имеет в данном случае принципиального значения. Вероятность удвоения клеток популяции для данных отрезков графиков динамики роста

популяции принимаем за 0,6, 1, 0,4, но условие $\frac{\Delta N(t_i)}{N(t_i)} = W_1$ должно

приниматься весьма осторожно, так как не всегда динамика популяции отражает реальную вероятность удвоения клеток, имеется в виду случай недостаточной численности популяции в t_0 момент времени. При недостаточной численности популяции в t_0 момент клетки или ЕИП не охватывают все возможные динамики роста клеток или ЕИП микробной популяции, сосредоточенные в структурных рядах S_n , а это в свою очередь может отразиться и на динамике роста популяции, для которой и будет недействительно условие $\frac{\Delta N(t_i)}{N(t_i)} = W_1$. Зная S_n и W_1 , можно определить число популяции инфузорий, развивающихся согласно каждой из возможных динамик роста, а этого уже достаточно

для определения возрастного состава популяции на всех исследуемых этапах при $W_1 = \text{Const.}$, как это уже делалось [2].

Если выдвинута гипотеза динамики выделения (употребления) определенного вещества одной клеткой или ЕИП, а также известна концентрация этого вещества в процессе роста популяции (рис. 2), то

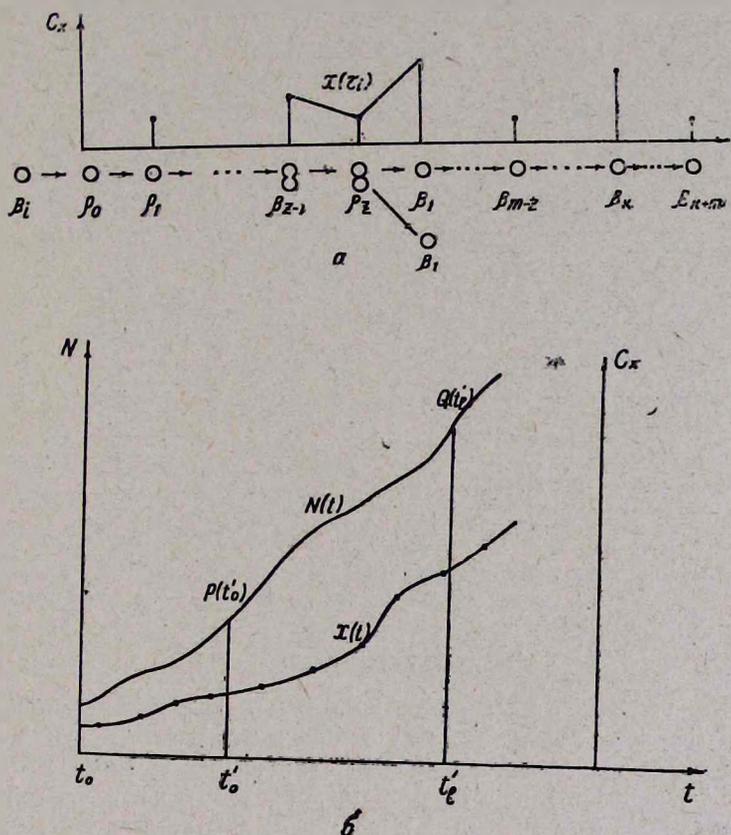


Рис. 2. Пример гипотезы динамики выделения микробной клеткой вещества X, правильность которой требуется проверить на $P(t'_0) \rightarrow Q(t'_1)$ отрезке кривой динамики роста микробной популяции. а) гипотеза динамики выделения вещества X микробной клеткой. β_1 — этап клетки в τ_1 момент после появления в τ_0 ($1 < i < k$). β_k — самая старая клетка $k\Delta$ возраста, которая, возможно, окажется в $P(t'_0)$ популяции. $m\Delta = t'_1 - t'_0$ — промежуток времени роста популяции. $P(t'_0) \rightarrow Q(t'_1)$. $\rho_0 \rightarrow \rho_1^{-kz}$ — последовательность этапов клетки, которые она должна пройти в процессе удвоения независимо от возраста клетки, при котором у нее начался процесс деления. C_x концентрация вещества X, выделяемого клеткой за $\Delta\tau_i$. б) динамика роста микробной популяции $N(t)$ и динамика увеличения концентрации вещества X (t) — ●—●—●— выделенного популяцией за $t'_1 - t'_0$ промежуток времени.

можно проверить правильность этой гипотезы. По результатам анализа даже одного эксперимента можно судить о приемлемости или не-

приемлемости выдвинутой гипотезы, так как одновременно анализируется широкий спектр клеток популяции в течение нескольких поколений.

Необходимо учесть, что в структурных рядах S_n собраны возможные ордеревья динамики увеличения клеток или ЕИП, но эти ордеревья не отражают полностью возрастного состава (рис. 3).

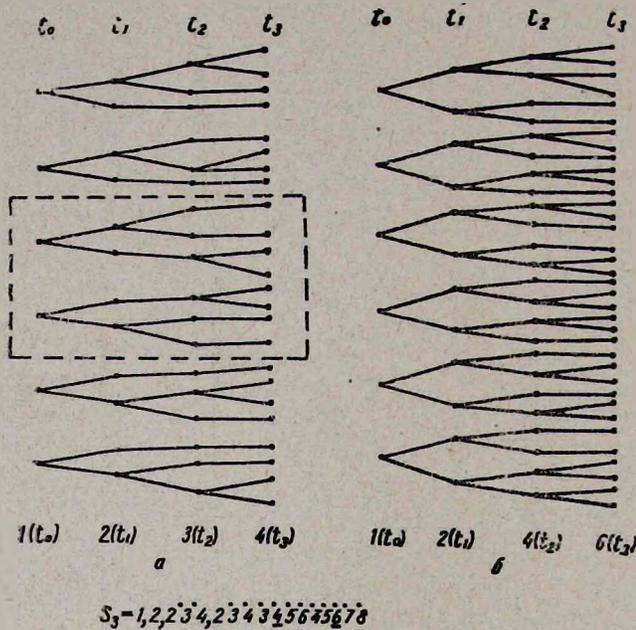


Рис. 3. Возможные варианты ордеревьев динамики увеличения численности популяции структурного ряда S_3 и их возрастного состава. а) варианты ордеревьев динамики увеличения численности популяции I (t_0), 2 (t_1), 3 (t_2), 4 (t_3), из которых два имеют 2 ($2\Delta t$), 2 (Δt) возрастной состав, а остальные—1 ($3\Delta t$), 1 ($2\Delta t$), 2 (Δt) возрастной состав клеток. б) варианты ордеревьев динамики увеличения численности популяции I (t_0), 2 (t_1), 4 (t_2), 6 (t_3), имеющие одинаковый возрастной состав клеток 2 ($2\Delta t$), 4 (Δt).

В предложенный математический аппарат, при необходимости, можно ввести τ_{\min} —минимальный промежуток времени, к которому клетка может удвоиться после появления в t_0 момент, и τ_{\max} —максимальный промежуток времени, после которого клетка уже не в состоянии удваиваться. При надобности можно ввести функцию вероятности удвоения клетки $W_1(\tau_1)$ от возраста клетки (τ_1) (рис. 4). В структурном ряду S_n не учитываются все ВПУЧП, не удовлетворяющие функции $W_1(\tau_1)$, S_n —обозначение структурного ряда, содержащего только ВПУЧП, удовлетворяющие функции $W_1(\tau_1)$. Например, структурный ряд $S_3 = 1, 2, 2 \cdot 3 \cdot 4, 2^3 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 6 \cdot 4 \cdot 5 \cdot 7 \cdot 8$ содержит 13 ВПУЧП; четыре пути увеличения численности популяции—1 (t_0), 1 (t_1), 1 (t_2), 1 (t_3); 1 (t_0), 1 (t_1), 2 (t_2), 3 (t_3); 1 (t_0), 2 (t_1), 3 (t_2), 3 (t_3); 1 (t_0), 2 (t_1),

4 (t_2), 5 (t_3) — не должны учитываться при расчетах, так как не удовлетворяют функции $W_1(\tau_1)$.

С помощью указанного аппарата можно определять функцию вероятности удвоения клетки от возраста, если о ней ничего не известно, но для этого необходимо построить множество возможных $W_1(\tau_1)$ и уже потом последовательно их проверять в расчетах и сравнивать с:

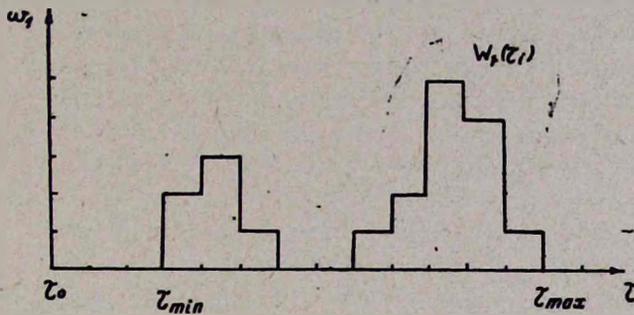


Рис. 4. $W_1(\tau_1)$ —функция вероятности удвоения клетки от возраста τ_1 .

экспериментальными данными. Может оказаться, что одновременно несколько $W_1(\tau_1)$ могут удовлетворять экспериментальным кривым. Дальнейшее уточнение функции $W_1(\tau_1)$ проводится уже при расчетах с учетом динамики выделения (употребления) вещества микробной клеткой в течение жизненного цикла. Если неизвестна динамика выделения (употребления) вещества, то в этом случае необходимо построить множество возможных динамик выделения (употребления) вещества клеткой. Задачи, связанные с построением множества гипотез и отбора из них гипотез, объясняющих результаты экспериментов с необходимой точностью, будут рассмотрены в последующих работах.

В данной работе мы завершаем описание основных принципов предложенного математического аппарата для определения параметров жизненного цикла клетки, которые возможно получить лишь при пересчете данных, снятых с микробной популяции на одну клетку. Для определения параметров жизненного цикла клетки при помощи указанного математического аппарата необходима минимальная информация о популяции—динамика увеличения численности популяции, даже если задана недостаточно достоверно, и концентрации веществ, выделяемых популяцией. Последовательный подбор структурных рядов S_n для описания динамики роста популяции, определение функции вероятности удвоения клетки $W_1(\tau)$ от возраста τ_1 и определение динамики выделения (употребления) веществ клеткой в течение жизненного цикла (рис. 2)—вот круг проблем, которые призван решать предложенный математический аппарат. В данном аппарате не рассматривалась смертность микроорганизмов, в связи с этим он пригоден для лог-фазы и в некоторой степени для стационарной фазы микробной популяции. В предложенном варианте математический аппарат может быть

пригодным для анализа микробной популяции в течение небольшого числа генераций.

Выделим особенности, отличающие разработанный математический аппарат от детерминированных, стохастических и параметрических моделей, описывающих рост микробных популяций.

Для детерминированных моделей необходимо наличие причинно-следственных связей при явлениях роста, в том числе и роста микробных популяций; в стохастических моделях используются вероятностные допущения, что делается, когда имеется небольшое число клеток; к параметрическим моделям прибегают в том случае, когда для описания роста недостаточны ни детерминированные, ни стохастические модели. В этом случае вводятся новые параметры для соответствия с экспериментальными данными, но часто эти параметры являются чисто математическим приемом и лишены биологического смысла [4]. Слабой стороной упомянутых моделей является их неспособность выявлять и изучать внутренние и внешние параметры микробной популяции и их взаимосвязи, если взаимосвязи весьма сложные и экспериментальная информация минимальная. С целью расширения возможностей математического моделирования микробных популяций нами был введен принцип разложения кривой динамики роста микробной популяции на составляющие динамики роста отдельных составных элементов ее (клетки или ЕИП). В отличие от упомянутых трех классов моделей, которые описывают только один специфический случай роста популяции, приведенный математический аппарат в состоянии воспроизвести множество возможных динамик роста популяции и множество моделей с параметрами жизненного цикла клетки, из которых выбирают только те, которые способны описать сложную систему конкретной микробной популяции с достоверностью, удовлетворяющей точности проводимых экспериментов. Так как эти модели дают возможность описать и анализировать сложную структуру микробных популяций, назовем их «структурными моделями».

Математический аппарат структурных моделей будет значительно расширен в последующих наших работах.

Ереванский государственный университет,
кафедра высшей математики

Поступило 31.III 1977 г.

Լ. Ս. ԴԱԶԱՐՅԱՆ, Գ. Ա. ՏՈՆՈՅԱՆ

ՄԱՆՐԷՆԵՐԻ ՊՈՊՈՒԼՅԱՑԻԱՅԻ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՊԱՐԱՄԵՏՐԵՐԻ
ՀԱՅՏՆԱԲԵՐՄԱՆ ՀԻՄՈՒՆՔՆԵՐ

Ա մ փ ո փ ու մ

Հոդվածում, Գառնի փորձի օրինակով, որը կատարվել է ինֆուզորիաների վրա, մեկնարկվում են պոպուլյացիայի առանձին բջիջների զարգացման դինամիկայի որոշման հնարավորությունները՝ պոպուլյացիայի աճի

հայտնի դինամիկայի դեպքում: Քննվում է մանրէների պոպուլյացիայի բջիջների կենսագործունեության պարամետրերի հայտնաբերման սկզբունքը նրանց կյանքի ցիկլի ընթացքում՝ առաջարկված մաթեմատիկական ապարատի օգնությամբ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Казарян Л. С., Тсноян Г. А. Биологический журнал Армении, 30, 4, 1977.
2. Тоноян Г. А., Казарян Л. С. Биологический журнал Армении, 30, 7, 1977.
3. Печуркин Н. С., Терсков И. А. Анализ кинетики роста и эволюции микробных популяций, Новосибирск, 1975.
4. Термодинамика биологических процессов. М., 1976.
5. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. М., 1975.

А. П. МЕЛИКЯН, Б. П. ДИЛЬДАРЯН

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ И ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ELATINACEAE

Обобщены результаты изучения ряда представителей родов *Elatine* и *Bergia* семейства *Elatinaceae*. Установлено, что по структуре стебля и листа роды хорошо различаются. Строение пыльцевых зерен всех изученных видов в целом однотипно. Полученные результаты свидетельствуют о наличии филетических связей между семействами *Elatinaceae* и *Frankeniaceae*.

Положение сем. *Elatinaceae* в системе покрытосеменных интерпретируется по-разному. В системах Энглера, Ветштейна, Рендла и Гундерсена это семейство стоит рядом с семейством *Frankeniaceae*. *Elatinaceae* сближают также с сем. *Caryophyllaceae*, *Ochnaceae*, *Lythraceae*, *Crassulaceae*, *Tamaricaceae*. В системе А. Л. Тахтаджяна оно рассматривается как наиболее специализированное семейство порядка *Theales*, причем в качестве наиболее вероятных предков указываются представители сем. *Nuragaceae*, в частности из трибы *Nuragaceae*. Кроме многих общих морфологических черт, среди представителей обоих семейств встречаются и водные формы [1, 2]. Новак [3], считая представителей этого семейства сильно обособленным, выделяет его в отдельном *Tamaricales*.

Ввиду того, что нами предпринято изучение порядка *Tamaricales* и его филетических связей, ведутся также работы по изучению сближаемых с этим порядком групп.

Известно, что в объем семейства *Elatinaceae* входят роды *Elatine* и *Bergia*, представители которых распространены в основном в тропических и субтропических странах, а также некоторые виды из умеренных областей [1]. На территории Советского Союза отмечены два вида рода *Bergia* и восемь видов рода *Elatine*.

В данной статье мы остановимся на исследовании структуры стебля, листа, а также строения пыльцевых зерен некоторых представителей семейства *Elatinaceae*.

Материал был получен из гербария БИН АН СССР. Строение стеблей листьев и пыльцевых зерен изучено по общепринятой методике.

Elatine alsinastrum L.

Строение стебля (табл. I, рис. 1). Стебель на срезе овально-округлый, слаборебристый. Эпидермальные клетки крупные, вытянуты в тангентальном направлении, часто с бурым содержимым. Радиальные

стенки эпидермальных клеток сравнительно тонкие. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Под эпидермой расположены 3—4 слоя клеток коровой паренхимы. В коровой части находятся крупные воздушные полости (аэренхима). Клетки коровой паренхимы, примыкающие к центральному цилиндру, сравнительно толстостенные и богаты содержимым. Перицикл развит слабо. Флоэма представлена слабо. Ксилема развита сравнительно хорошо, в основном за счет крупных сосудов, древесная паренхима почти отсутствует. Сердцевина плотная, компактная, мелкоклетчатая, с богатым содержимым.

Строение листа (табл. II, рис. 1). Лист очень тонкий. Клетки наружной эпидермы вытянуты в тангентальном направлении. Под эпидермой расположено 4—5 слоев однообразных, неплотно сомкнутых клеток, густо заполненных хлорофиллом. Проводящие пучки мелкие. Нижняя эпидерма представлена удлинненными в радиальном направлении клетками с равномерно утолщенными стенками.

Строение пыльцевого зерна (табл. III, рис. 1). Форма пыльцевых зерен сплюсненно-сфероидальная, с полюса округло-треугольная. Спородерма трехборозднопоровая. Борозды длинные, широкие, на концах закругленные. Край борозды ровный. Поры крупные, вытянутые и по экватору как бы выходят за пределы борозды. Вероятно, это паракольпы, т. е. внутреннее утолщение экзины. Скульптура сетчатая. Экзина толстая, столбчатая—1,3 мк. Полярная ось—29 мк. Экваториальная—22 мк.

Bergia ammanloides Roxb.

Строение стебля (табл. I, рис. 2). Стебель на срезе округлый. Клетки эпидермы крупные, сравнительно тонкостенные, вытянутые в тангентальном направлении. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Кора состоит из 5—7 слоев сдавленных, однотипных клеток с бурым содержимым и друзами оксалата кальция. В коровой зоне местами образуются полости за счет лизиса клеток. Перицикл слабо выражен, в перичиклической зоне отмечены друзы. Флоэма развита довольно хорошо. Иногда элементы первичной флоэмы образуют механические пучки. Ксилема выражена очень хорошо и образует мощное кольцо. Сосуды очень крупные. Сердцевинные лучи одно-двурядные. Перимедулярная зона развита слабо, в сдавленных клетках ее хорошо заметно оранжевое гидрофильное содержимое. Клетки сердцевинки разрушены.

Строение листа (табл. II, рис. 4). Листья сравнительно толстые, опушены с обеих сторон простыми и железистыми волосками. Клетки верхней эпидермы крупные, почти квадратные. Наружные стенки эпидермальных клеток несколько толще, чем остальные. Мезофил отчетливо дифференцирован и представлен 2—3 слоями полисадной ткани и 3—4 слоями округлых клеток с довольно мелкими межклетниками. В мезофиле расположено множество мелких проводящих пучков. Клетки нижней эпидермы сравнительно мелкие с равномерно утолщенными

стенками. На нижней эпидерме расположены многоклеточные своеобразные головчатые трихомы с содержимым.

Строение пыльцевого зерна (табл. III, рис. 2). Форма пыльцевых зерен почти продолговатая, с полюса округло-треугольная. Спородерма трехборзднопоровая. Борозды длинные. Поры крупные, около них сформированы паракольбы. Скульптура мелкосетчатая. Экина толстая—1,5 мк. Полярная ось—22 мк.

Bergia odorata Edgen.

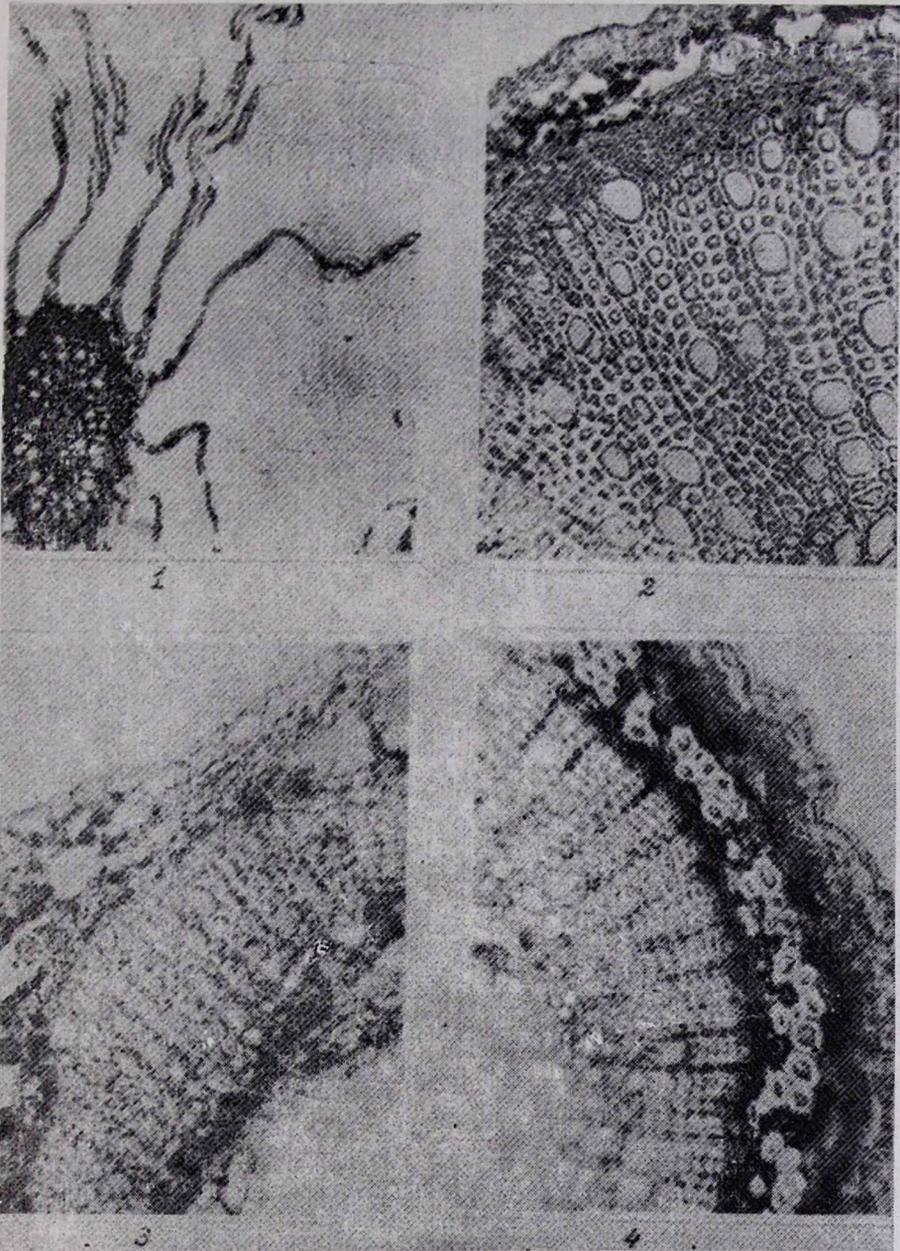
Строение стебля (табл. I, рис. 4). Стебель на срезе округлый, покрыт редкими волосками. Клетки эпидермы крупные, равномерно утолщенные, покрытые тонким слоем кутикулы. Кора состоит из 4—5 слоев клеток с бурым содержимым, во многих клетках отмечены друзы. Под эпидермальными клетками, в коровой части, изредка отмечаются небольшие полости. Группы пернициклических клеток представлены механической тканью с сильно утолщенными стенками, они сближены, но сплошного кольца не образуют. Флоэма развита слабо и густо заполнена бурым содержимым. Ксилема развита очень хорошо и представлена мощным кольцом, в основном из элементов древесной паренхимы. Сердцевинные лучи однорядные, с бурым содержимым. Перимедулярная зона развита слабо. Сердцевина большей частью разрушена. В сохранившихся участках паренхима рыхлая, крупноклеточная, тонкостенная, богата содержимым.

