

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
ՀԱՆԴԵՍ

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
АРМЕНИИ

Издаётся с 1946 года
Айастані кенсабанакан андес,
выходит 12 раз в год
на армянском и русском языках

Խմբագրական կոլեգիա՝ Ս. Մ. Ավագյան, Վ. Ե. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (գլխավոր խմբագիր), Հ. Գ. Բակլավադյան, Հ. Գ. Բատիկյան, Ա. Շ. Գալստյան (գլխ. խմբագրի տեղակալ), Ժ. Ի. Հակոբյան, Վ. Հ. Ղաղարյան, Կ. Ս. Մարջանյան (պատ. քարտուղար), Ս. Հ. Մովսիսյան:

Խմբագրական խորհուրդ՝ Ն. Ն. Աղաճումյան, Վ. Շ. Աղաբաբյան, Հ. Ս. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (խորհրդի նախագահ), Գ. Ն. Բաբայան, Ս. Ա. Բակոնյ, Ա. Լ. Թախտաշյան, Պ. Ա. Խուրշուդյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Ե. Հ. Հասրաթյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, Լ. Լ. Հովսեփյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մաթևոսյան, Մ. Խ. Չալախյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Ս. Կ. Տեր-Մինասյան:

Редакционная коллегия: Ц. М. Авакян, В. Е. Аветисян, Ж. И. Акопян, Э. К. Африкян (главный редактор), О. Г. Баклаваджян, Г. Г. Батикян, А. Ш. Галстян (зам главного редактора), В. О. Казарян, К. С. Марджанян (ответ. секретарь), С. О. Мовсисян.

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

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԳԼԽԱՎՈՐ ԿՈՄԻՏԵ, ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՏՐԱԼՆԱԿԱՆ ՀԱՆՐԱՆ,

Издательство АН Армянской ССР, Биологический журнал Армении 1980

Բ Ո Վ Ա Ն Կ Ի Ո Ւ Թ Յ ՈՒՆ

Փորձառական

- Բատիկյան Հ. Գ., Հառուքյունյան Ռ. Մ. Հայկական ՄՍՀ-ում մարդու գենետիկայի ուսում-
նասիրության ուղղությամբ ցուցաբերված մի շարք մոտեցումներ 1023
- Բաղդասարյան Ս. Ն., Ավագյան Զ. Գ., Աֆրիկյան Է. Գ. *Bacillus popilliae* բակտերիա-
ների ածխածնային սննդաուսությունը 1032
- Դավթյան Գ. Ս., Բաբախանյան Մ. Ա., Դասպարյան Օ. Բ. Հովիկի բույսի արդյունավե-
տությունը և սննդանյութերի արտաժողովրդական շահութակային պայման-
ներում 1039
- Տետերեկովա-Բաբայան Գ. Ն. Lamiaceae ընտանիքի դեղաբույսերի տերևներին պարա-
զիտող *Septoria* ցեղի տեսակները Սովետական Միությունում 1045
- Կուրապետյան Ս. Կ. Գյուղատնտեսական կենդանիների ֆիզիոլոգիայի զարգացման փուլերը
Հայաստանում 1051
- Մարգարյան Ս. Խ. Հայաստանում, բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում, որոշ
թանկարժեք բույսերի անցման արդյունքները 1067
- Սարգսյան Ս. Կ., Բոգդանով Օ. Վ., Գևորգյան Է. Գ. Սաղմնային շրջանում թռչունների
կնձի ներդրության ապարատի ֆունկցիոնալ հաստատված պրոցեսում կենտրոնա-
ծիք շարժողական իմպուլսացիայի դերը 1073
- Չախաբյան Ռ. Ա. Ռեկոմբինանտային ԴՆԹ-ի մոլեկուլար կոնսերվացիոն և էքսպրեսիոն
Աղաբաղյան Ա. Ս. Պրոպագանդային ԴՆԹ-ների անջատման և բաժանման ժամանակակից
մեթոդները 1094
- Պալստյան Ա. Շ., Սիմոնյան Բ. Ն. էրոզացված հողերի ֆերմենտային ակտիվության
ուսումնասիրությունը 1105
- Փակունց Ս. Ա., Ղազարյան Բ. Վ., Տիրայան Ա. Ս. Ընդերային որոշ օրգանների հարթ
մկանների ինքնաբերական ակտիվության համեմատական գնահատման մասին 1112
- Ղարիբյան Ա. Ա., Գևորգյան Կ. Ն., Սարգսյան Ժ. Ս., Մաղաքովա Ի. Ռ., Ղազարյան Լ. Ս.
Հարմարվողական վարքագծում ստրիկոպալիզումի մասնակցության մասին 1113
- Ներկարարյան Ա. Վ., Փառոսյան Գ. Հ. Իհիբիտորների ազդեցությունը լյարդի լակուատ-
դեհիդրոգենազի իզոֆերմենտային կազմի վրա՝ ուռուցյալ սցաման ընթացքում 1125
- Աղաջանյան Ա. Մ. Ինքնահամատեղելիության ժառանգումը *Lycopersicon hirsutum*-ի
հերտեսակային հիբրիդների մոտ 1130