Строение листа (табл. II, рис. 3). Листья эрикоидного типа, сильно опушенные с обеих сторон простыми и железистыми волосками, а также своеобразными трихомами. Клетки верхней эпидермы крупные, почти округлые, с равномерно утолщенными стенками. Кутикула выражена хорошо. Мезофил компактный, недифференцированный, представлен 5—6 слоями однотипных, почти изодиаметрических клеток, напоминающих палисадную ткань. Межклетники почти не различимы. В мезофиле расположено множество мелких проводящих пучков. Клетки нижней эпидермы с несколько более утолщенной наружной стенкой.

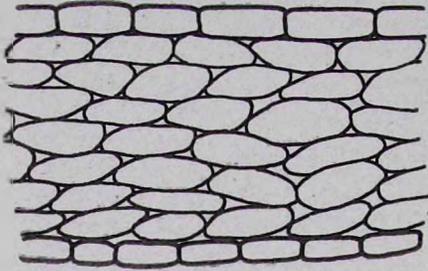
Строение пыльцевого зерна. Форма пыльцевых зерен почти продолговатая, с полюса округлая. Спородерма трехборзднопоровая. Борозды длинные, на концах закругленные. Поры мелкие, не формируют паракольп. Скульптура мелкосетчатая. Экина толстая—1,6 мк. Полярная ось—27 мк. Экваториальная ось—20 мк.

Bergia texana Scub .

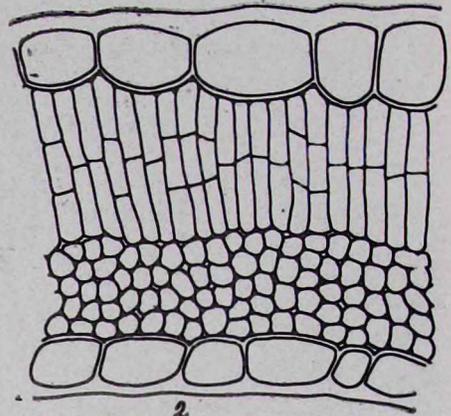
Строение стебля (табл. I, рис. 3). Стебель на срезе овально-округлый, слабребристый. Клетки эпидермы крупные, толстостенные, вытянутые в радиальном направлении. Радиальные стенки клеток эпидермы сравнительно тонкие. Эпидерма покрыта тонким слоем кутикулы. Под эпидермой расположены 8—10 слоев коровой паренхимы с большим количеством друз. Коровая паренхима местами разрушена, за счет чего образуются небольшие полости. Перицикл развит слабо,



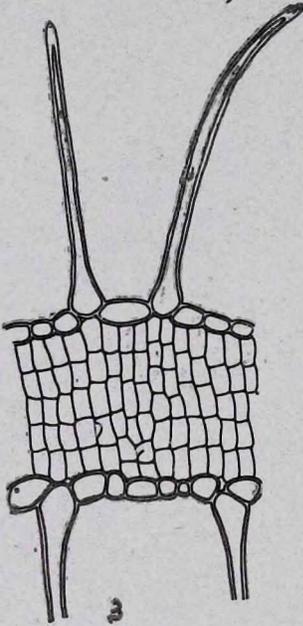
Строение стеблей. 1. *Elatine alsinastrum*, 2. *Bergia ammannioides*,
3. *Bergia texana*. 4. *Bergia odorata*,



1



2

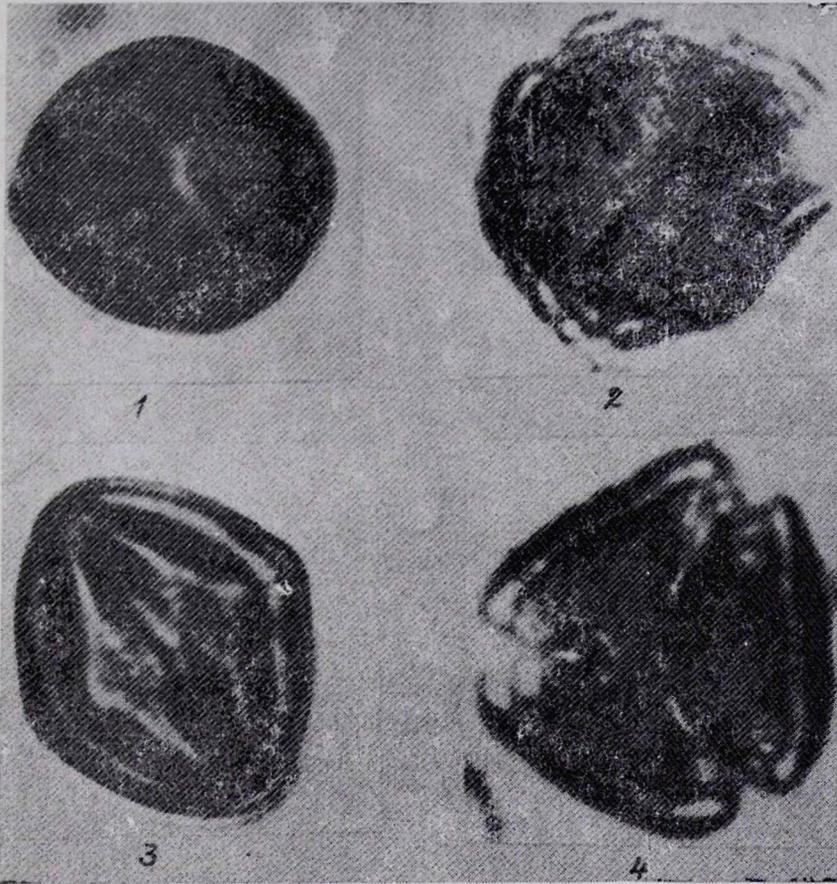


3



4

Строение листьев. 1. *Elatine alsinastrum*, 2. *Bergia texana*, 3. *Bergia odorata*,
4. *Bergia ammantoides*.



Строение пыльцевого зерна. 1. *Elatine alsinastrum*, 2. *Bergia ammanoides*,
3, 4. *Bergia taxana*.

в клетках его отчетливо видны друзы. Флоэма развита слабо. Хорошо заметны механические клетки—производные элементов первичной флоэмы. Ксилема составляет мощное сплошное кольцо с очень крупными сосудами. Перимедулярная зона развита слабо, клетки ее имеют бурое содержимое. Клетки сердцевины в основном лизируются.

Строение листа (табл. II, рис. 2). Листья сравнительно толстые, голые. Клетки верхней эпидермы очень крупные, овальные, с сильно утолщенной наружной стенкой. Мезофил отчетливо дифференцирован и представлен 2—3 слоями палисадной ткани, причем характер его строения свидетельствует о неодновременном делении клеток палисадной паренхимы. Затем следует 4—5 слоев овальных, однотипных клеток с довольно мелкими межклетниками. В мезофиле расположено множество мелких проводящих пучков. Клетки нижней эпидермы несколько мельче.

Строение пыльцевого зерна (табл. III, рис. 3, 4). Форма пыльцевых зерен сплюсненно-сфероидальная, с полюса почти округлая. Спородерма трехборозднопоровая. Борозды длинные, узкие, края их ровные. Поры крупные, овальные, формируют паракольпы. Скульптура мелкосетчатая. Экзина толстая—1,5 мк. Полярная ось—24 мк. Экваториальная ось—16 мк.

Сравнивая полученные данные с данными литературы [1, 4], легко можно прийти к заключению, что представители этих двух родов различаются по анатомической структуре и особенно резко по строению стебля.

Представители рода *Elatine*, максимально приспособившиеся к жизни в воде, имеют целый комплекс структур, характерных для водных растений, а именно сильно развитая аэренхима, редукция проводящей ткани, редукция механических тканей и т. д. Однако у *Elatine alsinastrum* отмечается в клетках коры наличие экскрета, выделительных приспособлений, которые особенно характерны для изученных нами представителей рода *Bergia*. Что же касается структуры листа, то здесь мы наблюдаем некоторые черты сходства в строении мезофила, что, вероятно, указывает на определенные филогенетические взаимоотношения между представителями этих двух родов. Представители рода *Bergia* в основном произрастают в аридных условиях и поэтому несут характерные черты ксероморфных растений. В строении стебля хорошо развита довольно плотная кора, где отмечаются экскреторные клетки, вместилища и даже полости, которые коррелируют с наличием у отдельных видов различного типа волосков. У одних видов (*Bergia odorata*) хорошо развиты периферические волокна, у других наблюдаются утолщенные дериваты элементов первичной флоэмы. Механическая ткань развита хорошо. У некоторых представителей в перимедулярной зоне отмечены тяжи экскреторной ткани. В структуре листа представителей рода *Bergia* наблюдается большое разнообразие. Встречаются дорзовентральные и изолатеральные листья. Однако, ес-

ли в мезофиле столбчатая ткань имеет типичное строение, то губчатая паренхима представлена в основном довольно плотно расположенными изодиаметрическими клетками. Листья покрыты в большинстве простыми и железистыми волосками, а у *Bergia ammanioides* наблюдаются весьма своеобразные трихомы.

По-видимому, современные представители *Elatinaceae* возникли от какого-то общего предка и в результате адаптивной радиации приспособились к крайне противоположным условиям существования, что повлекло за собой глубокие структурные различия.

Оболочка пыльцевых зерен у изученных представителей обоих родов удивительно схожа. Все виды имеют трехборзднопоровую пыльцу. У представителей *Elatine alsinastrum*, *Bergia ammanioides* и *Bergia texana* имеются своеобразные паракольпы. Они возникли около пор, за счет утоньшения или полной редукции в этих местах эндэкины. С поверхности в световом микроскопе создается впечатление, что пора выходит за пределы борозды. Паракольпы отсутствуют только у пыльцевых зерен *B. odorata*.

Сравнивая полученные данные с данными наших исследований о структуре стебля и листа у представителей семейства *Frankeniaceae* [5], можно прийти к заключению, что между видами *Bergia*, *Hypericopsis* и *Beatsonia* имеется определенное сходство. Особенно поразительное сходство с представителями семейства *Frankeniaceae* отмечено у *Bergia odorata*.

Полученные результаты подтверждают имеющиеся в литературе данные об определенных филетических связях семейств *Elatinaceae* и *Frankeniaceae*.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 8.VI 1977 г.

Ա. Պ. ՄԵԼԻԿՅԱՆ, Բ. Ի. ԴԻԼԴԱՐՅԱՆ

ELATINACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՉՆԵՐԻ ՀԱՄԵՄՏԱԿԱՆ-
ԱՆԱՏՈՄԻԱԿԱՆ ԵՎ ՊԱՋԻՆՈՂՈԳԻԱԿԱՆ ՌԻՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հոդվածում բերվում են *Elatinaceae* ընտանիքի *Elatine* և *Bergia* ցեղերի մի շարք ներկայացուցիչների ուսումնասիրության արդյունքները: Պարզված է, որ այդ ցեղերն իրենց ցողունի և տերևի կառուցվածքով տարբեր են: Ուսումնասիրված տեսակների փոշեհատիկների կառուցվածքը ընդհանուր առմամբ միատիպ է:

Ստացված արդյունքները մեկ անգամ ևս հաստատում են գրականության մեջ եղած տվյալները *Elatinaceae* և *Frankeniaceae* ընտանիքների որոշակի ֆիլետիկ կապերի վերաբերյալ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966.
2. Gundersen A. Families of dicotyledons., Nalthamn, 1950.
3. Novak F. A. Vyssi rostliny, Praha, 1961.
4. Metcalf C. K. and Chalk Z. Anatomy of the dicotyledons. 1, Oxford, 1965.
5. Меликян А. П., Авакян К. Г., Дильдарян Б. И. Биологический журнал Армении, 30, 5, 1977.

К. Б. НАЗАРЯН

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕЙРОСПЕЦИФИЧЕСКОГО БЕЛКА GP-350

Изучены физико-химические свойства нейроспецифического белка GP-350, гомогенного при электрофорезе в 7,5 и 15% полиакриламидном геле, скоростной седиментации и изофокусировании. Показано, что он хорошо окрашивается резорциновым реактивом и реактивом Шиффа. Методом равновесной седиментации определен молекулярный вес белка (16.500 дальтон), а методом аналитического изофокусирования — его изоэлектрическая точка ($\leq 2,5$).

В настоящее время выделена и интенсивно изучается группа белков, уникальных для нервной системы. Это кислые белки с небольшим молекулярным весом и высокой электрофоретической подвижностью, локализованные как в нейронах, так и в нейроглии. Роль их в функционировании нервной системы неизвестна, однако имеется ряд работ, свидетельствующих о накоплении некоторых из них при выработке и фиксации временных связей; содержание других изменяется при опухолеобразовании и иных патологиях мозга (болезнь Тей-Сакса, старческое слабоумие и т. д.) [1—3].

Нейроспецифический белок GP-350 впервые выделен и описан Ван Амеронгеном и соавт. [4] из мозга быка и крысы. Он обнаружен ими в цитоплазме нейронов и синапсах во всех областях мозга. По данным этих авторов, белок GP-350 имеет молекулярный вес 11.600 дальтон и изоэлектрическую точку 2,0.

Задачей настоящего исследования было уточнение этих и изучение некоторых других физико-химических характеристик белка GP-350, выделенного из мозга крысы.

Материал и методика. В работе использовали белок GP-350, выделенный из мозга беспородных крыс по методике Ван Амеронгена [5] в нашей модификации. Молекулярный вес определяли равновесным ультрацентрифугированием в аналитической центрифуге фирмы «Вектап» (модель E) и диск—электрофорезом в 15% полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия по Веберу и Осборну [6]; изоэлектрическую точку определяли по Клоусу [7] в 4,5% полиакриламидном геле с амфолинаминосителями. При электрофорезе гели окрашивали на белок по Фербенксу [8], а при изофокусировании — по Ауде [9]. Для определения углеводов в препарате белка после электрофореза гели окрашивали на гликопротеиды по Захариусу [10] и на сиаловые кислоты резорциновым реактивом по Сваннерхольму [11].

Результаты и обсуждение. Белок, выделенный и очищенный по указанной методике, оказался гомогенным при электрофорезе в 7,5% и 15% полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия, изофокусировании в 4,5% полиакриламидном геле с амфолинами и скоростной

седиментации. Белковая зона, соответствующая GP-350, при электрофорезе дает положительную реакцию при окраске на гликопротеиды и сиаловые кислоты. В обоих случаях наблюдается одна хорошо окрашенная полоса (рис. 1).

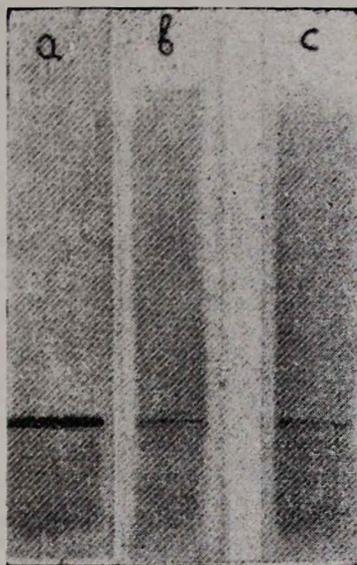


Рис. 1. Электрофорез очищенного белка GP-350 в 7,5% полиакриламидном геле. Окраска на белок (а), сиаловые кислоты (в), гликопротеиды (с).

Молекулярный вес при седиментационном равновесии можно определить исходя из уравнения Сведберга [12]:

$$M = \frac{2RT \, d \ln c}{(1 - \bar{v}\rho) \omega^2 dx^2},$$

где R —универсальная газовая постоянная;

T —температура ротора в K° ;

ρ —плотность растворителя; x —расстояние от оси вращения; \bar{v} —парциальный удельный объем белка; c —концентрация вещества; M —молекулярный вес; ω —скорость вращения ротора.

Величину $\frac{d \ln c}{dx^2}$ определяли из графика зависимости изменения кон-

центрации от расстояния до оси вращения (рис. 2), где $\frac{d \ln c}{dx^2} = \operatorname{tg} \alpha$.

Очищенный белок растворяли в 0,01 М трис-буфере с рН 7,2 в концентрации, имеющей начальную плотность 0,8Д. Для предотвращения бактериального заражения в раствор добавляли азид натрия в концентрации 0,01%. Равновесие с точностью до 2% было достигнуто за 24 час. при скорости вращения ротора 10.200 об/мин.

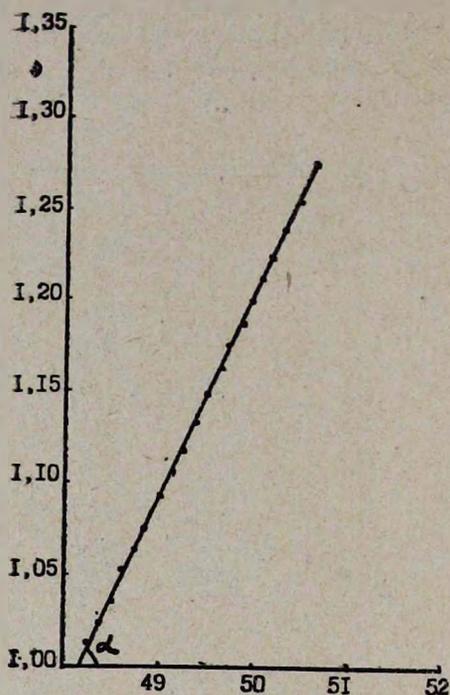


Рис. 2. График зависимости логарифма концентрации от расстояния до оси вращения ротора при равновесии. По оси абсцисс— r^2 (квадрат расстояния до оси вращения), по оси ординат— lgc (логарифм концентрации).

Парциальный удельный объем белка GP-350 рассчитывали по данным его аминокислотного и углеводного состава. При вычислении этой величины мы исходили из предпосылки, что парциальный удельный объем белка представляет собой сумму парциальных удельных объемов аминокислот и углеводов, входящих в состав его. Тогда

$$\bar{v} = \frac{\sum \bar{v}_i c_i}{\sum c_i},$$

где \bar{v}_i — парциальный удельный объем данного аминокислотного или углеводного остатка; c_i — его содержание в весовых процентах. Вычисленный на основании данных Гиббонса и Шахмана [13, 14] по вышеуказанной формуле парциальный удельный объем белка GP-350 равен 0,71 г/мл. Предположение, на основании которого определялся этот показатель, подтверждается сравнением расчетных и определенных экспериментально значений парциального удельного объема для ряда хорошо исследованных гликопротеидов (табл.). Из этой таблицы видно также, что значения парциального удельного объема ряда гликопротеидов связаны с отношением содержания углеводов к содержанию аминокислот и увеличиваются с уменьшением последнего. Однако, несмотря на большую разницу в содержании углеводного компонента, как

Таблица

Сравнение экспериментальных и вычисленных на основе аминокислотного и углеводного анализа парциальных удельных объемов гликопротеидов с различными молекулярными весами и содержанием углеводов

| Группа гликопротеидов | Молекулярный вес | Общее содержание сахаров, % | Нейтральные сахара, % | Аминосахара, % | Сиаловые кислоты, % | Парциальный удельный объем | | Источники |
|---|------------------|-----------------------------|-----------------------|----------------|---------------------|----------------------------|--|-----------|
| | | | | | | найденный экспериментально | вычисленный по аминокислотному составу | |
| α -казеин | 17000 | 0,3 | 0,06 | 0,11 | 0,2 | 0,74 | 0,74 | [17, 18] |
| β -казеин | 24000 | 0,8 | 0,3 | 0,25 | 0,2 | 0,72 | 0,72 | [17, 18] |
| Трансферрин | 86000 | 1,4 | | | | 0,725 | | [19, 20] |
| Гонадотропный гормон | 30000 | 7,4 | 2,6 | 4,8 | | 0,73 | | [21] |
| Рибонуклеаза В | 14700 | 8 | 5,7 | 2,1 | | 0,7 | 0,7 | [22] |
| Овальбумин | 45000 | 3 | 2 | 1 | | 0,7 | 0,72 | [23—25] |
| Гликопр теид мочи | 6400000 | 13 | 2,7 | 1,1 | 9,1 | 0,705 | | [21] |
| Фетун | 45000 | 23 | 8,3 | 6,0 | 8,7 | 0,7 | 0,71 | [27, 28] |
| Огомукоид | 27000 | 25 | 9 | 15 | 1 | 0,69 | | [29, 30] |
| Кислый α -гликопротеид сыворотки крови | 40—44000 | 24—31 | 14—16 | | 10—14 | 0,71 | | [31—34] |
| Гликопротеид подчелюстных желез овцы | 85000 | 40 | 0,45 | 15 | 23 | 0,685 | 0,66 | [35—37] |

качественную, так и количественную, значение парциального удельного объема различных гликопротеидов изменяется мало, но среднее значение их значительно отличается от такового протеннов. Согласно этим данным, молекулярный вес белка GP-350 при центрифугировании равен 16.500 дальтон.

При определении молекулярного веса электрофорезом в 15% полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия, с использованием белков-стандартов мы получили значение молекулярного веса, равное 12.000 дальтон (рис. 3), что практически совпадает с данными Ван

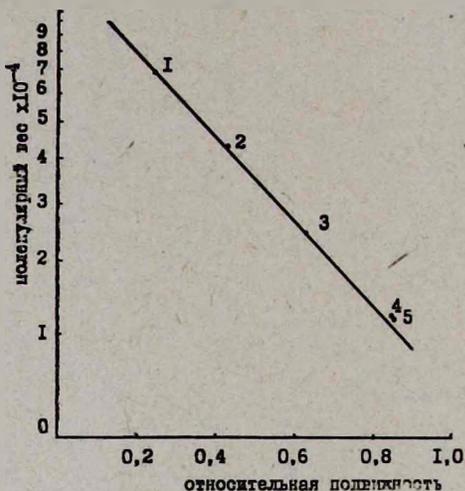


Рис. 3. Зависимость электрофоретической подвижности от молекулярного веса при электрофорезе в 15% полиакриламидном геле. 1. Альбумин сыворотки крысы (МВ=67000). 2. Овальбумин (МВ=45000). 3. Химотрипсиноген А (МВ=25000). 4. Цитохром С (МВ=13500). 5. GP-350 крысы

Амеронгена [5]. Однако, учитывая неточность этого метода для белков с небольшим молекулярным весом [5] и, с другой стороны, аномально низкое связывание додецилсульфата с олигосахаридной цепью молекулы гликопротеидов [16], нужно отдать предпочтение данным, полученным с помощью ультрацентрифугирования.

Изоэлектрическую точку белка определяли аналитическим изоэлектрофокусированием в 4,8% полиакриламидном геле с амфолинами, имеющими интервал рН 3,5—10 и 2,5—4. Гели окрашивали бромфеноловым синим, который не окрашивает амфолины-носители, дающие интенсивный и трудноудаляемый фон с амидошварцем 10В, кумаси R 250 и кумаси GL [7, 9]. В случае с амфолинами при интервале рН 3,5—10 окрашенная полоса белка находится на самом конце геля у положительного электрода. Учитывая это и данные Ван Амеронгена, получившего сходные данные с амфолинами того же интервала рН, но определившего по ним изоэлектрическую точку белка, равную 2,0, мы провели изоэлектрическое фокусирование с амфолинами, имеющими

интервал pH 2,5—4, однако и в этом случае белок GP-350 концентрируется в самом конце геля у положительного электрода. Исходя из этих данных, можно утверждать, что изоэлектрическая точка белка $\leq 2,5$ (рис. 4 и 5).

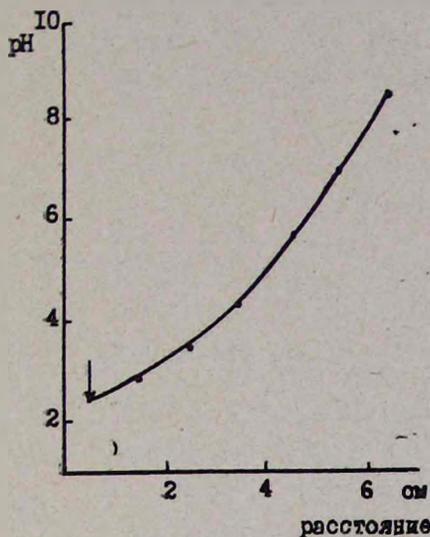


Рис. 4.

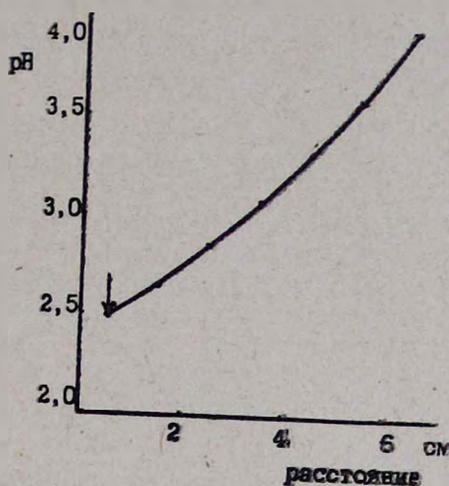


Рис. 5.

Рис. 4. Изофокусирование белка GP-350 с амфоллинами интервала pH 3,5—10 в 4,8% полиакриламидном геле. По оси абсцисс—расстояние до верхнего конца геля, по оси ординат—градиент pH. Стрелка показывает положение зоны белка после фокусирования.

Рис. 5. Изофокусирование белка GP-350 с амфоллинами интервала pH 2,5—4. По оси абсцисс—расстояние до верхнего конца геля, по оси ординат—градиент pH. Стрелка показывает положение зоны белка после фокусирования.

Обобщая сказанное, можно сделать вывод, что белок GP-350 имеет все признаки, характерные для группы органоспецифических водорастворимых белков мозга. Он имеет небольшой молекулярный вес, низкую изоэлектрическую точку, обусловленную наличием концевой сиаловой кислоты и, следовательно, высокую электрофоретическую подвижность. По предварительным данным, молекула GP-350, по всей вероятности, не содержит атомов металлов с неспаренными электронами.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР,
Институт психиатрии АМН СССР

Поступило 29.IV 1977 г

Կ. Բ. ՆԱԶԱՐՅԱՆ

GP-350 ՆԵՅՐՈՍՊԵՏԻՅԻԿ ՍՊԻՏԱԿՈՒՅԻ ՖԻԶԻԿԱԿԱՆ ՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Ա. Վ. Փ. Ն. Փ. Ն. Վ.

Ուսումնասիրվել են 7,5% և 15% պոլիակրիլամիդային գել-էլեկտրաֆորմիզի, իզոֆոկուսացման և արագընթաց սեդիմենտացիայի ժամանակ համո-

դեն GP-350 ներյոսպեցիֆիկ սիալոգլյուկոպրոտեինի որոշ ֆիզիկա-քիմիական հատկությունները: Այդ սիալոգլյուկոպրոտեինը լավ է ներկվում ռեզորցինային և Շիֆֆի ռեակտիվներով, որը ապացուցում է GP-350 սպիտակուցի մոլեկուլի կազմում շաքարների և N-ացեթիլնեյրամինաթթվի առկայությունը: Հավասարակշռային սեդիմենտացիայի մեթոդով որոշված մոլեկուլյար կշիռը հավասար է 16.500 դալտոն, իզոֆոկոուսացման եղանակով որոշված իզոէլեկտրիկ կետը $\leq 2,5$:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Клементьев Б. И., Гринкевич Л. И., Глуценко Т. С., Репин В. С., Левзнер Л. З. ДАН СССР, 221, 243, 1975.
2. Bogoch S. H. Biol. Psych, 9, 73, 1974.
3. Bowen D. M., Smith C. B., Davison A. N. 7th Int. Congr. Neuropathol., proc., 1. Budapest, 1975.
4. Van Nieuw Amerongen A., Van Den Htjnden D. H., Htjzman J., Roukema P. A. J. Neurochem, 19, 2195, 1972.
5. Van Nieuw Amerongen A., Roukema P. A. J. Neurochem., 21, 125, 1973.
6. Weber K., Osborn N. J. Biol. Chem., 244, 4406, 1969.
7. Klose J. Humangenetik, 26, 231, 1975.
8. Fairbanks G., Steck T. L., Wallach E. E. Biochem., 10, 2606, 1971.
9. Awdeh Z. L. Sci. Tools, 16, 42, 1969.
10. Zacharius R. M., Zell T. E. Anal. Biochem., 30, 148, 1969.
11. Heuser E., Lipp K., Wiegandt H. Anal. Biochem., 60, 382, 1974.
12. Бозун Т. Введение в ультрацентрифугирование. М., 1973.
13. Гиббокс Р. А. Гликопротеины. М., 1, 37, 1969.
14. Schachman H. K. Methods in Enzymol., Acad. Pr., 4, 108, 1957.
15. Kononen M., Jacob L. Anal. Biochem., 64, 414, 1975.
16. Kobulka D., Khettry A., Shin B. S., Carraway K. L. Arch. Biochem. Biophys 148, 475, 1972.
17. Hill R. D. J. Dairy Res., 30, 101, 1963.
18. McMeekin T. L., Groves M. L. J. Am. Chem. Soc., 69, 1747, 1947.
19. Koehlin B. A. J. Am. Chem. Soc., 74, 2649, 1952.
20. Laurell C. B. Acta Chem. Scand., 7, 1407, 1953.
21. Готшалк А. Гликопротеины. М., 2, 139, 1969.
22. McMeekin T. L., Marshall K. Science, 116, 142, 1952.
23. Каверзнева Е. Д., Богданов В. П. Биохимия, 26, 105, 1961.
24. Adair G. S., Adair M. E. Proc. Roy. Soc., B, 120, 422, 1936.
25. Johansen P. G., Marshall R. D., Neuberger A. Biochem. J., 78, 518, 1961.
26. Tristram G. R. Adv. Prot. Chem. Acad. Pr., 5, 83, 1949.
27. Spiro R. G. J. Biol. Chem., 235, 2860, 2960.
28. Spiro M. G., Spiro R. G. J. Biol. Chem., 237, 1507, 1962.
29. Chatterjee A. K., Montgomery R. Arch. Biochem. Biophys., 99, 426, 1962.
30. Rhodes M. B., Bennett N., Faney R. E. J. Biol. Chem., 235, 1686, 1960.
31. Bezkorovainy A., Winzler R. J. Biochim. Biophys. Acta, 49, 559, 1961.
32. Eylar E. H., Jeanloz R. W. J. Biol. Chem., 237, 622, 1962.
33. Schultze H. E., Schmidberger R. Biochim. Z., 529, 490, 1958.
34. Smith E. L., Brown D. M., Winzler J. J. Biol. Chem., 185, 569, 1950.
35. Gottschalk A., Simmons D. H. Biochim. Biophys. Acta, 42, 141, 1960.
36. Gottschalk A., Thomas M. Biochim. Biophys. Acta, 46, 91, 1961.
37. Graham E. R. B., Gottschalk A. Biochim. Biophys. Acta, 33, 513, 1960.

Т. Н. АКОПЯН, А. И. ОГАНИСЯН, А. А. АРУТЮНЯН,
А. М. АРЗУМАНЯН, А. А. ГАЛОЯН

ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЙ МЕТОД ИЗМЕРЕНИЯ АКТИВНОСТИ ЭНДОПЕПТИДАЗ С ПОМОЩЬЮ О-ФТАЛЬДИАЛЬДЕГИДА

Разработан чувствительный метод измерения активности эндопептидаз с помощью о-фталъдиальдегида в присутствии 2-меркаптоэтанола, позволяющий определять образование 1 нм пептида. Показана возможность определения активности нейтральной протеиназы из бычьего гипоталамуса. В качестве субстрата использовали как яленированный гемоглобин, так и ЛРГ.

Классические методы измерения активности протеолитических ферментов, которые базируются в основном на определении высвобождающихся α -аминогрупп аминокислот или пептидов (нингидриновый метод) [1], либо на определении тех или иных аминокислот в коротких, неосаждаемых ТХУ (трихлоруксусная кислота) пептидах (метод Ансона [2] и его модифицированный вариант [3]), имеют сравнительно малую чувствительность (порядка $2,5 \cdot 10^{-8}$ М) и достаточно трудоемки. Синтетические субстраты, которые позволяют проводить более чувствительное определение эндопептидазной активности, как правило, содержат либо флуорофор, либо радиоактивную метку. Однако с помощью синтетических субстратов невозможно определить активность эндопептидаз неизвестной специфичности.

В последние годы в связи с появлением новых флуоресцирующих реагентов детекции α -аминогрупп аминокислот, пептидов и белков чувствительность определения возросла в 50—100 раз. В настоящее время описаны методы определения аминокислот и пептидов, в которых в качестве реагента детекции α -аминогрупп используется ДНС-Cl [4], флуорескамин [5], о-фталъдиальдегид [6]. Один из этих реагентов (флуорескамин) уже нашел применение в измерении активности протеолитических ферментов [7]. В данной работе описан простой и чувствительный метод определения активности эндопептидаз при помощи о-фталъдиальдегида.

Материал и методика. В работе использовали о-фталъдиальдегид фирмы Schwarz Mann, дипептид—лейцилглицин фирмы Sigma, денатурированный гемоглобин фирмы Sigma, 2-меркаптоэтанол фирмы Merck.

Определение зависимости сигнала флуоресценции от количества пептида проводили следующим образом: 1, 2, 5, 7,5, 10 нмоль дипептида (лейцилглицин) растворяли в 20 мкл 0,025 М фосфатного буфера (рН 7,6), раствор переносили в кювету спектрофлуориметра Farrand (США), добавляли 0,1 мл 0,015% раствора о-фталъдиальдегида в 0,8 М боратном буфере (рН 9,7), содержащем 10^{-5} М 2-меркаптоэтанола, и интенсивно перемешивали. Резво через 1 мин добавляли 3 мл воды и регистрировали сигнал флуоресценции при 450 нм (возбуждение при 345 нм).

Для определения оптимальной исходной концентрации о-фталдальдегида в реакционной смеси 10 нмоль дипептида детектировали описанным выше способом, используя разные концентрации о-фталдальдегида (0,005, 0,01, 0,015, 0,02, 0,05%).

Влияние 2-меркаптоэтанола на образование флуорофора изучали при концентрации пептида 10 нмоль, о-фталдальдегида—0,015%. Реакцию проводили при концентрации 2-меркаптоэтанола $2,5 \cdot 10^{-7}$ — $2,5 \cdot 10^{-4}$ М.

Для измерения эндопептидазной активности использовали нейтральную протенназу, выделенную из гипоталамуса быка. В каждую пробу, содержащую 10 нмоль ЛРГ (лютеинизирующий рилизинг гормон), или 200 мкг маленированного гемоглобина (маленирование гемоглобина проводили по методике, описанной в работе Батлера и др. [8]), добавляли 13 мкг фермента в 20 мкл 0,025 М фосфатном буфере (рН 7,6). После инкубации при 37° в течение 2 час. проводили определение высвобождающихся α -аминогрупп описанным выше способом.

Контрольные пробы содержали или фермент, или субстрат и инкубировались, как опытные.

Результаты и обсуждение. При разработке метода определения протеолитической активности при помощи о-фталдальдегида первоначально была изучена реакция пептида лейцилглицина с о-фталдальдегидом.

С целью выяснения оптимальных условий проведения реакции пептида с о-фталдальдегидом мы изучали зависимость сигнала флуоресценции от концентрации пептида, о-фталдальдегида, 2-меркаптоэтанола и времени. Изучение влияния концентрации о-фталдальдегида на образование флуорофора показало (рис. 1), что для полноты

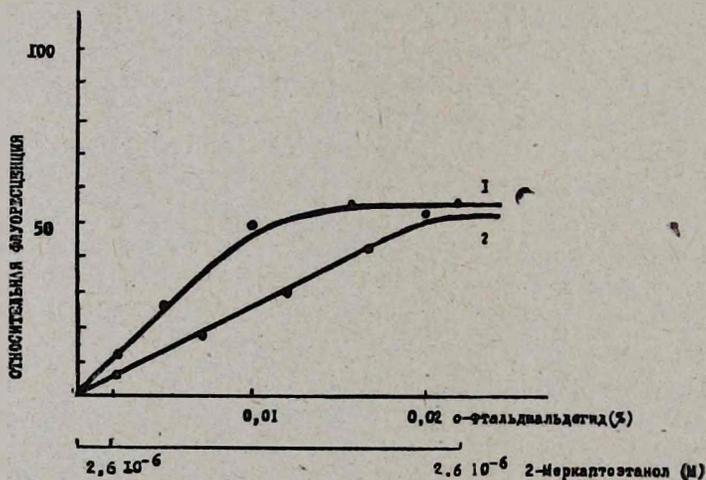


Рис. 1. Зависимость сигнала флуоресценции от концентрации о-фталдальдегида (кривая 1) и 2-меркаптоэтанола (кривая 2).

реакции она не должна быть ниже 0,01%. Причем уровень сигнала зависит также от времени. Опыты показали, что сигнал флуоресценции меняется во времени: достигает максимума, после чего начинает снижаться, по-видимому, из-за протекания реакции деструкции люминофора. Время, за которое сигнал достигает максимального значения,

зависит от исходной концентрации о-фталальдегида. Чем выше его концентрация, тем быстрее достигается максимум сигнала, однако при очень высоких концентрациях (более 0,03—0,05%) абсолютное значение максимума ниже, чем при концентрации 0,01—0,02%. При концентрации о-фталальдегида 0,015% сигнал достигает максимума через одну минуту. Именно эти условия мы считаем оптимальными.

С целью стандартизации условий измерения и предотвращения реакции деструкции мы использовали эффект разбавления реакционной смеси. При этом в течение первой минуты реакцию проводили в малом объеме (0,1—0,2 мл), после чего добавляли 3 мл воды. Сильное разбавление привело к резкому снижению скорости деструкции.

Образование флуорофора происходит только в присутствии 2-меркаптоэтанола. Добавление 2-меркаптоэтанола пропорционально повышает сигнал флуоресценции, который достигает максимума при концентрации $2,5 \cdot 10^{-6}$ М (рис. 1). Используя оптимальные условия реакции, мы проводили определение пептида лейцилглицина в пределах концентраций 1—10 нмоль. Как видно из рис. 2, имеет место доста-

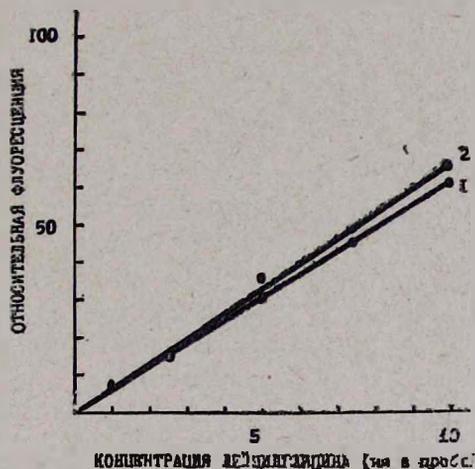


Рис. 2. Зависимость сигнала флуоресценции от концентрации лейцилглицина в отсутствие (кривая 1) и при наличии 200 мкг малеинированного гемоглобина (кривая 2).

точно прямолинейная пропорциональность между количеством пептида и сигналом флуоресценции (кривая 1). Кривая практически не изменяется и при наличии в пробе 200 мкг малеинированного гемоглобина (кривая 2).

Разработанный метод был использован для измерения эндопептидазной активности нейтральной протеиназы гипоталамуса быка. В качестве субстрата мы использовали пептидный гормон ЛРГ, который не имеет свободной концевой аминогруппы (в N-концевом положении находится остаток пироглутамила), или малеинированный гемоглобин. Применение малеинированного гемоглобина упрощает методику изме-

рения, так как этот субстрат по сравнению с денатурированным, но немалеинированным гемоглобином практически не реагирует с о-фталдигидридом (рис. 3), и тем самым отпадает необходимость осаждения непереваренного белка ТХУ. На рис. 4 приведена зависимость скорости гидролиза ЛРГ и малеинированного гемоглобина от концентрации очищенной в 100 раз нейтральной протеиназы.

Описанный метод в 100—150 раз чувствительнее метода Лоури [3] и в 50 раз превышает чувствительность метода определения по

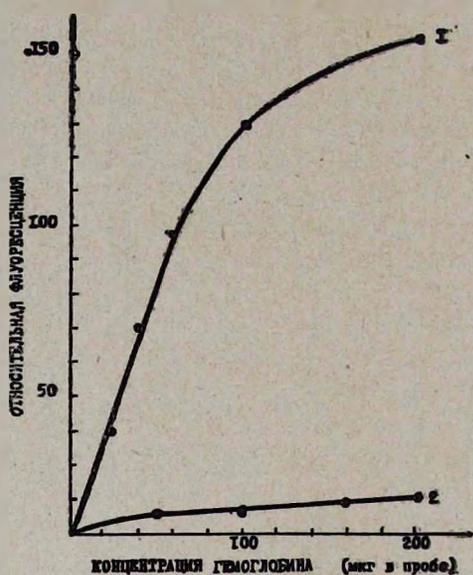


Рис. 3. Зависимость сигнала флуоресценции от концентрации гемоглобина (кривая 1) и малеинированного гемоглобина (кривая 2).

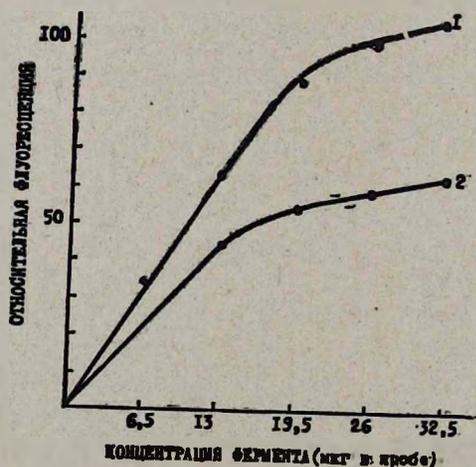


Рис. 4. Зависимость скорости распада малеинированного гемоглобина (кривая 1) и ЛРГ (кривая 2) от концентрации нейтральной протеиназы гипоталамуса.

нингидрину [1]. Следует указать также на нетрудоемкость и быстроту разработанного метода.

Институт биохимии АН АрмССР

Поступило 13.VI 1977 г.

Թ. Ն. ՀԱԿՈՐՅԱՆ, Ա. Ի. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ, Ա. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ,
Ա. Մ. ԱՐՁՈՒՄԱՆՅԱՆ, Ա. Ա. ԳԱԼՈՅԱՆ

ԷՆԴՈՊԵՊՏԻԴԱԶՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՈՐՈՇՄԱՆ ԶԳԱՅՈՒՆ
ՄԵԹՈԴ Օ-ՖՏԱԼԻԻԱԼԻԵԶԻԴԻ ԿԻՐԱՌՄԱՄԲ

Ա մ փ ո փ ու մ

Մշակված է էնդոպեպտիդազների ակտիվության որոշման զգայուն մեթոդ, որը հնարավորություն է տալիս որոշել 1 նմոլ պեպտիդի առաջացումը: Օգտագործելով որպես սուբստրատ LRH և դենատուրացված հեմոգլոբին, որը նախապես ենթարկվել է մալեինացման, շահվել է հեպոթալամուսային նեյտրալ պրոտեինազայի ակտիվությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Moore S. and Stein W. J. Biol. Chem., 192, 663, 1951.
2. Anson M. J. Gen. Phys., 22, 79, 1938.
3. Lowry O., Rosebrough N., Farr A. and Randall. J. Biol., Chem., 193, 265, 1951.
4. Gray W. and Hartley B. Blochem. J., 89, 379, 1963.
5. Udenfried S., Stein S., Bohlen P., Dairman W., Lelmgruber W. and Welgle M. Science, 178, 871, 1972.
6. Benson I. and Hare P. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 72, 2, 619, 1975.
7. Schwabe C. Analytic. Blochem., 53, 484, 1973.
8. Butler R., Harris J., Hartlay B. and Leberman R. Blochem. J., 103, 78P, 1976.