Ռեֆերատներ

- Գևորգյան Կ. Ն. Պոչավոր կորիզի նախնական վնասման ազդեցությունը կենդանիների
մոտ կողմերի ընտրության պայմաններում պայմանական ռեֆլեկտոր վարքագծի
կազմավորման վրա 1133
- Կաղիլով Վ. Խ. Կիսանյութազանցող նոր տիպի խոյների ամորժիների հետազոտման զարգաց-
ման հյուսվածքաբանական բնութագիրը 1139
- Տետերեկյան Հ. Ն. Պալեոբակտիկ մոզերի կրճի մորֆոլոգիան 1141
- Դերգուրյան Գ. Ս. Տոմատի տարբեր սորտերի պտուղների և սերմերի ամինաթթվային
կազմի մասին 1143
- «Հայաստանի կենսաբանական հանդես», 1980 1017

СОДЕРЖАНИЕ

Экспериментальные

Батикян Г. Г., Арутюнян Р. М. Некоторые подходы к исследованиям по генетике человека в Армянской ССР	1023
Багдасарян С. Н., Авакян З. Г., Африкян Э. К. Углеродное питание бактерий <i>Bacillus popilliae</i>	1032
Давтян Г. С., Бабаханян М. А., Гаспарян О. Б. Продуктивность помидора и вынос питательных веществ в условиях открытой гидропоники	1039
Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Вилы <i>Septoria</i> , паразитирующие на лекарственных растениях из сем. <i>Lamiaceae</i> , распространенные в СССР	1045
Карпетян С. К. Этапы развития физиологии сельскохозяйственных животных в Армении	1054
Майрапетян С. Х. Выращивание некоторых дорогостоящих растений в Армении в условиях открытой гидропоники	1067
Карпетян С. К., Богданов О. В., Геворкян Э. Г. О роли двигательной афферентной импульсации в функциональном созревании нейронного аппарата ЦНС птиц в период эмбрионального развития	1073
Захарян Р. А. Молекулярное клонирование и экспрессия рекомбинантных ДНК	1082
Агабалян А. С. Современные методы выделения, очистки и фракционирования плазмидных ДНК	1094
Галстян А. Ш., Симонян Б. Н. Изучение ферментативной активности эродированных почв	1105
Бакунц С. А., Казарян К. В., Тирицян А. С. К сравнительной оценке спонтанной активности гладкой мускулатуры некоторых висцеральных органов	1112
Гарибян А. А., Геворкян К. Н., Саркисян Ж. С., Мадатова И. Р., Гамбарян Л. С. Об участии стрипаллидарной системы в адаптивном поведении	1118
Неркарирян А. В., Паносян Г. А. Действие ингибиторов на изоферментный спектр лактатдегидрогеназы печени при опухолеобразовании	1126
Агаджанян А. М. Наследование самосовместимости у внутривидовых гибридов <i>Lycopersicon hirsutum</i>	1130

Рефераты

Геворкян К. Н. Влияние повреждения хвостатых ядер на формирование условно-рефлекторного поведения животных	1133
Кадилэв В. Е. Гистологическая характеристика постнатального развития семенников у полусинкорупных баранов нового типа	1139
Тертерян А. Е. Морфология груди палеарктических родов слепней (<i>Diptera</i> , <i>Tabanidae</i>)	1141
Григорян Г. А. Об аминокислотном составе плодов и семян различных сортов томата	1143
«Биологический журнал Армения», 1980	1018

ACADEMY OF SCIENCES OF THE ARMENIAN SSR BIOLOGICAL JOURNAL OF ARMENIA

Founded in 1946

12 issues per year

Vol. XXXIII, № 10

YEREVAN

October, 1980

CONTENTS

Experimental

<i>Batikyan G. G., Arutyunian R. M.</i> Some approaches to the human genetics investigations in the Armenian SSR	1023
<i>Bagdasarian S. N., Avakian Z. G., Afrikian E. G.</i> Carbon nutrition of <i>Bacillus popilliae</i>	1032
<i>Davtyan G. S., Babakhanyan M. A., Gasparyan O. B.</i> Productivity and removal of nurlent elements of tomato plants under open-air hydroponics . . .	1039
<i>Teterevnikova—Babayan D. N.</i> <i>Septoria</i> species parasiting on drug plants of <i>Lamiaceae</i> family and distributed in the USSR	1045
<i>Karapetian S. K.</i> Development of the phystology of agricultural animals in Armenia	1054
<i>Mairapetyan S. Kh.</i> On the growth of scarce plants under open-air hydroponics in Armenia	1067
<i>Karapetian S. K., Bogdanov E. V., Ghevorgghian E. G.</i> The role of motor afferent impulsation in functional maturation of CNS neuronal apparatus of birds during embryonic development	1073
<i>Zakharyan R. A.</i> The molecular cloning and expression of recombinant DNA .	1082
<i>Agabalian A. S.</i> Contemporaty methods of isolation, purification and fractionating of plasmid DNA	1094
<i>Galstian A. Sh., Simonian B. N.</i> Study of enzymatic activity of eroded soils	1105
<i>Bakuntz S. A., Kasarian K. W., Tirayan A. S.</i> On the comparative estimation of smooth muscle spontaneous activity of some visceral organs	1112
<i>Garibian A. A., Gevorkian K. N., Sarkisian J. S., Madatova I. R., Gambarian L. S.</i> The role of striopallidar system in adaptive behaviour	1118
<i>Nerkararian A. V., Panosian G. H.</i> The effect of inhibitors on liver lactatedehydrogenase isoenzyme pattern under carcinogenesis	1126
<i>Agadjanian A. M.</i> The inheritance of self-compatibility in intraspecific hybrids <i>Lycopersicon hirsutum</i>	1130

Referats

<i>Gevorkian K. N.</i> Caudate nuclei destruction influence on conditional behaviour formation of animals	1138
<i>Kadilov V. E.</i> Hystological characteristics of postnatal development of testicles of new type fine-fleeced sheeps	1139
<i>Terterian A. E.</i> The morphology of thorax palaearctic horse-fly genus (<i>Diptera, Tabanidae</i>)	1141
<i>Grigorian G. A.</i> On amino-acid composition of fruits and seeds of different tomato sorts	1143

ЗА УСПЕХИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Трудящиеся нашей республики отмечают историческую дату возрождения армянского народа—60-летие установления Советской власти в Армении и образования Коммунистической партии Армении.

Установление Советской власти в Армении явилось великим историческим событием, определившим бурное развитие духовной и трудовой жизни армянского народа. В единой многонациональной социалистической семье народов нашей страны истинного расцвета достигла культура и наука нашей республики.