Р. Р. САФРАЗБЕКЯН, Д. З. ПАРТЕВ

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СУММАЦИИ ИМПУЛЬСОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Предложена модификация метода определения суммации импульсов в цнс мышей и крыс.

Использованы камеры с решетчатым полом, на который подавался переменный электрический ток напряжением 5—40 в, наносимый с частотой 2 удара/сек.

Изучено влияние резерпина, галоперидола, морфина и фенамина на суммацию импульсов.

Суммация возбуждений, впервые описанная И. М. Сеченовым в 1863 г., проявляется в том, что два или несколько подпороговых раздражений, нанесенных на периферические рецепторы или афферентные нервы, сочетаясь, вызывают рефлекторную реакцию. Распространение возбуждения при нанесении серии импульсов подпороговой силы объясняется, согласно современным представлениям, накоплением до критического уровня медиаторов, высвобождаемых малыми порциями в ответ на каждое раздражение.

В 1940 г. Закусовым [1] был разработан и предложен метод определения суммации импульсов в цнс кроликов, позволяющий регистрировать центральное действие веществ в дозах, не вызывающих визуальных поведенческих изменений [2], а также дифференцировать транквилизаторы с нейролептиками [3].

Нами разработана модификация метода определения суммации импульсов в цнс мышей и крыс.

Материал и методика. Использованы мыши (18—24 г) и крысы (140—170 г) обоего пола. Опыты проведены в камере (14×12×17 см) с решетчатым полом, на который подавался переменный ток в 50 гц. За 24 час. до определения суммационной реакции животные отбирались по принципу чувствительности к электрическому раздражению: в опыт брались особи, реагирующие двигательным возбуждением (одергивание конечностей, ретирование) на однократное раздражение напряжением 10—20 в, наносимое в течение 1 сек. Для определения суммации использован электрический ток напряжением 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 и 40 в, наносимый с частотой 2 удара/сек в течение 30 сек. Регистрировали число раздражений, вызывающих двигательную реакцию.

Испытуемые вещества вводились подкожно: резерпин (рауседил, 0,25%, фирмы Гедеон Рихтер, Венгрия) в дозах 1 и 2 мг/кг, галоперидол (0,25%, фирмы Гедеон Рихтер, Венгрия)—1 мг/кг, морфин (морфин хлоргидрат, 1% коммерческий)—1, 2 и 5 мг/кг, фенамин (коммерческий)—1 и 2 мг/кг. В каждую группу брали по 14—20 мышей или крыс. Контрольным животным вводили физиологический раствор. Суммацию импульсов определяли до и после введения препаратов в течение 24 час. Полученные результаты обрабатывали по Стьюденту-Фишеру. На рисунках число раздражений нанесено по логарифмической шкале в обратных значениях (1/V).

Результаты и обсуждение. На рис. 1 представлены результаты контрольных опытов, проведенных зимой, весной и осенью. У мышей, получивших физиологический раствор, двигательная реакция при напряжении тока 10 в наблюдается после 25 раздражений ($I/V=0,04$), а

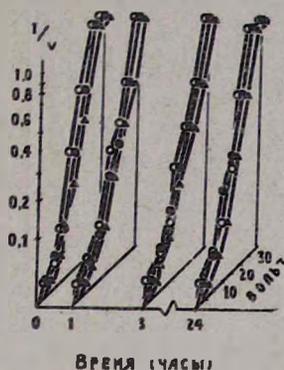


Рис. 1. Зависимость реакции суммации от интенсивности раздражений у мышей. Суммация определена до и спустя 1, 3 и 24 час. после введения физиологического раствора. Незачерненные круги—опыты, поставленные осенью, зачерненные—зимой, треугольнички—весной.

при 25 в—после второго раздражения ($I/V=0,5$), т. е., как и следовало ожидать, с повышением напряжения суммация наступает при меньшем числе импульсов. При напряжении 30—35 в животные реагируют на одиночный импульс. Как видно из рисунка, опыты хорошо воспроизводимы, нет существенных различий в реакции животных всех трех групп. В отличие от мышей, у крыс суммационная реакция регистрируется в интервале напряжений тока 10—30 в, а при 35—40 в наблюдается реакция на одиночное раздражение.

Как видно из рис. 2 (слева), уже через час после введения резерпина в дозе 1 мг/кг у мышей развивается резкое угнетение суммации импульсов: при напряжении тока 15—30 в двигательная реакция животных наблюдается после нанесения большого числа раздражений, чем до введения препарата. Так, если в контрольной группе при напряжении 20 и 25 в животные реагируют в среднем на 7-е ($I/V=0,14$) и 4-е ($I/V=0,25$) раздражения соответственно, то в группе, получившей резерпин, реакция развивается только после 27 ($I/V=0,04$) и 20 ($I/V=0,05$) раздражений. У крыс, получивших резерпин в дозах 1 и 2 мг/кг, также отмечено угнетение суммационной реакции (рис. 2, справа). Как у мышей, так и у крыс максимальное торможение суммации развивается через 3 и 24 час. после введения и совпадает во времени с поведенческими изменениями—угнетением спонтанных движений, каталепсией.

У мышей, получивших галоперидол в дозе 1 мг/кг, достоверное угнетение суммации регистрируется через час и наблюдается в течение трех часов.

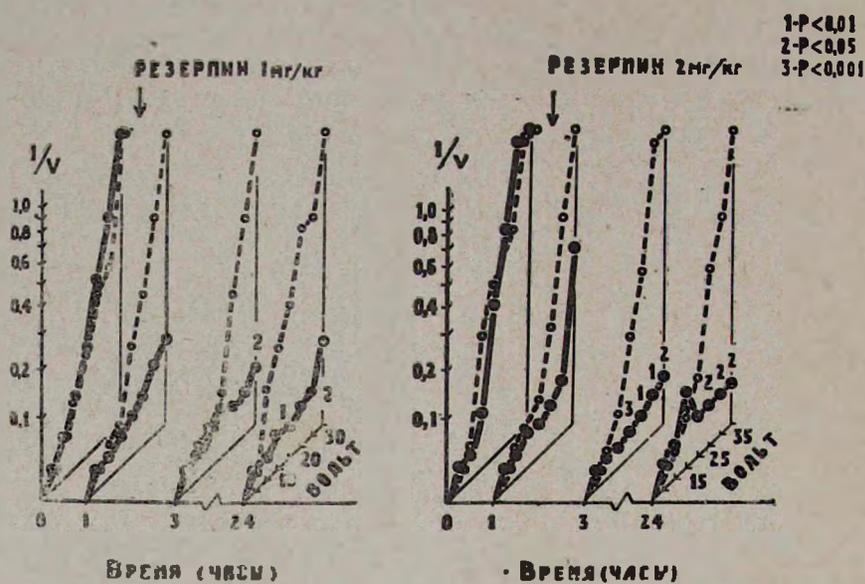


Рис. 2. Влияние резерпина на суммацию импульсов у мышей (слева) и крыс (справа). Незачерненные круги—животные, получившие физиологический раствор, зачерненные—получившие резерпин.

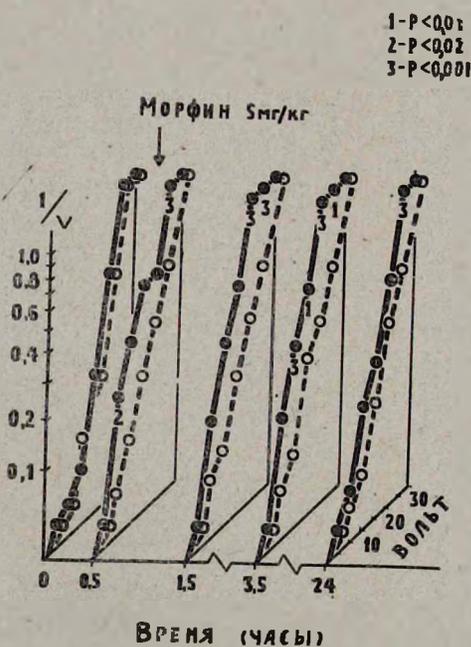


Рис. 3. Влияние морфина на суммацию импульсов у мышей. Незачерненные круги—животные, получившие физиологический раствор; зачерненные—получившие морфин.

После введения морфина мышам в дозах 1, 2, и особенно 5 мг/кг (рис. 3), через 0,5 час. отмечается облегчение суммации: при напряжении тока 10 в ответная реакция развивается в среднем на 5-е раздражение ($I/V=0,2$), тогда как в контрольной группе—на 27-е ($I/V=0,04$). Одновременно отмечается некоторое повышение двигательной активности животных. Максимальное действие зарегистрировано через 3,5 час. после введения морфина.

Фенамин, введенный мышам в дозах 1 и 2 мг/кг (рис. 4), спустя 0,5—1,5 час. после введения облегчает суммацию в интервале напряжений 10—30 в. Так, например, через 0,5 час. после введения фенамина по 2 мг/кг при 10 в суммационная реакция в опытной группе отмечается на 6-е ($I/V=0,17$), а в контрольной группе—на 21-е ($I/V=0,05$) раздражение.

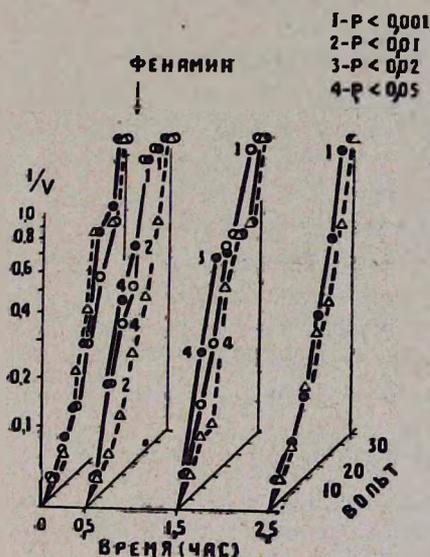


Рис. 4. Влияние фенамина на суммацию импульсов у мышей. Треугольники—животные, получившие физиологический раствор, зачерненные круги—получившие фенамин по 2 мг/кг, незачерненные круги—по 1 мг/кг.

Таким образом, резерпин и галоперидол—нейролептики, принадлежащие к разным химическим группам,—вызывают торможение суммационной реакции у мышей и крыс. Угнетение суммации импульсов у кроликов нейролептиками фенотиазинового ряда описано ранее [2].

Фенамин—стимулятор ЦНС—облегчает суммацию в дозах, не вызывающих видимых поведенческих изменений.

Казалось бы, анальгезирующий эффект морфина должен способствовать угнетению реакции суммации. Такое угнетение наблюдал Закусов [4—6] в опытах на кроликах. Несоответствие наших результатов с описанными может быть обусловлено как видовыми особенностями, так и особенностями применяемой методики, в частности, нанесением раздражений на обширное рецептивное поле у нефиксирован-

ных животных и применением более высоких напряжений электрического тока. Надо полагать, что при использовании предложенного метода можно разграничить нейролептическое действие от морфиноподобного.

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

Поступило 18.V 1977 г.

Ռ. Ռ. ՍԱՖՐԱԶԲԵԿՅԱՆ, Դ. Զ. ՊԱՐԹԵՎ

ԿԵՆՏՐՈՆԱԿԱՆ ՆԵՐՎԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳՈՒՄ ԻՄՊՈՒԼՍՆԵՐԻ
ԳՈՒՄԱՐՄԱՆ ՈՐՈՇՄԱՆ ՄԵԹՈԴԻ ՇՈՒՐՋԸ

Ա մ փ ո փ ու լ մ

Առաջարկվում է կենտրոնական ներվային համակարգում իմպուլսների գումարման որոշման մի նոր տարբերակ՝ մկենրի և առնետների վրա: Այդ նպատակով կենդանիները տեղադրվում են խցիկներում, որոնց ցանցապատ հատակին տրվում է փոփոխական էլեկտրական հոսանք՝ 50 հերց, 5—10 վոլտ, 2 գրգիռ վարկյանում:

Ուսումնասիրվել է ռեզերպինի (1 և 2 մգ/կգ), հալոպերիդոլի (1 մգ/կգ), մորֆինի (1, 2 և 5 մգ/կգ) և ֆենամինի (1 և 2 մգ/կգ) ազդեցությունը իմպուլսների գումարման վրա:

Ռեզերպինը և հալոպերիդոլը արգելակում են իմպուլսների գումարումը կենտրոնական ներվային համակարգում:

Մորֆինը և ֆենամինը նպաստում են իմպուլսների գումարմանը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 3, 6, 4, 1940.
2. Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 32, 6, 643, 1969.
3. Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 34, 1, 7, 1971.
4. Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 6, 3, 10, 1943.
5. Закусов В. В. Фармакол. и токсикол., 9, 1, 8, 1946.
6. Закусов В. В. Фармакология нервной системы. Л., 1953.

Р. А. АЗАТЯН, М. С. ЗАКАРЯН, Г. И. МИРЗОЯН, А. П. АКИФЬЕВ

ПОСТРАДИАЦИОННАЯ МОДИФИКАЦИЯ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ЭФФЕКТА ОБЛУЧЕНИЯ КОФЕИНОМ В S-ФАЗЕ В КЛЕТКАХ *CREPIS CAPILLARIS* L.

Исследовался модифицирующий эффект кофеина при облучении семян *C. capillaris* в начале и в середине S-фазы. Установлено, что кофеин увеличивает выход аберрантных клеток в начале S-фазы за счет аберраций хромосомного типа. В середине S-фазы он увеличивает долю внутривитальных и межхромосомных обменов хроматидного типа.

Известно, что при воздействии радиации на ДНК повреждаются основания и возникают одиночные и двойные разрывы. Среди различного типа повреждений ДНК при облучении *in vitro* двойные разрывы наиболее редкий случай [1]. Если разрывы не сопровождаются превращением в брешь с помощью экзонуклеаз, они могут репарироваться действием лигаз. При появлении брешей необходимо уже совместное действие ферментов репликативного синтеза и лигаз [2—4]. Одним из подходов к изучению пострадиационного восстановления является использование специфических ингибиторов репарационных механизмов, в частности кофеина, который, как предполагается, взаимодействует с генетическим материалом [5]. Подавляет ли кофеин активность ДНК-полимеразы и лигазы, необходимых для воссоединения однонитевых разрывов ДНК, в настоящее время неизвестно [6—9].

Кофеин известен как ингибитор темновой репарации [10—12]. Относительно молекулярного механизма его действия единого мнения нет. Предполагают, что он или блокирует ферменты иссечения [13], или подавляет репаративный синтез ДНК [14].

Поэтому, с точки зрения репарационной гипотезы образования аберраций хромосом [1], использование кофеина как модификатора мутагенного последствия ионизирующего излучения может оказаться интересным.

В настоящей статье приводятся результаты изучения модифицирующего влияния кофеина на процесс образования радиационно-индуцированных хромосомных аберраций в клетках прорастающих семян *C. capillaris* в S-фазе.

Материал и методика. Объектом исследования были семена *C. capillaris* урожая 1974 г. Облучение рентгеновскими лучами проводили на аппарате РУМ-11 (напряжение 185 кв, сила тока 15 мА, без фильтра, мощность дозы 336 р/мин).

В первом варианте опыта семена замачивали в воде до 18 час., т. е. до начала S-фазы и облучали в дозе 1000 р. Сразу после облучения обрабатывали кофеином ($4 \cdot 10^{-3}$ м) в течение 6 и 12 час.

Во втором варианте опыта семена замачивали в воде в течение 25 час., т. е. до середины S-фазы и облучали в дозе 500 р. Облученные семена сразу обрабатывали

кофеином в течение 6 час. Таким образом, кофеин в этом опыте действовал на клетки, находившиеся в фазе S.

Семена проращивали в чашках Петри, в 0,01% колхицине, в термостате при 23°.

Корешки фиксировали смесью уксусной кислоты и спирта (1:3).

Аберрации хромосом учитывали в стадии метафазы на давленных ацетокарминовых препаратах.

Результаты и обсуждение. Полученные данные свидетельствуют о том, что кофеин ($4 \cdot 10^{-3}$ м) не вызывает структурных изменений хромосом при воздействии на семена *S. scaberrima* после 18- и 25-часового замачивания в воде. Уровень аберрантных клеток при этом составлял $0,33 \pm 0,23\%$, а естественный уровень мутирования— $0,42 \pm 0,24\%$. В спектре структурных мутаций хромосом, полученных в варианте с кофеином (без облучения), и при естественном мутировании были аберрации хромосомного и хроматидного типов (рис. 1).

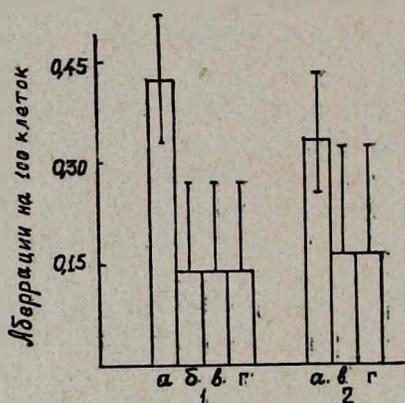


Рис. 1. Действие кофеина на прорастающие семена *S. scaberrima*: а—число аберраций на 100 клеток; б—изохроматидные делеции (NUpd); в—хроматидные делеции; г—хромосомные обмены; 1—контроль; 2—кофеин.

Данные рис. 2 показывают, что в первом варианте опыта отмечалось появление аберраций хромосомного (87,75%) и хроматидного (5,37%) типов. Среди аберраций хромосомного типа были асимметричные и симметричные обмены, кольца и инверсии; среди хроматидных аберраций—хроматидные и изохроматидные делеции типа Ur и Ud.

Постобработка облученных клеток кофеином в течение 6-и и 12-и час. достоверно увеличивает выход аберрантных клеток и модифицирует спектр структурных мутаций хромосом. Следует отметить, что спектр радиационно-индуцированных аберраций изменяется под действием кофеина особенно при 12-часовой обработке, при этом отмечаются в основном перестройки хромосомного типа (рис. 2).

Во втором варианте опыта (только облучение) появлялись в основном хроматидные аберрации (67,58%), а хромосомные составляли 8,92% от общего числа перестроек. В спектре структурных мутаций хромосом имелись все типы хроматидных перестроек (рис. 3).

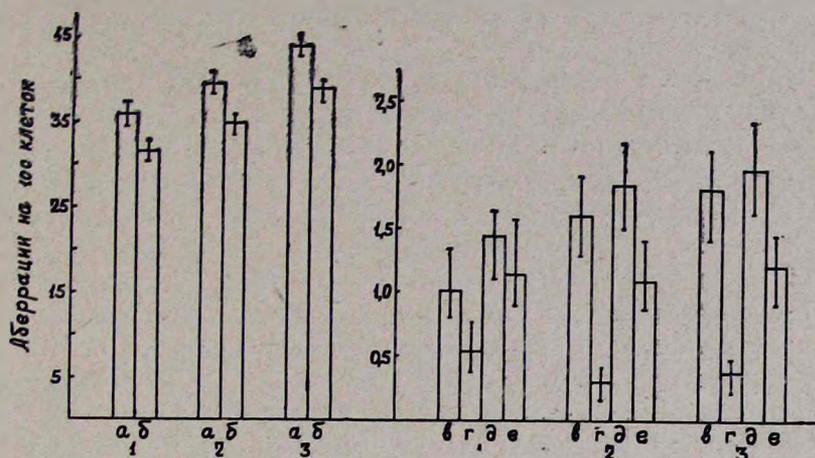


Рис. 2. Модифицирующий эффект кофеина при облучении прорастающих семян *C. sarillagis* в начале S-фазы. а—количество aberrаций на 100 клеток; б—хромосомные обмены; в—изохроматидные делеции (NUpd); г—изохроматидные делеции (без NUpd); д—хроматидные делеции; е—микрофрагменты. 1—рентгеновские лучи (18 час.); 2—рентгеновские лучи+кофеин (18+6); 3—рентгеновские лучи+кофеин (18+12).

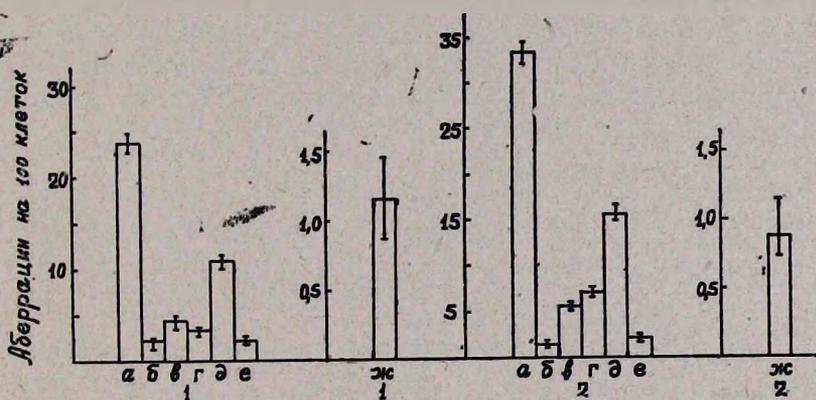


Рис. 3. Модифицирующий эффект кофеина при облучении прорастающих семян *C. sarillagis* в середине S-фазы. а—количество aberrаций на 100 клеток; б—хромосомные обмены; в—изохроматидные делеции (NUpd); г—изохроматидные делеции (без NUpd); д—хроматидные делеции; е—хроматидные обмены; ж—микрофрагменты. 1—рентгеновские лучи (25 час.); 2—рентгеновские лучи+кофеин (25+6).