Истекшие 60 лет явились периодом становления и развития в Армянской ССР также биологических наук, во многом определивших успехи народного хозяйства республики.

После установления Советской власти в разоренной Армении, народ которой был доведен до грани физического уничтожения, начали создаваться первые очаги развития биологических наук.

Уже в первые годы установления Советской власти были осуществлены широкие санитарно-эпидемиологические мероприятия, обеспечившие организацию эффективной системы борьбы с инфекционными заболеваниями, особенно против малярии. В республике были созданы медицинские научные учреждения, налажено производство вакцин и сывороток, организована подготовка кадров. В настоящее время в Армении имеется ряд крупных научных учреждений и большой отряд высококвалифицированных специалистов, успешно разрабатывающих актуальные проблемы современной медицины.

Больших успехов достигла сельскохозяйственная наука. Усилиями ученых республики выполнен большой комплекс исследований по изучению почвенного фонда и разработке рациональной агротехники возделывания сельскохозяйственных культур, освоения солончаков, борьбы с эрозией почв. Большая работа выполнена в области изучения генофонда растений и селекции новых высокоурожайных культур. Так, в Армении выявлено 350 новых для СССР и более 100 новых для науки видов растений. Изучены закономерности развития главнейших вредителей сельскохозяйственных культур и разработаны эффективные методы борьбы с ними. Разработаны научные основы лесоводства в Армении и проведена большая работа в области интродукции новых перспективных видов. Установлен ряд новых закономерностей индивидуального развития высших растений, в частности природы их старения.

Значительны достижения ученых республики в создании прочной кормовой базы для развития животноводства. Изучены породные ресурсы и пути их целенаправленного улучшения. Созданы кавказская

бурая порода крупного рогатого скота, порода высокопродуктивных массовых полутонкорунных овец, среванская порода кур высокой жизнеспособности и продуктивности. Большая работа выполнена по изучению инфекционных болезней сельскохозяйственных животных и разработке мер борьбы с ними. Разработаны принципы классификации иммунологического состояния животных при гельминтозах. Установлены практически важные закономерности влияния антибиотиков на иммунитет, процессов регенерации органов и тканей животных.

Большой вклад ученые внесли в создание и развитие в Армении виноделия, сыроделия, микробиологической и других отраслей биологических производств.

Ученые республики обогатили науку фундаментальными трудами во многих областях биохимии, физиологии человека, животных и растений, зоологии, ботаники, агрохимии, микробиологии, генетики, биофизики и молекулярной биологии.

«Партия ждет от ученых,—указывает Л. И. Брежнев,—все более глубокого и смелого исследования новых процессов и явлений, активного вклада в дело научно-технического прогресса, вдумчивого анализа возникающих проблем, ответственных рекомендаций о наилучших способах их решения в интересах укрепления мощи страны, улучшения жизни народа, в интересах построения коммунизма».

Могучий коллектив научных работников Армении должен успешно решить большие и ответственные задачи развития науки и народного хозяйства.

НЕКОТОРЫЕ ПОДХОДЫ К ИССЛЕДОВАНИЯМ ПО ГЕНЕТИКЕ ЧЕЛОВЕКА В АРМЯНСКОЙ ССР

Г. Г. БАТИКЯН, Р. М. АРУТЮНЯН

В настоящей статье анализируются данные о подходах к выявлению роли генетических факторов в исходах беременности. При этом подчеркивается перспективность исследований в этой области для Армянской ССР, с учетом накопленного опыта.

Ключевые слова: популяции человека, аномальные беременности, генетический груз.

Развитие исследований по генетике человека в Армянской ССР имеет сравнительно недолгую историю. С конца 60-х годов в Ереванском государственном университете на кафедре генетики и цитологии и в проблемной лаборатории цитологии начались работы по оценке полового хроматина и аберрации хромосом на специальных контингентах. Имеющееся разнообразие направлений сформировалось за минувшее десятилетие при активном содействии Института медицинской генетики АМН СССР.

В настоящее время стоит вопрос о координации усилий в этом направлении, особенно при исследовании характеристик популяций человека в Армянской ССР в условиях социальных преобразований, для их разностороннего мониторинга, с привлечением ряда методов генетики человека, в том числе популяционно-статистического и моделирования. Следует отметить привлекательность проводимых исследований, касающихся, в частности, уровней цитогенетических повреждений в соматических клетках работников ряда химических производств, так как они отражают заинтересованность в оценке вредных факторов окружающей среды на наследственный аппарат, методика которых хорошо разработана.

Гораздо сложнее обстоит дело с определением влияния повышенной интенсивности мутагенеза в зародышевых клетках. Однако и здесь возможны косвенные методы оценки. Согласно Н. П. Бочкову, «...попытки учета частоты спонтанных аборт, детей с врожденными пороками развития у профессиональных рабочих привели к предварительным выводам о возможности химического мутагенеза в зародышевых клетках человека». Подобные работы, по выявлению роли генетических факторов в исходах беременности для всей территории Армянской ССР, проводятся в Институте акушерства и гинекологии МЗ АрмССР, для производственных же популяций—в ЕГУ, с применением разработок Института медицинской генетики АМН СССР.

В республике широко изучаются также медико-социальные характеристики популяций, необходимые для подобных работ [1].

Остановимся на одном из конкретных аспектов исследований—роли генетических факторов в исходах беременностей. Какова на сегодня их разрешающая способность? Какие методы моделирования могут быть использованы для их анализа? При этом мы не будем затрагивать общие вопросы мониторинга и оценок популяций Армянской ССР [2, 3], а также уже имеющиеся результаты их мониторинга [9].

Роль генетических факторов в определении исходов беременностей. Прежде всего необходимо определить долю генетических факторов в аномальных исходах беременностей. При этом возможно моделирование исходов беременностей с использованием данных о динамике элиминации хромосомных aberrаций.

Весьма продуктивным может оказаться моделирование связи процессов выживания плода с частотой врожденных дефектов [35]. При этом авторы приняли следующие обозначения: x —число распознанных беременностей; A —всякая аномалия или группа аномалий; p —вероятность возникновения A при зачатии или во время беременности. Тогда x_p —ожидаемое число зародышей с A , r_a —вероятность, что зародыш спонтанно abortируется, r_n —вероятность, что зародыш без A abortируется спонтанно.

Авторы выводят ожидаемое число дефектов при рождении для A :

$$F = [x_p(1 - r_a)]/[x_p(1 - r_a) + x(1 - p)(1 - r_n)].$$

На основании этого они выводят следующие закономерности: уровень дефектов при рождении (F) повышается с повышением уровня аномалий при зачатии (p); уровень дефектов при рождении (F) повышается со снижением уровня спонтанных abortов среди аномальных зародышей (r_a); уровень дефектов при рождении (F) повышается с повышением уровня спонтанных abortов среди нормальных плодов (r_n).

Когда фактор влияет более чем на один процесс (p , r_a , r_n), его влияние на уровень дефектов при рождении зависит от относительной силы процессов.

Таким образом, вопрос заключается в определении того, насколько факторы загрязнения окружающей среды влияют на p , при помощи данных по r_a и r_n —уровню и соотношению спонтанных abortов с аномалиями и без аномалий; по F , т. е. по уровню дефектов при рождении. При этом факторы берутся отдельно и во взаимосвязи.

Подробная оценка уровней летальных мутаций у человека приведена в работах Бочкова [4] и Кулешова [11]. Выявлено, что уровень летальности варьирует при этом от 58% на первых этапах развития плода до величин порядка 1% у мертворожденных и при постнатальной смертности [10]. Показано, что популяционная частота хромосомных леталей равна 549 на 1000 зачатий. «В первые 2 недели беременности элиминируется 95,1%, снижаясь до 4,3% в период 2—12 недель; 0,5%—в период 12—28 недель и 0,1%—перинатальном периоде» [10].

Таким образом, мы наблюдаем элиминацию аномальных карiotипов в ходе индивидуального развития человека.