Постобработка облученных клеток значительно увеличивает выход хроматидных aberrаций (75,70%) в середине S-фазы. Особенностью модифицирующего действия кофеина является увеличение доли aberrаций обменного типа, относительное увеличение количества изохроматидных разрывов типа Up, Ud и хроматидных делеций (рис. 3). В этом варианте опыта доля хроматидных aberrаций в клетках после облучения и обработки кофеином была значительно выше, чем доля aberrаций хромосомного (4,63%) типа. Это указывает на то, что облучение

и модификация даже в эти сроки затрагивают в основном клетки, находящиеся в середине S-фазы, когда большинство клеток находится в фазе синтеза ДНК.

Полученные в настоящей работе данные свидетельствуют о том, что кофеин модифицирует не только количественные параметры радиационного хромосомного мутагенеза, но и долю внутрихромосомных и межхромосомных обменов, особенно в середине S-фазы (рис. 3). Модифицирующий эффект кофеина в начале S-фазы—конце G₁, особенно при 12-часовом замачивании семян в нем (рис. 2), выражается в увеличении числа перестроек хромосомного типа.

В концентрации $4 \cdot 10^{-3}$ М кофеин способствует соединению одностранных разрывов ДНК, вызываемых в фазе S при облучении.

Соединение разрывов является одним из наиболее четких проявлений пострадиационной репарации ДНК на молекулярном уровне. Можно предположить, что оно прямо не связано с такими восстановительными процессами, как внеплановый синтез ДНК, репаративная (неполуконсервативная) репликация и эффект репарации на хромосомном и клеточном уровнях [5—8, 15, 16].

Таким образом, данные наших экспериментов показывают, что кофеин модифицирует цитогенетический эффект рентгеновских лучей в начале и в середине S-фазы. Модификация аберраций хромосомного типа в начале S-фазы показывает, что в это время большинство клеток находится в фазе G₁. Увеличение доли обменных аберраций хроматидного типа в середине S-фазы объясняется тем, что кофеин способствует соединению одностранных разрывов ДНК.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР,

Институт химической физики АН СССР

Поступило 28.XII 1976 г.

Դ. Ա. ԱԶԱՏՅԱՆ, Մ. Ս. ԶԱԲԱՐՅԱՆ, Գ. Ի. ՄԻՐԶՅՈՅԱՆ, Ա. Պ. ԱԿԻՅԵՎ

ՀԱՌԱԳԱՅԹԱՂԱՐՄԱՆ ՑԻՏՈԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅԱՆ
ԶԵՎԱՓՈՆՈՒՄԸ ԿՈՖԵԻՆՈՎ CREPIS CAPILLARIS L.
ԲԶԻՋՆԵՐՈՒՄ Տ-ՇՐՋԱՆՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրվել է կոֆեինի ձեռնարկող հատկությունը *C. capillaris* խոնավ սերմերը S-շրջանի սկզբնական և միջին մասում ճառագայթահարելու ժամանակ: Պարզվել է, որ կոֆեինը նշված շրջաններում չի փոխում քրոմոսոմային խոտորումների մակարդակը բնական ստուգիչի համեմատությամբ, որոնք հիմնականում քրոմոսոմային և քրոմատիդային տիպի են:

Կոֆեինը S-շրջանի սկզբում, ճառագայթահարումից հետո ազդելիս, ավելացնում է փոփոխված բջիջների մակարդակը՝ քրոմոսոմային խոտորումների տիպի հաշվին, իսկ S-շրջանի միջին մասում ձեռնարկում է փոփոխված բջիջ-

ների բանակը՝ իշխանելով միջբրոնոսմային և ներբրոնոսմային փոխանակումների բանակը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Дубинин Н. П., Соуфер В. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 5, 637, 1969.
2. Соуфер В. Н. Молекулярные механизмы мутагенеза. 409, М., 1969.
3. Wolff S.H., Scott D. Exptl. Cell Res., 55, 19, 1969.
4. Yamamoto K., Yamaguchi V. Mutat. Res., 8, 2, 428, 1969.
5. Goth R. Cleaver E. L. Mutat. Res., 36, 1, 105, 1976.
6. Айказян Э. В., Михельсон В. М., Жестяников В. Д. Цитология, 15, 7, 891, 1973.
7. Шалумашвили М. А., Тарасов В. А., Мясова Э. Н. Радиобиология, 11, 1, 64, 1971.
8. Митрофанов Ю. А., Отрадникова В. В. Успехи совр. биологии, 80, 4, 39, 1975.
9. Kihlman B. A., Stureltd S. Hereditas, 80, 247, 1975.
10. Alper T. Brit. J. Radiol., 36, 431, 1963.
11. Harm W. Mutat. Res., 4, 2, 93, 1967.
12. Rauth A. M. Radiation Res., 31, 1, 121, 1967.
13. Lumb I. R., Sideropoulos A. S., Shenkel D. M. Kinetics of inhibition M. G. G. 102, 2, 108, 1968.
14. Grigg G. K. Kinetics of inhibition M. G., 102, 4, 316, 1968.
15. Ганасси Е. Э. Радиационное повреждение и репарация хромосом, 36, М., 1976.
16. Ганасси Е. Э., Заичкина С. И., Аптикаева Г. Ф. Радиобиология, 13, 4, 606, 1973.

А. Г. АРАТАЯН

ГЕОМЕТРИЧЕСКОЕ ТОЛКОВАНИЕ ПРАВИЗНЫ-ЛЕВИЗНЫ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Дается геометрическое толкование правизны-левизны, а также некоторых состояний симметрии при помощи прямоугольных координат, системы октантов и соединения однозначных вершин. Разнозначные по одной координате октанты (и заключенные в них фигуры) являются зеркально-симметричными. Разнозначные по двум координатам (следовательно, однозначные по произведению) — конгруэнтны, трансляционно-симметричны. Разнозначные по всем трем координатам — инверсионные, неконгруэнтно-симметричные.

Представление о правизне-левизне, по всей вероятности, возникло в глубокой древности. Принято думать, что впервые это понятие упоминается за 5—6 веков до нашего летосчисления. Школой пифагорейцев был составлен список из десяти пар противоположных категорий, в котором четвертую пару составляют «правое и левое» [1]. Позже об этих понятиях писали многие, в том числе известный немецкий философ второй половины XVIII века Кант [2].

Начиная с середины XIX века правизной-левизной стали интересоваться также естественники. Особенно интересны опыты Пастера над вращением поляризованного света вправо или влево изомерами определенных веществ [3].

О правизне-левизне имеется большая литература. Одним из содержательных источников является книга Людвига [4]. Очень интересны рассуждения Вернадского [5, 6]. Много данных критически рассматриваются в книгах Шубникова [7]. Последним обзором по вопросам симметрии, в том числе также правизны-левизны, является книга Урманцева [8]. Названия многих других книг и статей по разбираемому вопросу можно найти в приводимых источниках.

Право-левая симметрия особенно широко распространена в живой природе — среди растений и животных. У растений она ясно видна на плагитропных органах, растущих горизонтально или несколько косо, например, на некоторых корневищах, на большинстве листьев и др. Эти органы мысленно можно разделить вертикальной плоскостью на две зеркально-симметричные части — правую и левую. То же самое можно сказать о симметричных цветках, которые до последнего времени делили на две группы — актиноморфные и зигоморфные [9]. Симметрию актиноморфных цветков можно выразить формулой pl . Это значит, что они имеют не только ось определенного порядка n , но и плоскости симметрии в соответствующем числе. При этом каждая плоскость мыс-

ленно делит всякий на две неконгруэнтно-симметричные половинки—правую и левую. У зигоморфных цветков нет оси, а лишь одна плоскость m , тоже делящая венчик на правую и левую половинки. Однако еще в прошлом столетии были описаны и изображены цветки с веерообразно скрученными одинаковыми билатеральными лепестками. Такие цветки с формулой p лишены плоскостей симметрии и названы аксиальными [10]. Они часто бывают скрученными в двух противоположных направлениях—вправо и влево, т. е. являются энантиоморфными. У некоторых растений лепестки аксиальных цветков бывают неравнобокими. Обычно на растении присутствуют оба энантиоморфа—как правые, так и левые [11, 12]. Но попадаются и такие виды, даже роды растений, у которых имеется лишь один из энантиоморфов, например, только левые цветки (виды барвинка *Vinca*).

У деревьев, растущих на открытых местах с неравномерным освещением или с односторонне господствующими ветрами, симметрия ствола pm или gm нарушается, так как центр приближается к наветренной стороне, и вследствие этого в стволе остается лишь одна плоскость m , совпадающая с направлением господствующих ветров и вертикально делящая ствол на правую и левую половинки [13].

Из беспозвоночных животных лишь те имеют билатеральную симметрию (право-левую), которые обладают способностью свободно передвигаться в определенных направлениях в воде, по суше или в воздухе, например, черви, некоторые мягкоклетные, членистоногие и др. Все позвоночные имеют билатеральную симметрию: у них тело мысленно делится сагиттальной плоскостью на правую и левую половинки [14].

П. Кюри рассматривал симметрию как состояние пространства [15]. Исходя из этого положения, мы пытаемся провести геометрический анализ зеркальной симметрии—правизны-левизны (и попутно трех других типов геометрической симметрии). Мы начинаем с прямоугольных координат x , y , z , пересекающихся в некоей точке пространства. Через x и y , x и z , y и z проводим плоскости, которыми пространство делится на восемь разнозначных, но равновеликих частей—октантов (рис. 1). Последние нумерованы: на передней половине № 1—4, на задней № 5—8. В таблице приводятся номера октантов, их тройные знаки и произведения этих знаков.

В качестве модели взято асимметрическое тело—прямоугольный разносторонний тетраэдр. Фигуры этого тела по октантам представляют отражения, согласно принципу зеркальной симметрии (рис. 2). Эти фигуры носят те же тройные знаки, что и октанты.

На рис. 2 раздельно приводятся передняя и задняя половинки системы октантов (рис. 2а и 2б). На первой все фигуры имеют $+z$, на второй $-z$. Ясно видно, что зеркально-симметричны соседние фигуры: если одна из них, например, № 1, со знаком произведения плюс, то соседняя, с какой бы стороны она не оказалась (№ 2, 4, 5), несет знак минус.

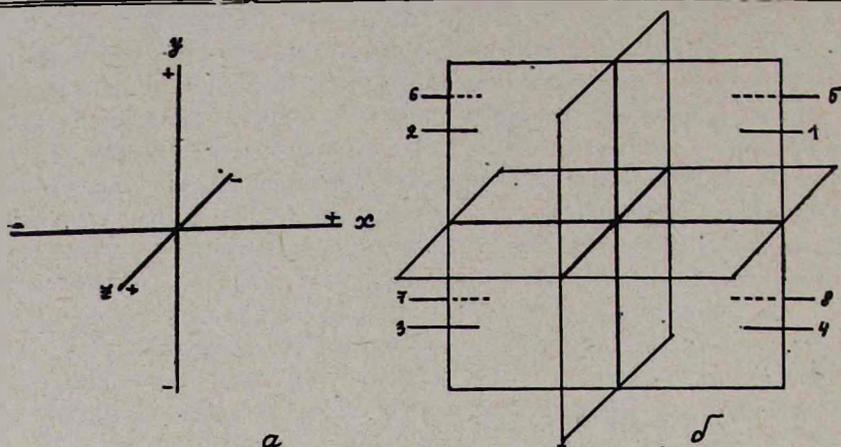


Рис. 1. а—прямоугольные координаты; б—через координаты проведены плоскости xu , xz , uz ; цифрами 1—8 обозначены октанты.

Таблица 1

| Октанты № | Знаки октантов | | | Произведения знаков |
|--------------|----------------|---|---|------------------------|
| | | | | |
| 1 | + | + | + | + |
| 2 | - | + | + | - |
| 3 | - | - | + | + |
| 4 | + | - | + | - |
| 5 | + | + | - | - |
| 6 | - | + | - | + |
| 7 | - | - | - | - |
| 8 | + | - | - | + |

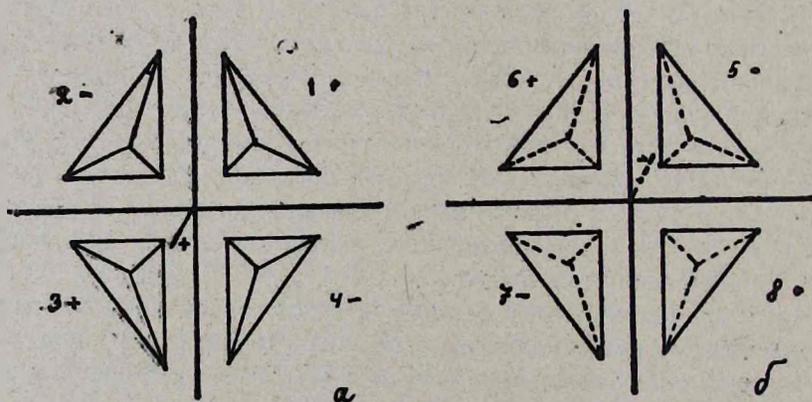


Рис. 2. а—передняя половина из 4 октантов (№ 1—4); б—задняя половина из 4 октантов (№ 5—8). В октантах по одной фигуре неравностороннего прямоугольного тетраэдра в качестве модели.

Энантиоморфные фигуры, т. е. фигуры отдельно существующие, но неконгруэнтно-симметричные, также несут разные знаки, так как, по

сути, они аналогичны зеркально симметричным. Равнозначные фигуры являются трансляционно-симметричными: например, конгруэнтны фигуры $+1$, $+3$, $+6$ и $+8$, или же -2 , -4 , -5 и -7 . Конгруэнтность выявляется также при вращении фигур вокруг координат. Поворотом вокруг оси x совмещаются $+1$ с $+8$, -2 с -7 , $+3$ с $+6$ и -4 с -5 , вокруг оси y $+1$ с $+6$, -2 с -5 , $+3$ с $+8$ и -4 с -7 , а вокруг оси z $+1$ с $+3$, -2 с -4 , -5 с -7 и $+6$ с $+8$. Эти операции показывают, что плюс-фигуры могут совмещаться друг с другом так же, как и минус-фигуры.

Если мы отметим в каком-нибудь октанте точку, находящуюся на равном расстоянии от всех трех поверхностей, затем путем отражения определим соответствующие точки во всех остальных октантах, то получатся восемь вершин некоторого куба. Путем их соединения двенадцатью линиями (ребра) получим фигуру самого куба. На рис. 3, во избежание путаницы, ребра куба не изображены.

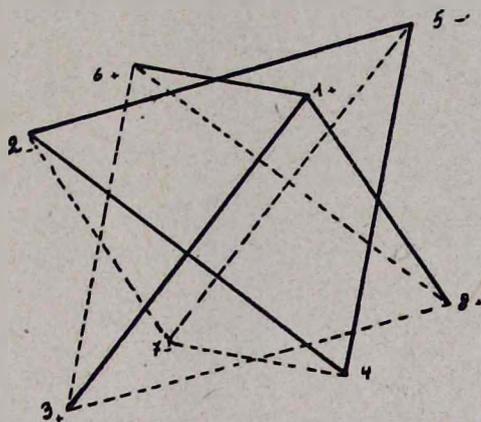


Рис. 3. Два равносторонних и равных тетраэдра, полученные вследствие соединения раздельно плюс-вершин и минус-вершин куба: нижнелевый тетраэдр— $+1$, $+3$, $+6$, $+8$; верхнеправый тетраэдр— -2 , -4 , -5 , -7 .

Соединим четыре плюс-вершины ($+1$, $+3$, $+6$, $+8$) шестью ребрами; так же поступим с четырьмя минус-вершинами (-2 , -4 , -5 , -7). Получим два равносторонних и равновеликих, но разнозначных плюс- и минус-тетраэдра, расположенных по зеркально-поворотной оси: два тетраэдра зеркально-симметричны, но с поворотом на 60° . Таким образом, правая и левая фигуры во всех рассмотренных случаях неравнозначны.

Трансляционные, конгруэнтные фигуры можно выявить и при помощи серии зеркальных отражений [7].

В октантной системе мы встречаемся также с явлением отражения в точке, с инверсией. Инверсия наблюдается между $+1$ и -7 , -2 и $+8$, $+3$ и -5 , -4 и $+6$. Если попарно сложить их первичные знаки, то во всех четырех парах окажется равное количество, по три, плюс- и минус-знаков.

При координатах не под прямым, а под другими углами оси симметрии были бы не II или IV порядков, а III, VI и др.

В заключение можно сказать, что при разборе системы прямоугольных координат выводится не только плоскость—элемент зеркальной симметрии, правизны-левизны, но и все другие три типа элементов симметрии—оси, точки и зеркально-поворотные оси. При отражении в осях мы имеем дело с трансляцией, при точке—с инверсией, при зеркально-поворотной оси—с зеркальной симметрией, но с поворотом на определенный угол, в нашем случае на 60° . При трансляции все фигуры однозначны (плюс или минус), при остальных типах симметрии—зеркальной, инверсионной и зеркально-поворотной—сопряженные фигуры разнозначны.

Поступило 31.I 1977 г.

Ա. Գ. ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ

ԿՆՆՐԱՆԻ ԲՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ ԱԶԻ-ՉԱԽԻ ԵՐԿՐԱԶԱՓԱԿԱՆ ՄԵԿՆԱՐԱՆՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հետազոտությունը կատարված է ուղղանկյուն կորդինատների, օկտանտների սիստեմի և պլլոս ու մինուս զազաթները առանձին միացնելու շնորհիվ: Հայելային սիմետրիայի դեպքում աջ և ձախ պատկերները տարբերվում են պլլոս և մինուս նշաններով միայն մեկ ուղղությամբ: Նույնանշան արտադրյալներ ունեցող պատկերները համատեղվող են և ունեն տրանսլյացիոն սիմետրիա: Երեք ուղղություններով տարբեր նշաններ ունեցող պատկերները տարբերանշան արտադրյալներ ունեն. դրանց սիմետրիկ վիճակը կոչվում է ինվերսիա: Եթե պլլոս և մինուս զազաթները առանձին իրար միացնենք, կստացվեն երկու հավասարակողմ և իրար հավասար տետրաեդրներ, որոնք ունեն հայելային-շրջադարձային սիմետրիա:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. История античной диалектики. М., 1972.
2. Кант И. Сочинения, II, М., 1964.
3. Пастер Л. Избранные труды, I, М., 1960.
4. Людвиг (Ludwig W. Das rechts-links Problem in Tierreich und beim Menschen. Berlin, 1932).
5. Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии, IV. О правизне и левизне. М.—Л., 1940.
6. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965.
7. Шубников А. В. и Копчик В. А. Симметрия в науке и искусстве. М., 1972.
8. Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974.
9. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975.
10. Урманцев Ю. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1, 1965.
11. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 21, 11, 1968.
12. Араратян А. Г. Биологический журнал Армении, 29, 3, 1975.
13. Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л., 1968.
14. Гиляров М. С. Зool. журн., 23, вып. 5, 1944.
15. Кюри П. Избр. тр. М.—Л., 1966.

Г. Г. ОГАНЕЗОВА

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ СТРОЕНИЯ ЧЕРЕШКА НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА БАРБАРИСОВЫХ

В статье обосновывается необходимость изучения строения черешка по всей его длине, с учетом закономерностей его формирования и роста. Черешки всех изученных родов, за исключением барбариса и гимноспермиума, сходны со строением стебля своего рода, что связано с продолжительностью и характером их роста.

Строение черешка—признак, который довольно успешно используется систематиками для диагностики растений [1—5]; при этом обычно делается попытка филогенетической интерпретации его структуры. В таком плане выполнены работы по черешкам барбарисовых [6, 7]. Они проведены по методике Анели [3] и рассматривают только строение черешка, не касаясь структуры побега в целом. Мы же решили изучить черешки барбарисовых во взаимосвязи с листом и стеблем на живом материале.

Обычно при подобных исследованиях рассматриваются следующие признаки: форма черешка на поперечном сечении; наличие или отсутствие дорзовентральности; тип развития и характер механической ткани; характер расположения проводящих пучков. Кроме этого, часто привлекаются сведения о характере основной паренхимы, особенно ее субэпидермальных слоев, изучаются типы проводящих элементов, наличие кристаллов, рафидов, млечников, эфирно-масличных ходов и других специфических признаков. Большей частью изучается строение только средней части черешка—по опыту исследователей, именно этот участок содержит стойкие диагностические признаки, именно здесь складывается структура, которую можно назвать типично черешковой. Это, по-видимому, граница влияния, с одной стороны, листовой пластинки, с другой—стебля. В средней части черешка проводящие пучки уже отчленились от стебля, но еще не вошли в пластинку листа; все это служит обоснованием подобной методики изучения черешка. Но при изучении более крупных таксонов, чем роды и виды, например, семейств, сравнительно-анатомическое изучение средней части черешка недостаточно. При таком методе исследования в силу относительной самостоятельности указанного участка, не учитывается зависимость строения черешка от его длины, от особенностей роста и строения пластинки листа. Сравнительно-анатомическое изучение средней части черешка—это изучение его структуры в статике. При применении описанного метода устанавливаются родовые и видовые признаки, но не используются данные о закономерностях формирования черешка, ко-

торые помогают осознать общне для семейства тенденции его эволюции.

Поскольку задачей нашего исследования была систематика семейства барбарисовых, мы не ограничились изучением только черешков, но охватили побег в целом, что дало возможность сравнить особенности роста и строения черешка, листа со строением стебля. Для этого, кроме обычных сериальных срезов по всей длине черешка, у ряда обычных в культуре видов исследовался характер заложения листа в почке и рост черешка. Изучение типа заложения листа у *Berberis*, *Mahonia*, *Nandina*, *Bongardia*, *Epimedium*, *Jeffersonia* показало, что основание зачатка листа в узле у этих родов охватывает $1/3$ конуса нарастания, а у родов *Leontice* и *Podophyllum* зачаток листа в узле охватывает половину и более половины конуса нарастания, как у однодольных растений. Некоторое сходство с однодольными обнаруживается также в строении проводящей системы стебля и черешка травянистых родов барбарисовых, особенно у *Leontice* и *Podophyllum*. У них в стебле и в черешке развивается некое подобие атактостелы, но проводящие пучки располагаются только в два круга.

Нам кажется очевидным, что подобный тип заложения листа, а также строение черешка и стебля связаны с морфологическим сходством побега травянистых *Berberidaceae* и однодольных. Травянистые барбарисовые—это растения со своеобразным габитусом. У них развивается короткий надземный стебель и крупные листья на длинном черешке. По определению Уосделла [8], травянистые барбарисовые относятся к растениям, у которых доминирующим органом является лист (вместе с черешком), определяющий структуру стебля. Такой же тип побега характерен для однодольных; очевидно, морфологическое сходство определило аналогичную параллелизм в структуре побега этих далеких друг от друга растений.

Особенности роста пластинки листа и черешка у длинночерешковых родов *Berberidaceae*—*Jeffersonia*, *Leontice*, *Podophyllum*—изучались следующим образом: по всей длине растущего черешка наносились равномерные штрихи из смеси спирта с тушью. Расхождение штрихов в верхней части черешка позволило с определенностью судить о том, что черешок этих родов растет подобно стеблю верхушкой. Очевидно, такая особенность роста черешка характерна для всех остальных длинночерешковых барбарисовых—*Caulophyllum*, *Epimedium*, *Mahonia*, *Nandina*. По нашим наблюдениям, чем крупнее лист и чем длиннее черешок (чем он дольше растет), тем структура его ближе к структуре стебля соответствующего рода. Таким образом, из-за характера роста и его продолжительности черешок некоторых барбарисовых уподобляется стеблю не только морфологически, но и анатомически. Именно эта особенность и является общим признаком анатомической структуры черешка большинства родов *Berberidaceae*: под однослойной эпидермой развивается многослойная—около 5—6 слоев—паренхима. Под паренхимой у большинства исследованных видов развивается 4—5 слоев производных перидикла. У *Mahonia*, *Nandina* и длинночерешковых

барбарисов (*B. dolichobotrys*) проводящие пучки средней и верхней части черешка укладываются в один круг. Перициклические волокна у исследованных видов названных родов сильно склерифицированы. У травянистых родов — *Epimedium*, *Podophyllum*, *Caulophyllum*, *Leontice*, *Bongardia*, *Jeffersonia* — структура черешка и стеблевых и корневищных листьев сходна со структурой стебля, а именно у *Jeffersonia* и *Bongardia* проводящие пучки располагаются в один круг, а у родов *Podophyllum*, *Leontice*, *Caulophyllum*, *Epimedium* — в два.

В роде *Berberis* структура черешка исследовалась у 15 видов, среди которых были листопадные, полулистопадные и вечнозеленые виды: *B. wallichiana* DC., *B. formosana* Ahrendt, *B. bergmanniae* Schneid., *B. heterophylla* Juss. ex Poir., *B. notabilis* Schneid., *B. dasystachya* Maxim., *B. bracteata* Ahrendt, *B. amurensis* Rupr., *B. chinensis* Poir., *B. henryana* Schneid. (рис. 1), *B. virgetorum* Schneid., *B. koreana* Pallib., *B. jamesiana* Forrest et Sm., *B. verruculosa* Hemsl. et Wilson., *B. dolichobotrys* Fedde. Морфологической особенностью черешка барбариса является наличие сочленения. Нижняя часть черешка до сочленения гомологична черешку всех остальных родов барбарисовых, тогда как остальная часть — новообразование, в разной степени развитое у различных видов. Так, например, у *B. verruculosa* и *B. bergmanniae* выше сочленения черешок почти не развивается, а вот у *B. dolichobotrys* он очень длинный, до 7,5 см, хорошо отграниченный от листа. Основание черешка всех видов *Berberis* серповидно-расширенное, под эпидермой с дорзальной стороны развиваются от 2 до 7 слоев производных перицикла. Они образуют сплошную полосу или короткие дуги над проводящими пучками. Проводящие пучки (обычно 3) располагаются по одной линии. В средней и верхней части черешок становится почти круглым в поперечном сечении, но дорзовентральность его структуры сохраняется. Число проводящих пучков увеличивается до 9; в средней части они сближаются, а в верхней — располагаются по одной дугообразной линии. Перициклические волокна в средней части черешка бывают менее утолщены, чем в верхней и особенно в нижней.

В роде *Mahonia* — виды *M. aquifolium* Nutt., *M. japonica* DC., *M. nervosa* Nutt., *M. pinnata* Fedde — все вечнозеленые, с длиной черешка до 8 см. Строение у всех видов сходное: в основании черешок серповидно-расширенный, под эпидермой и 6—8 слоями паренхимы развиваются 4—5 слоев перициклических волокон, формирующих сплошную замкнутую полосу вокруг проводящих пучков; многочисленные проводящие пучки располагаются по одной линии. Форма сечения в средней и верхней части круглая, перицикл формирует замкнутое кольцо, внутри которого располагаются по кругу проводящие пучки, причем мелкие пучки чередуются с крупными.

В монотипном роде *Nandina* — *N. domestica* Thunb. (рис. 2) — листья вечнозеленые, с черешком длиной около 8 см. Форма сечения черешка в основании серповидно-расширенная, а в средней и верхней

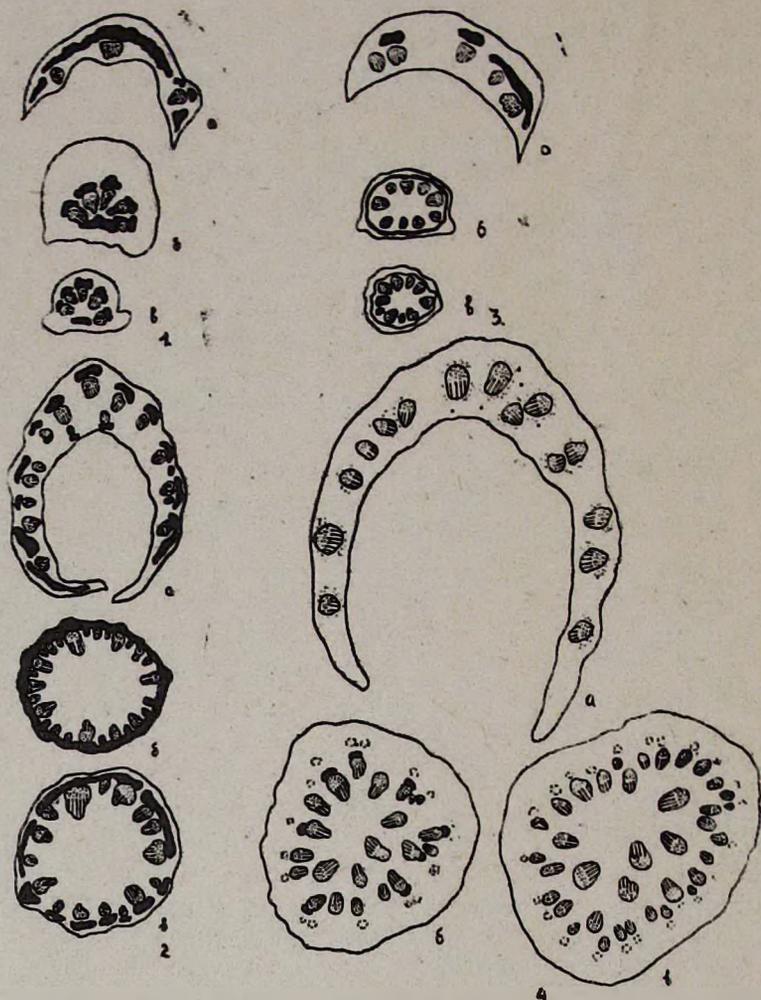


Рис. Строение черешка барбарисовых: а—в основании черешка, б—в средней части, в—в нижней части. 1. *Berberis henryana*; 2. *Nandina domestica*; 3. *Jeffersonia dubia*; 4. *Leontice armeniaca*. Условные обозначения по Меткафу и Чоку [9].

части—круглая. Структура очень сходна со структурой черешка у махонии, только здесь перичиклические волокна в его нижней части не формируют сплошной полосы, а только короткие дуги над проводящими пучками.

В роде *Epimedium* — виды *E. coreanum* Nakai, *E. colchicum* Boiss., *E. rubigerum* Morr et Despe. — травянистые растения с черешком длиной до 10 см. Основание черешка почковидной формы, а в средней части—круглое. Производные перичикла по всей длине черешка располагаются в один круг, причем мелкие пучки чередуются с крупными, и создается впечатление двух тесно сближенных кругов проводящих пучков.

Строение черешка в роде *Caulophyllum* изучалось у одного вида — *C. robustum*. Это травянистое растение, с черешком длиной до 25—30 см. Строение черешка его стеблевого листа *Caulophyllum* однообразно по всей его длине. Под эпидермой и 7 слоями паренхимы развиваются производные перицикла, образующие короткие дуги из клеток с несколько утолщенной стенкой над проводящими пучками. В промежутке между волокнами перицикла и проводящими пучками развиваются выделительные ходы. Проводящие пучки располагаются в два тесно сближенных круга: пучки наружного круга мелкие, а внутренние — более крупные.

В роде *Bongardia* структура черешка изучалась у вида *B. chrysopum* Boiss. Это травянистые растения с черешком длиной до 15—20 см. Основание черешка серповидно-расширенное, под 5—6 слоями паренхимных клеток над проводящими пучками развиваются 3—4-слойные полосы из клеток перицикла с несколько утолщенными стенками. Проводящие пучки располагаются по одной линии. В средней и верхней части черешка контур сечения круглый. Перициклические волокна образуют замкнутое кольцо вокруг проводящих пучков, расположенных в один круг. В верхней, а иногда и средней части черешка часть клеток паренхимы над кольцом перициклических волокон разрушается и образует несколько воздухоносных полостей.

Структура черешка в роде *Jeffersonia* изучалась у *J. dubia* Maxim. (рис. 3). Это травянистые растения с черешком длиной 10—15 см. Основание черешка *Jeffersonia* серповидно-расширенное, производные перицикла образуют полосы склерифицированных волокон над проводящими пучками, расположенными по одной линии. Форма сечения черешка в средней части приближается к круглой, а в верхней части — круглая. Перициклические волокна образуют замкнутое кольцо, внутри которого располагаются в один круг проводящие пучки.

У травянистого рода *Podophyllum* структура черешка исследовалась у 3 видов — *Podophyllum emodi* Wall., *P. hexandrum* Royale *P. peltatum* L., с длиной черешка до 20—30 см. Основание черешка корневищного листа серповидной формы, под 10—12 слоями паренхимы развиваются многочисленные проводящие пучки, расположенные по одной линии. Производные перицикла образуют короткие дуги над проводящими пучками. Основание черешков стеблевых листьев имеют структуру, сходную с той, что развивается чуть выше основания корневищного листа. В средней и верхней части форма сечения черешка круглая, проводящие пучки располагаются по кругу, внутри которого находятся еще несколько проводящих пучков. Производные перицикла образуют короткие дуги над проводящими пучками наружного круга и узкие полосы над ними. Все пучки окружены мелкоклетным паренхимным влагалищем.

Структура черешка в роде *Leontice* исследовалась у двух видов *L. ewersmanni* Bunge, *L. armenifera* Bolv. (рис., 4). Это травянистые растения с черешком длиной до 10—15 см. В основании черешков серповид-

но-расширенный, многочисленные проводящие пучки располагаются по одной линии. Производные перицикла в виде отдельных склеренд разбросаны в массе основной паренхимы. В средней и верхней части форма сечения черешка круглая, проводящие пучки располагаются по кругу, внутри которого развиваются еще несколько проводящих пучков. Все проводящие пучки внутреннего круга ориентированы флорой в одном направлении, т. е. дорзовентральность в структуре черешка сохраняется. Производные перицикла образуют в средней части короткие дуги над проводящими пучками наружного круга. В верхней части производные перицикла не выделяются. Особенностью структуры черешка леонтицы является развитие выделительных ходов в основной паренхиме—в промежутке между эпидермой и наружным кругом проводящих пучков.

В роде *Gymnospermium* структура черешка изучалась у вида *G. smirnovii* Takht. Это травянистые растения с черешком стеблевого листа длиной до 2—3 см. В серповидно-расширенном основании черешка, под 10—12 слоями клеток паренхимы, по одной линии располагаются 5 проводящих пучков. Форма черешка по всей его длине не меняется—она серповидно-расширенная; в его средней и верхней части число проводящих пучков увеличивается до 15—18, они сближаются в три группы. Вокруг проводящих пучков развивается мелко-клетное паренхимное влагалище.

Приведенные описания структуры черешков различных родов семейства *Berberidaceae* свидетельствуют о том, что черешки всех изученных родов, за исключением *Berberis* и *Gymnospermium*, построены по единому плану: основание серповидно-расширенное, перициклические волокна образуют замкнутые полосы или короткие дуги над проводящими пучками, расположенными по одной линии. В средней и верхней части развивается структура, сходная с таковой у стебля соответствующего рода—проводящие пучки располагаются в один круг у *Mahonia*, *Nandina*, *Jeffersonia*, *Bongardia*. Подобная структура характеризует черешки *Epimedium* и *Caulophyllum*, у которых расположение проводящих пучков можно интерпретировать двояко—как два тесно сближенных круга или как четко выраженное чередование крупных и мелких пучков, которое в меньшей степени замечается и у *Mahonia* и *Nandina*. Сходство в структуре черешков названных родов—безусловное свидетельство их относительной близости.

У родов *Leontice* и *Podophyllum* в средней и верхней части черешка формируется внутренний, второй круг проводящих пучков. Этот факт служит основанием для вывода об относительной эволюционной отдаленности *Leontice* и *Podophyllum* от представителей первой группы, тем более, что это коррелирует со своеобразной жизненной формой этих двух родов.

Несоответствие строения черешков у *Berberis* и *Gymnospermium* принципам его строения, общим для всех остальных *Berberidaceae*, безусловно, связано с их относительно коротким периодом роста. Это до-

казывается тем, что структура черешков у длинночерешковых барбарисов и корневищных листьев *Gymnospermium* полностью соответствует выявленной закономерности строения черешка в семействе.

Изучение строения черешка барбарисовых по всей его длине дало возможность выявить общие для семейства принципы его структуры, что свидетельствует о единстве происхождения всех исследованных родов.

Отмеченные для разных родов характерные особенности строения черешка—различный характер дифференциации клеток перичикла у разных родов и в разных частях черешка, наличие полостей, выделительных ходов и др.—могут быть использованы для целей внутривидовой систематики, для уточнения границ родов.

Ереванский государственный университет,
кафедра высших растений

Поступило 18.III 1977 г.

Դ. Դ. ՕԿԱՆԵՋՈՎԱ

ԿՈՅՈՒՆԻ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴԸ
BERBERIDACEAE ԸՆՏԱՆԻՔԻ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻՑԻՉՆԵՐԻ ՕՐԻՆԱԿԻ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Berberidaceae ընտանիքի ներկայացուցիչների օրինակի վրա հիմնավորվում է կոթունի կառուցվածքի ուսումնասիրության անհրաժեշտությունը՝ ամբողջ երկարության վրա հաշվի առնելով նրա ձևավորման և աճի օրինաչափությունները: Բոլոր ուսումնասիրված ցեղերի կոթունները, բացառությամբ Berberis-ի և Gymnospermium-ի, կառուցված են միասնական ձևով՝ նրանք նման են իրենց ցողունի կառուցվածքին, որն անպայման կապված է նրանց աճի բնույթի և երկարատևության հետ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Zamels, Peagle. Acta Hort. Univ. Latv., 3, 1927.
2. Sphrödinger, Zool. Bot. Ges., 8, 1914.
3. Анели Н. А. Автореф. докт. дисс., Тбилиси, 1962.
4. Зубкова И. Г. Бот. журн., 2, 1965.
5. Трифонова В. Н. Канд. дисс., БИН АН СССР, 1974.
6. Туманян С. А. Бюлл. Гл. ботсада АН СССР, 58, 1965.
7. Архарова К. Б., Зубкова И. Г. Бот. журн., 8, 1969.
8. Worsdell W. C. Ann. Bot., 22, 1908.
9. Metcalf and Chalk Anatomy of Dicotyledons, Oxford, 1950.

С. МАЛЦЕВА

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ДОЗ ГАММА-ЛУЧЕЙ Co^{60} НА РАННЕСПЕЛОСТЬ БАКЛАЖАНА

Изучалось влияние на баклажаны низких доз гамма-лучей Co^{60} , которые в диапазоне 1500—3000 р стимулируют ряд процессов в период вегетации растений.

В литературе много данных о положительном влиянии сравнительно низких доз понизирующих лучей на общее развитие растений. Получены результаты, имеющие практический интерес: повышена раннеспелость кукурузы [1], картофеля [2—5], земляники [6], сои [7], томатов, перца [8] и многих других культур, увеличена урожайность и улучшено качество целого ряда растительных объектов. Однако в литературе нет сведений о систематической работе с баклажаном. Ввиду того, что в Болгарии спрос на баклажаны очень высок, была поставлена задача изучить возможности повышения раннеспелости и урожайности этой ценной сельскохозяйственной культуры посредством предпосевного облучения семян сравнительно низкими дозами гамма-лучей Co^{60} .

Опыты проводились в Институте генетики и селекции растений Болгарской Академии наук под руководством академика Христо Даскалова.

Материал и методика. Исследования проведены с самым распространенным в нашей стране сортом Болгарский 12, который имеет относительно длинный период созревания. Сухие семена с выравненной влажностью в пределах 8—9% облучались в гамма-установке ИГСР—ГУПЭ-4000 мощностью 49 р/мин. В полевых и тепличных условиях испытывались дозы: 300, 500, 700, 900, 1100, 1300, 1500, 1700, 2000, 2300, 2500, 2700, 3000, 3500, 4000, 4500 и 5000 р.

Семена высевались сразу после облучения. В полевых условиях испытывались по 30 растений каждого варианта в пятикратном повторении, а в тепличных—по 20 растений в четырехкратном повторении, причем на гидропонике, питаемой раствором, приготовленным по рецепту Кноп-Гелер.

Опыты закладывались блоковым методом Фишера. Проводились регулярные наблюдения за бутонизацией, цветением, завязываемостью и созреванием плодов. Изучалась динамика роста растений путем измерения их высоты через каждые 15 дней. Урожай учитывался регулярными сборами через каждые 7 дней. При каждом сборе определялись количество и вес созревших плодов.

Математическая обработка полученных данных проведена по методу дисперсионного анализа.

Приведенный экспериментальный материал получен в период 1968—1975 гг.

Результаты и обсуждение. В период 1968—1969 гг. был испытан большой набор доз—от 300 до 5000 рентген—для установления диапазона стимулирующих доз. Результаты этих испытаний показывают,

что баклажан сорта Болгарский № 12 реагирует положительно на сравнительно низкие дозы гамма-лучей Co^{60} , 1500—4000 р, поэтому в последующие годы все работы проводились в этом диапазоне доз.

Нужно отметить, что параллельно с культурой баклажана мы работаем с перцем и томатами, у которых получен ясно выраженный эффект, но такой сильной реакции на облучение, как у баклажана, мы не наблюдали. Культура баклажана оказалась сильно подверженной влиянию низких доз ионизирующих излучений.

Прежде всего облученные семена прорастают на 2—3 дня раньше необлученных, и растения развиваются в ускоренном темпе, что выражается в значительно большей высоте и мощности их. Эти темпы не снижаются и в период образования генеративных органов, что характерно для других культур. Растения из облученных семян, в особенности те, которые росли в тепличных условиях, до конца вегетации превосходят по мощности растения, полученные из необлученных семян.

Изучение развития генеративных органов показало, что растения из облученных семян развивают бутонны, зацветают, завязывают плоды и созревают раньше, чем растения из необлученных семян. Наиболее сильно проявляется стимулирующий эффект у растений, полученных из семян, облученных дозами 2000—2500 р. Появление бутонов и цветение происходит на 7—8 дней раньше, чем в контроле, завязь появляется на 10—12 дней раньше, а техническая спелость наступает на 9—10 дней раньше, в результате чего урожай формируется на 10—12 дней раньше в тепличных условиях и на 7—8 дней—в полевых (табл. 1).

Таблица 1

Вегетационный период испытываемых вариантов (в среднем за 6 лет)

| Варианты | Количество дней от высева до: | | | | | |
|---------------------|-------------------------------|-----------------|--------------------|-----------------------|-------------------------|------------------------------------|
| | прорастания | начала цветения | массового цветения | начала завязываемости | массовой завязываемости | техническая спелость первых плодов |
| Необлученные семена | 13 | 108 | 115 | 123 | 130 | 156 |
| 1500 | 13 | 102 | 107 | 113 | 120 | 150 |
| 2000 | 10 | 101 | 105 | 113 | 119 | 149 |
| 2500 | 10 | 100 | 105 | 109 | 118 | 146 |
| 3000 | 11 | 102 | 107 | 115 | 118 | 146 |
| 3500 | 13 | 107 | 114 | 118 | 122 | 158 |
| 4000 | 13 | 108 | 114 | 119 | 122 | 158 |

При тепличных испытаниях доз 1500, 2000, 2500 и 3000 р наблюдалось повышение раннеспелости (урожай с первых 5—6 сборов) на 33—51% по сравнению с контролем. В полевых условиях самый высокий эффект в этом периоде отмечался при дозах 2000 и 2500 р, эффект дозы 1500 р был немного ниже, а при дозах 3500 и 4000 р он полностью отсутствовал (табл. 2).

Таблица 2

Индекс раннеспелости и общий урожай баклажана сорта Болгарский 12
в тепличных и полевых условиях (в среднем за 6 лет)

| Варианты | Индекс раннеспелости | | Общий урожай | |
|-------------------------------|----------------------|---------------------------------|----------------------|--------------------------------|
| | урожай с 1 га, кг | относитель- ный урожай, % | урожай с 1 га, кг | относитель- ный урожай % |
| В теплицах | | | | |
| Необлученные семена | 12,200 | 100 | 58,220 | 100 |
| Семена, облученные в дозах, р | 1500 16,280 | 133,4 | 62,630 | 107,6 |
| | 2000 17,370 | 142,4 | 65,160 | 111,9 |
| | 2500 18,440 | 151,1 | 62,810 | 107,9 |
| | 3000 16,430 | 134,7 | 58,840 | 101,1 |
| | 3500 14,270 | 117,0 | 67,910 | 116,6 |
| | 4000 14,320 | 117,4 | 65,190 | 111,9 |
| В поле | | | | |
| Необлученные семена | 8,670 | 100 | 35,120 | 100 |
| Семена, облученные в дозах, р | 1500 10,230 | 118,0 | 34,370 | 97,9 |
| | 2000 11,180 | 128,9 | 35,090 | 99,9 |
| | 2500 11,490 | 132,5 | 36,140 | 102,9 |
| | 3000 10,220 | 117,9 | 35,910 | 102,2 |
| | 3500 8,350 | 96,3 | 35,970 | 102,4 |
| | 4000 8,570 | 98,8 | 30,330 | 86,4 |

Анализ полученных по раннеспелости данных показывает, что стимулирующий эффект облучения выражен значительно слабее в полевых условиях, что свидетельствует о более полном проявлении его в контролируемых (тепличных) условиях.

Данные об общей урожайности показывают, что указанный эффект проявляется только в первых 5—6 сборах, после чего постепенно угасает, и в общем урожайность опытных растений выравнивается с контрольными. Несмотря на это, повышение раннеспелости баклажана имеет огромное значение для раннего производства этой ценной культуры и для удовлетворения потребностей внутреннего рынка и экспорта.

Большой интерес представляют данные о материальном выражении стимулирующего эффекта облучения—повышенном весе плодов или увеличении их количества. Установлено, что количество плодов, полученных от растений из облученных семян, в первых 5—6 сборах больше, чем у контрольных растений (табл. 3). В последующих сборах этот показатель постепенно снижается и выравнивается с контролем. Что касается среднего веса плодов (табл. 4), то этот показатель, как показали исследования, не подвержен влиянию стимулирующих доз.

Таким образом, как показывают результаты опытов, повышение раннеспелости является результатом более раннего созревания большего количества плодов. Установлено также, что низкие дозы гамма-лучей Co^{60} (1500—3000 р), вызывают стимулирующий эффект по ряду

Таблица 3
Количество плодов у сорта Болгарский 12, полученных в тепличных и полевых условиях (в среднем за 6 лет)

| Варианты | Индекс раннеспелости | | Общий урожай | |
|---------------------|----------------------------------|--------------|-------------------------------------|--------------|
| | количество плодов от 5-ти сборов | % к контролю | суммарное количество от всех сборов | % к контролю |
| В теплицах | | | | |
| Необлученные семена | 460 | 100 | 21000 | 100 |
| 1500 | 620 | 134,6 | 2250 | 107,1 |
| 2000 | 650 | 141,3 | 2310 | 110,0 |
| 2500 | 640 | 139,1 | 2270 | 108,1 |
| 3000 | 600 | 130,4 | 2240 | 106,7 |
| 3500 | 410 | 89,1 | 2180 | 103,8 |
| 4000 | 400 | 86,9 | 2200 | 104,8 |
| В поле | | | | |
| Необлученные семена | 1310 | 100 | 6590 | 100 |
| 1500 | 1470 | 112,2 | 6640 | 100,7 |
| 2000 | 1660 | 126,7 | 6780 | 104,4 |
| 2500 | 1640 | 125,2 | 7030 | 106,7 |
| 3000 | 1580 | 120,6 | 7000 | 106,2 |
| 3500 | 1570 | 119,8 | 6830 | 103,6 |
| 4000 | — | — | — | — |

Таблица 4
Средний вес плодов (в среднем за 6 лет)

| Варианты | Средний вес 1 плода, г | |
|---------------------|------------------------|------|
| | теплица | поле |
| Необлученные семена | 228 | 242 |
| 1500 | 219 | 234 |
| 2000 | 215 | 228 |
| 2500 | 220 | 227 |
| 3000 | 224 | 229 |
| 3500 | 225 | 235 |
| 4000 | 224 | 238 |

ценных показателей у баклажана сорта Болгарский № 12: ускоряют прорастание семян, вызывают более мощное развитие растений, ускоряют образование бутонов, цветение и завязывание, а также созревание плодов, чем обеспечивают высокую раннеспелость в первых 5—6 сборах.

Ս. ՄԱԼՑԵՎԱ

Co⁶⁰ ԳԱՄԱ-ՃԱՌԱԳԱՅԹՆԵՐԻ ՑԱԾՐ ԴՈՋԱՆԵՐԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ
 ԲԱԴՐԻՋԱՆԻ ՎԱՂ ՀԱՍՈՒՆԱՑՄԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ն փ ու մ

Հետազոտվել է Co⁶⁰ դամա-ճառագայթների ցածր դոզաների ազդեցությանը բադրիջանի Բուլղարական 12 սորտի վեգետացիայի տարբեր ցուցանիշների վրա: Պարզվել է, որ այդ ճառագայթների ցածր 1500—3000 ու խթանում են սերմերի ծլման արագությանը, առաջացնում են բույսերի ավելի հզոր զարգացում համեմատած ոչ ճառագայթահարվածների հետ և արագացնում կոկոնների ծաղկման և պտուղների հասունացման ժամկետը, որը ապահովում է վաղ հասունացում առաջի 5—6 հավաքների ընթացքում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Березина Н. М., Корнева Е. И., Риза-Заде Р. Р. Радиобиология, 2, 4, 1962.
2. Авакян В. А., Гукасян Л. А., Сисакян И. Ш. Изв. АН АрмССР (биол. науки), 18, 5, 1965.
3. Авакян В. А., Гукасян Л. А., Сисакян И. Ш., Авакян С. О. Радиобиология, 7, 1, 1966.
4. Азатян Д. В., Семерджян С. П., Оганесян Д. О., Сисакян А. Г. Изв. с.-х. наук АрмССР, 4, 1969.
5. Семерджян С. П., Авакян Ц. М., Атаян Р. Р. Сб. научн. тр. НИИ земледелия АрмССР, Ереван, 1966.
6. Fendrik J. Stimulation newsletter, 2, 1971.
7. Stam S., Grottoru A. Stimulation newsletter, 1, 1970.
8. Доскалов Хр., Малцева С. Радиобиология, 2, 1974.

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 575.591

Э. С. БОЛЯН, Р. М. АРУТЮНЯН

ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОДХОДОВ ОРГАНИЗАЦИИ
 ГЕНЕТИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА В АРМЕНИИ. V.
 ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛА ЛЕТАЛЬНЫХ ЭКВИВАЛЕНТОВ

В классической работе Мортон, Кроу, Мюллера [1] было показано, что человек несет 3—5 рецессивных летальных генов, способных действовать в гомозиготном состоянии от позднего зародышевого до юношеского возраста. Совокупность этих мутантных генов (распределенных между разными индивидами), в среднем вызывающая одну смерть, составляет летальный эквивалент. Таким образом, один летальный эквивалент соответствует одному мутантному гену с летальным действием, или 2 мутантным генам, каждый из которых, согласно Мортону и соавт. [1], имеет 50-процентную вероятность вызвать смерть. Выраженный вред характеризуется коэффициентом А в свободно скрещивающейся популяции ($F=0$). Коэффициент В выражает генетический вред, который полностью проявится только в гомозиготе ($F=1$). Соотношение этих коэффициентов выражено в уравнении (1) для доли выживающих

$$-\log S = A + BF. \quad (1)$$

В более поздних работах приводились разные числа этих генов, как по причинам генетических различий популяций, так и ввиду различного уровня организации здравоохранения. В нашей стране такого рода исследования проведены в Самаркандском сельском районе, где генетический груз оказался приблизительно равным 2 летальным эквивалентам на гамету, или 4—на зиготу [2].

Задачей настоящей работы являлось определение числа летальных эквивалентов по Армянской ССР на основании данных 122 родственных браков, выявленных по семейным анамнезам армянской популяции в результате анкетирования 40000 матерей новорожденных 1973—1975 гг. При этом учитывалась пренатальная смертность, включающая спонтанные аборт (табл. 1). Показатель спонтанных абортов достоверно отличался от контрольной (неинбредная группа) как в группе двоюродных сибсов ($p<0,01$), так и троюродных сибсов ($p<0,001$) и эндогамной группе ($p<0,001$).

Данные о мертворождениях достоверно отличаются от контрольных в группе двоюродных сибсов ($p<0,01$) и в эндогамной группе ($p<0,05$) и не отличаются от таковых у троюродных сибсов ($p>0,05$).

Таблица 1

Смертность при различных уровнях инбридинга

| Тип брака | Число беременностей | Спонтанные аборты, % | Мертворождаемость, ‰ |
|--|---------------------|----------------------|----------------------|
| Двоюродные сибсы ($F = 0,0625$) | 62 | 16,129 | 8,065 |
| Троюродные сибсы ($F = 0,0156$) | 231 | 20,346 | 1,732 |
| Неустановленное родство ($F = 0,0078$) | 123 | 20,325 | 4,065 |
| Неинбредная группа ($F = 0$) | 3402 | 4,203 | 1,146 |

Таблица 2

Оценка А и В для армянской популяции, по Мортону и соавт. (1956).
Даниэлову (1974)

| | А | В | А+В | В/А | В _{F0} |
|---------------------------------------|-------|-------|-------|--------|-----------------|
| Спонтанные аборты + мертворождаемость | 0,099 | 4,233 | 4,332 | 42,75 | 3,008 |
| Мертворождения | 0,018 | 0,922 | 0,940 | 51,798 | 2,106 |

На основании регрессионного анализа определяли величины А и В. Коэффициент V_{F0} определяли сравнивая группу двоюродных сибсов с контролем. Ввиду еще более низкого уровня инбридинга в армянской популяции [3] и смертности в неинбредной группе по сравнению с теми же показателями, использованными Мортсоном и соавт., здесь А и В также найдены из уравнения (1). Полученные значения А—выраженного мутационного груза и В—скрытого мутационного груза, приведены в табл. 2. Из них следует, что генетический груз в летальных эквивалентах равен 4,332 для пренатального периода на гамету, или 8,664 на зиготу. Установлено, что коэффициент В/А для армянского населения республики равен 42,75, что свидетельствует о высоком уровне обусловленности спонтанных абортов и мертворождаемости генетическими факторами.

Ереванский государственный университет,
проблемная лаборатория цитологии,
Научно-исследовательский институт
акушерства и гинекологии МЗ АрмССР

Поступило 20.VI 1977 г.

Է. Ս. ԵՈԼՅԱՆ, Ռ. Մ. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

ԳԵՆԵՏԻԿԱԿԱՆ ՄՈՆԻՏՈՐԻՆԳԻ ՄԻ ՔԱՆԻ ՀԱՐՑԵՐԻ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ:

V. ԼԵՏԱԿ ԷԿՎԻՎԱԼԵՆՏԵՐԻ ՔԱՆԱԿԱԿԱՆ ՈՐՈՇՈՒՄԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Տարված է համեմատական անալիզ հայ ազգաբնակչության պոպուլյացիայի արյունակից 122 ամուսնության և ստուգիչ խմբի սերունդների միջև:

Պարզված է, որ В/А գործակիցը սեսպուրիկայի հալ ազգաբնակչության համար հավասար է 42,75, որ խոսում է ինքնաբեր վիժումների և մեռելածնվածության հարցում դենետիկական ֆակտորների դերի մասին: Լետալ էկվիվալենտներով արտահայտված դենետիկական բեռը հավասար է՝ 4,332 էկվիվալենտի մեկ զամենայի կամ 8,664՝ մեկ ղրգոտայի համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Morton N. E., Grow J. F., Muller H. J.* Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 42, 855, 1956
2. *Даниэлов М. Б.* Генетика, 10, 11, 157—161, 1974.
3. *Кулешов П. П., Окоев Г. Г., Еолян Э. С.* Биологический журнал Армении, 5, 30, 1977.

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 634.9:581.9(479.25)

Б. С. МАРГАРЯН

ДАННЫЕ О ФИТОМАССЕ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ЛЕСАХ
ДИЛИЖАНСКОГО ГОСЗАПОВЕДНИКА

Определение фитомассы травяного покрова—надземной (без подстилки) и подземной (0—30 см)—проводилось три раза в течение вегетационного периода—весной, летом и осенью на учетных площадках площадью 2 м² (в перерасчете на 1 га, в воздушно-сухом состоянии) в 1966, 1967, 1968 гг.

В последнее время в соответствии с Международной биологической программой (МБП) большое внимание уделяется изучению продуктивности различных типов растительности СССР и выявлению биогеоценотических связей между отдельными его компонентами, в связи с чем составлена программа-минимум по определению биологической продуктивности наземных сообществ*.

В целях унификации основных понятий и единиц измерений при изучении продуктивности растительных сообществ и приведения их в соответствие с принятой системой понятий советскими учеными (В. А. Алексеев, Г. Б. Гортинский, В. Г. Карпов, Н. И. Базилевич, А. Б. Жукосв, С. В. Зочн, А. А. Корчагин, Е. М. Лавренко, Н. Т. Нечаева, В. М. Понятовская, Н. И. Пьявченко, Л. Е. Родин и ряд других) разработана система понятий по общему органическому веществу биогеоценоза (экосистемы) и продуктивности растительного органического вещества. В частности, признано, что термин «продуктивность» (Productivity) должен употребляться лишь в самом общем смысле, для обозначения свойства растительного сообщества продуцировать органическое вещество. При этом также принято, что следует отказаться от использования слова «продуктивность» для обозначения систем величин, характеризующих продукцию растительных сообществ. Взамен для обозначения конкретных числовых показателей должен использоваться термин «продукция веществ растительным сообществом» (Production).

В опубликованном проекте программы-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ (1968) в качестве наиважнейших количественных показателей, характеризующих продуктивность растительных сообществ, предлагается различать: общую первичную продукцию (Побщ); чистую первичную продукцию (прирост) (Пч); продукцию вещества опада (Поп);

* Растительные ресурсы, 3, 4, 1968.

продукцию вещества, использованного гетеротрофными организмами (Пг); продукцию вещества, использованного на дыхание и процессы роста автотрофных организмов (ПД).

Отмечена необходимость четко различать два аспекта изучения продуктивности растительных сообществ: определение фитомассы и общей массы органического вещества; определение первичной продукции растительных сообществ.

Среди различных естественных биогеоценозов страны лесные биогеоценозы отличаются наибольшей сложностью, и изучение их представляет сложную трудоемкую работу, которая проводится на постоянных пробных площадях и сопровождается детальными исследованиями физико-географических и почвенно-грунтовых условий на хорошо оснащенных современной аппаратурой стационарах.

Проведение подобных работ в нашей республике весьма желательно, так как в Армении представлены различные биогеоценозы аридной зоны (природные и культурные), изучение продуктивности которых представляет большой интерес.

В данной работе мы не ставили задачу изучить общую продуктивность лесных биогеоценозов Дилижанского госзаповедника. Изучая структурные особенности травяного покрова некоторых основных типов широколиственных лесов, мы наряду с другими признаками строения травяного покрова изучали и его фитомассу по типам леса.

Учет производили на 8 пробных площадях в 8 типах леса, на которых в различные сезоны вегетационного периода проводились наблюдения и эксперименты. Типы этих лесов следующие (по пробным площадям): 1—бучина папоротниковая; 2—бучина ясенниково-коротконожковая; 3—грабовая дубрава, разнотравно-мятlikово-коротконожковая; 4—грабовая дубрава, разнотравно-коротконожково-ячменная; 5—дубрава злаково-мятlikовая; 6—дубрава шалфейно-разнотравно-мятlikовая; 7—грабовник злаково-разнотравно-фиалково-ясенниковый; 8—грабовник разнотравно-овсянниково-ясенниковый.

Ниже (таблица) приведены средние сводные данные о динамике фитомассы, т. е. продуктивности травяного покрова лесного фитоценоза (по годам) как одной структурной его части.

Данные таблицы показывают, что величины фитомассы травяного покрова в различных типах леса варьируют в определенных пределах как в различные по метеорологическим условиям годы, так и в течение сезона. При этом абсолютная величина фитомассы строго обусловлена типом леса. Наиболее высокие показатели зарегистрированы в 1967 г., когда годовое количество осадков составляло 759,7 мм и по сезонам года они распределялись следующим образом: весной—191,2, летом—287,1, осенью—177,3 мм. Средние показатели фитомассы (надземных и подземных частей) варьировали в пределах 3,5—10,1 т на га (в воздушно-сухом состоянии). Наибольшая масса накопилась в бучинах с покровом из папоротника (ПП 1), 10196,7 кг/га, наименьшая—(ПП 3) 3525,8 кг/га—в грабовой дубраве разнотравно-мятlikово-коротконожкового типа леса.

Таблица
Среднесезонная фитомасса надземной (без подстилки) и подземной (0—30 см)
частей травяного покрова в 8 изученных типах широколиственных лесов,
кг/га воздушно-сухого веса

| Типы лесов — пробные площадки | 1966 | | | 1967 | | | 1968 | | | Средняя за 3 года | | |
|----------------------------------|-----------|-----------|--------|-----------|-----------|---------|-----------|-----------|--------|-------------------|---------------|--------|
| | надземная | подземная | Итого | надземная | подземная | Итого | надземная | подземная | Итого | надземная | подземная | Итого |
| 1 | 695,8 | 5815 | 6510,8 | 929,7 | 9266 | 10196,7 | 834,3 | 7685 | 8519,3 | 819,9 (1) | 7588,8 (9) | 8408,7 |
| 2 | 452,2 | 2798 | 3250,2 | 601,7 | 3541 | 4142,7 | 547,8 | 3476 | 4023,8 | 533,9 (1) | 3271,6 (6) | 3805,5 |
| 3 | 336,6 | 2200 | 2536,3 | 457,8 | 3068 | 3525,8 | 430,5 | 2976 | 3406,5 | 408,2 (1) | 2748 (7) | 3156,2 |
| 4 | 296,7 | 2458 | 2754,7 | 469,1 | 3136 | 3605,1 | 405,3 | 2801 | 3206,3 | 390,3 (1) | 2798,3 (7) | 3188,6 |
| 5 | 403,8 | 3373 | 3776,8 | 527,3 | 4310 | 4837,3 | 518,5 | 3753 | 4271,5 | 483,2 (1) | 3812,3 (8) | 4295,5 |
| 6 | 385,2 | 2823 | 3208,2 | 523,5 | 3645 | 4168,5 | 487,7 | 3443 | 3930,7 | 465,5 (1) | 3303,2 (7) | 3768,7 |
| 7 | 437,6 | 3835 | 4272,6 | 569,3 | 4828 | 5397,3 | 529,5 | 4178 | 4707,5 | 512,1 (1) | 4280,5 (8) | 4792,6 |
| 8 | 377,6 | 2705 | 3082,7 | 566,0 | 3901 | 4467 | 545,8 | 3110 | 3655,8 | 496,5 (1) | 3238,6 (6) | 3735,1 |

Наименьшие величины фитомассы отмечены в 1966 г.—от 2536,3 до 6510,8 кг/га.

В накоплении фитомассы надземных частей растений наблюдается определенная закономерность—кульминация наступает летом, когда многие длительно вегетирующие многолетние поликарпикки вступают в фазу цветения и плодоношения, причем отклонения обусловлены типом леса.

Выявлено также явное преобладание подземной массы, в частности, соотношение надземной и подземной массы по типам, в среднем за 3 года составляет: 1 (1:9); 2 (1:6); 3 (1:7); 4 (1:7); 5 (1:8); 6 (1:7); 7 (1:8); 8 (1:6).

Данные наших исследований могут служить материалом для специального изучения общей продуктивности дилижанских лесных биогеоценозов, важный компонент которых—древостой—является вполне сформированным и находится в возрасте количественной спелости.

Բ. Ս. ՄԱՐԿԱՐՅԱՆ

ՆԱԽՆԱԿԱՆ ՏՎՅԱԼՆԵՐ ԽՈՏԱՅԻՆ ԾԱԾԿՈՑԻ ՖԻՏՈՋԱՆԳՎԱԾԻ
ՄԱՍԻՆ ԴԻԼԻՋԱՆԻ ՊԵՏԱՐԴԵԼԱՆՈՑԻ ԱՆՏԱՌՆԵՐՈՒՄ

Ա մ փ ա փ ու մ

Դիլիջանի պետարդիլանոցի լայնատերև անտառների 8 տիպերում խոտային ծածկույցի ֆիտոզանգվածը՝ վերգետնյա (առանց խաշամի) և ստորգետնյա (0—30 սմ), հաշվարկվել է 1966—1968 թթ. զարնանը, ամռանը և աշնանը օդային շոթության դրուժյամբ:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ անտառի տարբեր տիպերում ֆիտոզանգվածը տատանվում է ինչպես ըստ տարբեր օգերևութաբանական պայմաններ ունեցող տարիների, այնպես էլ ըստ տարվա սեզոնների: Ընդ որում, ֆիտոզանգվածի բացարձակ մեծությունը խստորեն պայմանավորված է անսառի տիպով: Ֆիտոզանգվածի ամենաբարձր քանակը եղել է 1967 թ., երբ տեղումների տարեկան քանակը կազմել է 759,7 մմ: Այդ տարում ֆիտոզանգվածի միջին ընդհանուր (վերգետնյա և ստորգետնյա) քանակը տատանվել է 3,5—10,1 տ/հ: Ամենաշատ ֆիտոզանգվածը գրանցվել է պտերային հաճարկուտում (10196,7 կգ/հ), իսկ ամենաքիչը՝ տարախոտ-զաշտավուկա-կարճոտնուկային բոխուտային կաղնուտում (3525,8 կգ/հ):

Ի հայտ է բերվել նաև ստորգետնյա զանգվածի ակնհայտ գերակշռությունը վերգետնյա զանգվածի նկատմամբ:

РЕФЕРАТ

УДК 581.451:582.751.2:582.135.51

М. А. МАНУЧАРЯН

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PELARGONIUM* L'HERIT В СВЯЗИ С МАСЛИЧНОСТЬЮ

Различные виды *Pelargonium* содержат эфирные масла с разным запахом и составом, однако среди них большой интерес для промышленности представляет лишь розовая герань, масло которой является заменителем дорогостоящего розового масла и находит большой спрос в парфюмерно-косметической, фармацевтической и других отраслях промышленности.

Придавая большое значение анатомической структуре ткани листа герани в связи с масличностью и ее изменениям в процессе онтогенеза, мы в течение ряда лет изучали строение листьев растений высокомасличных форм и диких видов герани.

В опыте находились *Pelargonium roseum* Willd. (розовая герань) *Pelargonium capitatum* Alt., *Pelargonium roseum* L'Herit, высокомасличные гибриды С 18к4 и Р/2 К—37—2.

Определение масличности различных частей растений показало, что эфирное масло синтезируется в основном в листьях. В других частях растений обнаружены лишь следы его.

Поперечный разрез живого листа показал, что верхний эпидермис состоит из плотного слоя клеток разной величины, с нерезко выраженной кутикулой и составляет в среднем 3—4% общей толщины листа. Клетки эпидермиса обычно извилистой неправильной формы. Нижний эпидермис несколько тоньше верхнего. К нему непосредственно примыкает губчатая ткань, соединяющаяся через большое количество устьиц в нижнем эпидермисе с окружающей средой. К верхнему слою эпидермальных клеток плотно примыкают и срастаются своей верхушкой многочисленные богатые хлорофиллом клетки палисадной ткани листа, довольно правильной цилиндрической формы. Они составляют около 40% общей толщины листа.

Губчатая паренхима состоит из клеток неправильной формы, с большими межклетниками. Общая толщина губчатой паренхимы—не менее половины всей толщины листа. В этом слое расположены проводящие сосуды ксилемы и флоемы, одиночные или группами.

В верхнем и нижнем эпидермисе имеется большое количество волосков (трихом) обычно трех типов: железистые, или головчатые, па-

полненные эфирным маслом; простые, прямые или несколько наклоненные, двух или трехклеточные; одноклеточные, наклоненные в сторону, сравнительно короткие. На листьях головки волосков обычно отличаются по размерам, в зависимости от степени зрелости.

У волосков растений герани ножки в основном погружены в эпидермальный слой, а тело выступает над его поверхностью. Клетки, окружающие ножку, иногда отличаются по своим морфологическим особенностям от других клеток эпидермиса. Оболочка железистой головки целлюлозная, очень тонкая и при малейшем воздействии на нее ломается.

В нижнем эпидермальном слое число волосков в 1,5—2,0 раза больше, чем в верхнем. По размерам площади листьев, количеству железистых волосков и маслячости среди различных видов и форм герани наблюдается заметное различие. Причем, если между количеством железистых волосков на определенной площади поверхности листовой пластинки и маслячностью листа существует прямая коррелятивная связь, то между маслячностью и величиной площади листовой пластинки—обратная корреляция. Чем более маслячна форма герани, тем сильнее изрезаны листья, меньше площадь поверхности пластинки листа и сильнее опушены они железистыми волосками.

Данные показали также, что эфирное масло герани накапливается в основном в волосках, расположенных на поверхности листовой пластинки. В ткани листьев, отмечаются следы масла, это говорит о том, что оно синтезируется в клетках ткани листа, а затем транспортируется и накапливается в волосках—трихомах.

Страниц 9. Библиографий 8. Иллюстраций 2. Таблиц 3.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 14.VI 1977 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИ

РЕФЕРАТ

УДК 632.7:633.51:632.934

Г. А. БАБАЯН, С. Б. ОГАНЕСЯН

ЭНТОМОФАГИ ЧЕРВЕЦА КОМСТОКА В АРМЕНИИ И ИСПЫТАНИЕ НЕКОТОРЫХ ИНСЕКТИЦИДОВ ПРОТИВ НИХ

В условиях Армении червец Комстока распространен в городе Ереване и в 14 основных плодородных районах республики, особенно сильно вредит шелковице и катальпе.

Многолетнее применение псевдафикуса в производственных условиях показало, что в разных экологических условиях Армении паразит успешно акклиматизировался, прочно вошел в биоценоз и в настоящее время является главным регулирующим фактором популяции червца Комстока.

Для регулирования численности популяции червца Комстока немаловажное значение имеют выявление, изучение и сохранение местных видов паразитов и хищников.

В условиях Армении на зараженных деревьях шелковицы выявлены жуки из сем. Coccinellidae *Coccinella bipunctata* L., *Exochomus inquadripustulatus* L., *Scymnus bipunctatus* Kug., питающиеся разными стадиями червца Комстока, из которых наиболее активен вид *Scymnus bipunctatus* Kug. Проверка зимующих яиц червца Комстока показала, что в куче овсаков встречаются многочисленные гусеницы бабочек *Hupsorigia costalis* F., лет которых в основном происходит в начале мая. Предполагаем, что гусеницы питаются яйцами червца Комстока.

На зараженных ветках, листьях встречаются многочисленные яйцекладки, личинки *Chrysopa carnea* Steph., которые питаются личинками червца.

Из местных энтомофагов большой интерес представляют хищные мухи из сем. Chamaemyiidae *Leucopis alticeps* Cr., чьи личинки охотно питаются яйцами и подвижными стадиями червца Комстока.

В Армении хищная муха впервые была обнаружена нами в 1964 г., личинки ее питались и окукливались в овсаках кленового мучнистого червца. Деятельность мухи активизируется при развитии третьей генерации червца Комстока, когда начинается яйцекладка вредителя.

Таким образом, выясняется, что с проникновением в нашу республику червца Комстока параллельно формируется его местная энтомофауна, что является закономерным процессом.

Установлено, что в мумиях червца Комстока зараженность сигни-

фюриной доходит до 22, а пахинеуром—11%, однако пока не наблюдается их отрицательного влияния на деятельность псевдафикуса.

Для ликвидации очагов заражения нами разработана система сочетания химического метода с биологическим, учитывающая сохранение полезной деятельности главнейших энтомофагов.

Против указанных энтомофагов нами испытывались рогор, карбофос, фосфел, САН-1, БИ-58, ДНОК, которые при применении против различных стадий червеца дали положительные результаты.

Испытание этих препаратов в концентрации 0,15% против личинок старших возрастов левкописа оказалось губительным. В варианте с САН-1 вылет нормально развитых мух составил всего 2,0, с рогором—7,8, фосфелом—39,5, карбофосом—28,5%.

Установлено, что как 0,15% рогор, так и 0,2% цианокс, не влияют на яйца хризопы. Интересно, что значительная часть личинок, выживших в варианте с 0,15% рогором, продолжала развитие, прошла стадию окукливания (64,3%), в контроле выжило 68,7%.

Воздействие пестицидами на личинки псевдафикуса, находящиеся в мумиях, показало, что все испытанные препараты (1,0% ДНОК, 0,15% БИ-58, карбофос, САН-1) влияют на жизнеспособность паразитов в мумиях. Установлено, что мумия имеет защитные свойства, предотвращающие полное проникновение пестицидов. Высокая выживаемость наблюдается в варианте с карбофосом (51,3%), в контроле она составляет 61,4%. Препарат САН-1 (0,15%) губительно влияет на псевдафикус.

Таким образом, с целью ликвидации очагов заражения червецом Комстока можно использовать 0,15% эмульсию БИ-58, рогор и карбофос, при этом сохраняя значительную часть паразитов и хищников, которые в период вегетации быстро восстанавливают популяцию за счет выживших особей.

Страниц 8. Библиографий 6.

Научно-исследовательский институт
защиты растений АрмССР

Поступило 29.IX 1976 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИ

РЕФЕРАТ

УДК 581.4+576.8.0.93.337

А. Б. АФРИКЯН, М. Б. ОРДЯН

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА В ЛИСТЬЯХ И ПОБЕГАХ ВИНОГРАДНОГО РАСТЕНИЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РЕЖИМА ПИТАНИЯ

Литературные данные о содержании цинка в органах виноградно-го растения недостаточны и противоречивы.

В условиях Армении этот вопрос остается открытым. Наши дан-ные впервые характеризуют содержание цинка в органах виноградного растения в динамике, а также зависимость поступления его от удобре-ний.

Обобщая результаты многолетних опытов, можно отметить, что общая тенденция влияния удобрений на содержание цинка, в листьях снижающаяся, а в побегах, наоборот, повышающаяся, особенно четко прослеживается в нижнем ярусе на протяжении всей вегетации. Усво-яемость цинка при разных комбинациях минеральных элементов зави-сит в определенной степени от фазы развития растений. Например, когда в период цветения в листьях всех ярусов контрольных растений потребность в цинке снижается (наблюдается четкий минимум), при внесении удобрений, наоборот, повышается, особенно при сочетании РК и НК.

В конце вегетации стимулирующее влияние удобрений на накоп-ление в листьях цинка более заметно, чем в какой-либо другой период. Хотя количество его в листьях намного больше, чем в побегах, но эф-фект удобрения сказывается на побеге. Листья обедняются, а побеги обогащаются цинком, происходит как бы перераспределение его меж-ду листом и побегом, с одной стороны, а также между нижним и верх-ним ярусами, с другой.

В листьях в период интенсивного роста ягод в варианте с NP кон-центрация цинка сильно повышается лишь в плодовом ярусе, тогда как в других ярусах наблюдается недостаток его. В побегах наиболее силь-ное отклонение от контроля замечается в варианте с РК во всех яру-сах на протяжении почти всей вегетации.

Верхний ярус побега характеризуется высоким содержанием цинка и наиболее четко реагирует на удобрения. В дополнение к имеющим-ся литературным данным о возможности использования верхнего яру-са листьев как диагностирующих можно предложить в качестве тако-

ного и верхний ярус побега в течение всей вегетации, а также листья всех ярусов, но только в период до цветения.

Страниц 11. Таблиц 5. Библиографий 11.

Институт виноградарства, виноделия
и плодоводства МСХ АрмССР,

Поступило 12.XI 1976 г.

Ереванский государственный медицинский институт

Полный текст статьи депонирован в ВИННИГИ

РЕФЕРАТ

УДК 633.576.366

В. Б. ТАТЕВОСЯН

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МИКРОСПОР И МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ДИМЕТИЛСУЛЬФАТОМ НА СЕМЕНА КАЛЕНДУЛЫ

В настоящее время изучению процессов микроспорогенеза и гаметогенеза у покрытосеменных уделяется большое внимание. Выявлено, что нормальное течение этих процессов может быть нарушено под влиянием неблагоприятных условий.

Нами изучались микроспорогенез и микрогаметогенез, а также фертильность пыльцы у выделенных мутантов и контрольных растений календулы.

У контрольных растений календулы микроспорогенез и микрогаметогенез протекает без видимых отклонений. В этом отношении полученные данные совпадают с литературными. Пыльцевые зерна у них шаровидно-трехборозднопоровые. Развитие мужского гаметофита происходит без нарушений. Мужской гаметофит трехклеточный. Спермии на более ранних стадиях имеют округлую форму, на поздней—они более вытянутые.

Среди исследованных мутантов (у растений с измененной окраской язычковых цветков и пролификацией) в археспориальных клетках замечается более сильная вакуолизация, чем в контроле. Заметные изменения, возникшие под действием ДМС, начинают выявляться с профазы первого деления мейоза. У махровых растений и у растений с хлорофильной мутацией первое деление протекает со значительными нарушениями.

При сравнении мета- (М) и анафазы первого и второго делений оказалось, что при первом делении у махровых растений процент нарушений высокий. Аналогичные данные получены и у растений с хлорофильной мутацией листьев. В случае с пролифицированными растениями (во вторичных соцветиях) процент нарушений при втором делении выше, чем при первом. У мутантов с измененной окраской язычковых цветков первое деление протекает без видимых отклонений, как в контроле. Нарушения отмечены при втором делении. В результате отклонений наряду с нормальными тетрадами и с четырьмя ядрами, имеющими гаплоидный набор хромосом, формируются пентады, гексады и полиады. У исследуемых мутантных растений (у пролифицированных во вторичных соцветиях и у хлорофильных) встречаются отстающие хромосомы, двойные и одиночные мосты.

При исследовании фертильности пыльцы у мутантных растений календулы было замечено, что ДМС влияет на фертильность. Наименьшей фертильностью обладают пыльцевые зерна у растений с хлорофильной мутацией и вторичных соцветий пролифицированных растений. Гаметогенез протекает с незначительными отклонениями.

Таким образом, диметилсульфат действует на процессы микроспорогенеза и микрогаметогенеза незначительно. Мейоз протекает с некоторыми отклонениями. Вследствие некоторых нарушений в синхронности деления, как показали наши данные, появляется заметный процент стерильной пыльцы.

Страниц 10. Таблиц 2. Иллюстраций 3. Библиографий 8.

Ереванский государственный университет,
проблемная лаборатория цитологии

Поступило 6.V 1977 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИ

Բ Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

| | |
|--|----|
| Պազարյան Վ. Հ., Դանիելյան Տ. Ս. Արմատների նյութափոխանակության վրա տերե- ների հասակի ազդեցության մասին | 3 |
| Բաթիկյան Հ. Գ., Սիմոնյան Ե. Հ., Բալասանյան Դ. Ս. Կինետիկի հակամիտոտիկ ազ- դեցությունը սուխի միտոտիկ բջիջների վրա | 11 |
| Մելիճոնյան Դ. Ս., Մելիճոնյան Ա. Ա., Աղամյան Ս. Գ. Կենսաբանական սխտեմների հա- ճախականության բնութագրերի պարզախիմացիայի ալգորիթմ | 13 |
| Ռոտոնովյան Դ. Կ. Ներվային կենտրոններում նեյրոնների կազմավորման սկզբունքների ուսումնասիրությունը մեքենայական մոդելավորման մեթոդով | 27 |
| Պազարյան Լ. Ս., Տոնոյան Դ. Ա. Մանրէների պոպուլյացիայի բջիջների պարամետրերի հայտնաբերման հիմունքներ | 36 |
| Մելիքյան Ա. Պ., Դիլբարյան Բ. Ի. Elatinaceae ընտանիքի ներկայացուցիչների համե- մատական-անատոմիական և պալինոլոգիական ուսումնասիրությունը | 44 |
| Նազարյան Կ. Բ. GP-350 նեյրոսպեցիֆիկ սպիտակուցի ֆիզիկա-քիմիական հատկու- թյունները | 50 |
| Հակոբյան Թ. Ն., Հովհաննիսյան Ա. Ի., Հարությունյան Ա. Ա., Արզումանյան Ա. Մ., Գալոյան Ա. Ա. էնդոպեպտիդազների ակտիվության որոշման զգայուն մեթոդ օ-ֆտալիդիլազեհիդրի կիրառմամբ | 57 |
| Սաֆրազրեկյան Ռ. Ռ., Պարթև Դ. Զ. Կենտրոնական ներվային համակարգում իմպուլս- ների զուտարման որոշման մեթոդի շարժը | 62 |
| Ազատյան Ռ. Ա., Զաֆարյան Մ. Ս., Միրզոյան Գ. Ի., Ակիֆև Ա. Պ. Ժառագայթահար- ման ցիտոգենետիկական ազդեցության ձևափոխումը կոֆեինով <i>Crepis capillaris</i> L. բջիջներում S-շրջանում | 67 |
| Արաբադյան Ա. Գ. Կենդանի բնության մեջ աջի-ձախի երկրաչափական մեկնաբանու- թյունը | 72 |
| Օզանեզովա Գ. Գ. Կոթունի կառուցվածքի ուսումնասիրության մեթոդը <i>Berberidaceae</i> ընտանիքի ներկայացուցիչների օրինակի վրա | 77 |
| Մալցևա Ս. ՇՕ60 գամա-ճառագայթների ցածր դոզաների ազդեցությունը բազիլիանի վաղ հասունացման վրա | 84 |

Համառոտ գիտական հաղորդումներ

| | |
|---|----|
| Յոլյան Է. Ս., Հարությունյան Ռ. Մ. Գենետիկական մոնիտորինգի մի քանի հարցերի ուսումնասիրությունը Հայաստանում: V. Լետալ էկզիվալենտների քանակական որոշումը | 89 |
| Մարգարյան Բ. Ս. Նախնական տվյալներ խոտային ծածկուցի ֆիտոզանգվածի մասին Դիրիչանի պետարգելանոցի անտառներում | 92 |

Ռեֆերատներ

| | |
|--|-----|
| Մանուչարյան Մ. Ա. Պելարգոնիում տեսակի մի քանի ներկայացուցիչների տերևների անատոմիական կառուցվածքի առանձնահատկությունների մասին կապված նրանց յուզայնության հետ | 96 |
| Բարյան Հ. Հ., Հովհաննիսյան Ս. Բ. Կոմստոկի որդանի էնտոմոֆագները Հայաստա- նում և որոշ ինսեկտիցիդների փորձարկումը նրանց դեմ | 98 |
| Աֆրիկյան Ա. Բ., Օրդյան Մ. Բ. Խաղողի տերևի և շիվի մեջ ցինկի քանակի փոփոխու- թյունը կախված սնուցման ռեժիմից | 100 |
| Թաղևալյան Վ. Բ. ԴՄՍ-ի ազդեցությունը նարգիզի միկրոսպորների և արական գամե- տոֆիտի զարգացման առանձնահատկությունների վրա | 102 |

СО Д Е Р Ж А Н И Е

| | |
|--|----|
| <i>Казарян В. О., Даниелян Т. С.</i> О влиянии возраста листьев на метаболизм корней | 31 |
| <i>Битилян Г. Г., Симонян Е. Г., Баласанян Д. С.</i> Антимитотическое действие кинетина на клетки меристемы лука (<i>Allium scera</i> L.) | 11 |
| <i>Мелконян Д. С., Мелконян А. А., Адамян С. Г.</i> Алгоритм аппроксимации частотных характеристик биосистем | 18 |
| <i>Гостомян Д. К.</i> Исследование принципов организации нейронов в нервном центре методом машинного моделирования | 27 |
| <i>Казарян Л. С., Тоноян Г. А.</i> Основы выявления параметров жизнедеятельности клеток микробной популяции | 36 |
| <i>Меликян А. П., Дильбарян Б. И.</i> Сравнительно-анатомическое и палинологическое изучение представителей семейства <i>Elatinaceae</i> | 44 |
| <i>Назарян К. Б.</i> Физико-химические свойства нейроспецифического белка GP-350 | 50 |
| <i>Акопян Т. Н., Оганесян А. И., Арутюнян А. А., Арзуманян А. М., Галоян А. А.</i> Чувствительный метод измерения активности эндопептидаз с помощью о-фталальдегида | 57 |
| <i>Сифразбекян Р. Р., Паргев Д. Э.</i> К методике определения суммации импульсов в центральной нервной системе | 62 |
| <i>Азатян Р. А., Закарян М. С., Мирзоян Г. И., Акифьев А. П.</i> Пострадиационная модификация цитогенетического эффекта облучения кофеином в S-фазе в клетках <i>Sterpis capillaris</i> L. | 67 |
| <i>Араратян А. Г.</i> Геометрическое толкование правизны-левизны в живой природе | 72 |
| <i>Оганезова Г. Г.</i> К методике изучения строения черешка на примере представителей семейства барбарисовых | 77 |
| <i>Милцеева С.</i> Влияние низких доз гамма-лучей Co^{60} на раннеспелость баклажана | 84 |

Краткие научные сообщения

| | |
|--|----|
| <i>Еволян Э. С., Арутюнян Р. М.</i> Изучение некоторых подходов организации генетического мониторинга в Армении. V. Определение числа летальных эквивалентов | 89 |
| <i>Мирсарян В. С.</i> Данные о фитмассе травяного покрова в лесах Дилижанского госзаповедника | 92 |

Рефераты

| | |
|--|-----|
| <i>Манучарян М. А.</i> Об особенностях анатомического строения листьев некоторых представителей рода <i>Pelargonium</i> L'Herit в связи с маслячностью | 96 |
| <i>Бабаян Г. А., Оганесян С. Б.</i> Энтомофаги червеца Комстока в Армении и испытание некоторых инсектицидов против них | 98 |
| <i>Африкян А. Б., Ордян М. Б.</i> Изменение содержания цинка в листьях и побегах внешнеградного растения в зависимости от режима питания | 100 |
| <i>Татевосян В. Б.</i> Особенности развития микроспор и мужского гаметофита при воздействии диметилсульфатом на семена календулы | 102 |

CONTENTS

| | |
|---|----|
| <i>Kazarjan V. H., Danilejan T. S.</i> On the influence of leaf age on the root metabolism | 3 |
| <i>Batikian H. G., Simonian E. H., Balasarian D. S.</i> Antimitotic effect of high concentrations of kinetine on meristematic cells of onion | 11 |
| <i>Melkonian D. S., Melkonian A. A., Adamian S. G.</i> The algorithim of approximation of biosystem frequency characteristics | 18 |
| <i>Rostomian D. K.</i> Investigation of principles of neuron organization in neuronal centre by machine simulation} | 27 |
| <i>Kazarjan L. S., Tonoian G. A.</i> The bases of evaluation of vital activity parameters for the growth of cells in microbial population | 36 |
| <i>Melkian A. P., Dildarian B. I.</i> Comparative-anatomical and palinological study of representatives of Elatinaceae family | 44 |
| <i>Nazarian K. B.</i> Physico-chemical and immunological characteristics of GP-350 neurospecific protein | 50 |
| <i>Akopyan T. N., Hovhanisyan A. I., Arutunian A. A., Arzumnnian A. M., Galoyan A. A.</i> Sensitive method for the endopeptidase assay using o-phthaldialdehyde | 57 |
| <i>Safrazbekian R. R., Partev D. Z.</i> To the method of evaluation of impulse summation in the central nervous system | 62 |
| <i>Azatian R. A., Zakarian M. S., Mirzoyan G. I., Akifiev A. P.</i> Postradiation modification of cytogenetic effect of coffeine radiation on S-phase in <i>Crepis capillaris</i> Z cells | 67 |
| <i>Araratian A. G.</i> Geometrical interpretation of right and left rotation in animate nature | 72 |
| <i>Oganezova G. G.</i> To the method of studying the petiole structure on the representatives of Berberidaceae family | 77 |
| <i>Maltseva S.</i> Influence of γ -rays Co^{60} low doses on early maturity of egg-plant | 84 |

Short scientific reports

| | |
|---|----|
| <i>Eolian E. S., Arutunian R. M.</i> Study of organization of genetic monitoring in Armenia. V. Determination of the number of lethal equivalents | 89 |
| <i>Margaritan B. S.</i> Preliminary data on grass cover phytomass in forests of 'Dilijan state nature reservation' | 92 |

E s s a y s

| | |
|---|-----|
| <i>Manucharian M. A.</i> The anatomical structure of the leaves of a few representatives of <i>Pelargonium</i> genus as to their oil-content | 96 |
| <i>Babayan H. H., Hovhunnisstan S. B.</i> Entomophags of Comstock Mealy Bug in Armenia and the use of some pesticides against them | 98 |
| <i>Afrikan A. B., Ordian M. B.</i> The change of zinc content in grape leaf and twist due to dietary regime | 100 |
| <i>Tatevosian V. B.</i> Peculiarities of the development of microspores and male gametophyte under the influence of dymetilsulphate on <i>Calendula</i> seeds | 102 |