Происходящую элиминацию можно наблюдать и для дефектов развития, которые встречаются в 3 раза чаще среди медицинских абортусов, чем при всех видах родов, и в 2 раза чаще среди спонтанных абортусов, чем среди мертворождений [22]. Показано, что уровень хромосомных aberrаций при врожденных пороках развития (ВПР) составляет 10—15% [5]. Это в 5—6 раз чаще, чем у недоношенных, в 15—25 раз выше, чем у доношенных, и в 1,5—2,5 раза выше, чем у перинатально умерших. Таким образом, наряду со спонтанными абортами, эта группа несет основной цитогенетический груз.

Являются ли системы «филтрации» аномальных генотипов достаточно лабильными, чтобы избавлять в популяционном плане от генетического груза, приносимого мутагенами окружающей среды. Каков при этом коэффициент их полезного действия? Очевидно, для этого необходимо сравнить уровни элиминации аномалий при спонтанных абортах и перинатальной смерти в «группах риска» и контрольных группах.

Влияние внутренних факторов организма на уровень генетического риска для потомства. Среди внутренних факторов организма, влияющих на исходы беременностей, следует отметить возрастные, физиологические, гормональные и иммунологические.

Влияние возраста матери на частоту спонтанных абортусов, мертворождений и ВПР является в настоящее время одним из важнейших действующих факторов структуры популяций. Еще в 1933 г. была показана связь частоты синдрома Дауна с возрастом матери [32]. Согласно данным [34], в 1967 г. в Нью-Йорке частота синдрома Дауна составляла 1,13 на 1000 живорожденных по сравнению с 1,25 в 1953 г. Авторы объясняют подобное явление снижением среднего материнского возраста. Аналогичные выводы сделаны и для Армянской ССР [9]. Снижение частоты рождения детей с синдромом Дауна и ранней детской смертности в Японии в 1947—75 гг. также нашло объяснение в снижении среднего материнского возраста [30]. При этом подчеркивается превалирующая роль этого фактора даже по сравнению с действием высокого уровня мутагенов окружающей среды в Японии в последние годы.

Гораздо меньше исследовано влияние отцовского возраста на исходы беременностей, и сделать окончательные выводы об этом пока сложно.

Влияние фактора внешней среды на уровень генетического риска для потомства. Данные о влиянии факторов, загрязняющих биосферу, на уровни генетических нарушений в аномальных беременностях немногочисленны: известна работа [16], согласно которой оральные контрацептивы могут снижать частоту спонтанных абортусов, что может приводить к снижению g_a и повышению F . В работе [35] показано, что курение не является тератогенным фактором, но повышает перинаталь-

ную смертность. При этом авторы ссылаются на исследование [27], в котором показано повышение доли спонтанных абортс с нормальными хромосомными наборами у курящих женщин. Аналогичные данные о повышении Γ_n приведены, кроме того, в работе Альбермана [14].

Эффект облучения, согласно [35], вызывает повышение частоты дефектов при родах, однако сложно определить, происходит ли это за счет его влияния на Γ_a или Γ_n . Нельзя сделать конкретные выводы и о действии химических веществ на эти параметры.

Таким образом, отсутствие четких экспериментальных данных не позволяет пока использовать представленную модель, отдельные параметры которой мы пытались оценить. Однако создание аналогичных или упрощенных моделей неизбежно для оценок действия факторов внешней среды на изучаемые параметры популяций. Обратимся теперь к иным процессам, которые можно моделировать.

Применение эпидемиологического подхода при оценке исходов беременностей. Эпидемиологический подход важен не только для оценки популяций, в которых возможен наиболее высокий уровень аномальных исходов беременностей. Этот подход необходим и для непрямой оценки факторов, вызывающих мутагенный эффект как в отдельности, так и при их комбинации. Реальную ситуацию комбинированного эффекта сложно предугадать на основе тестирования веществ, известных как загрязнители для данного района [7].

Химические вещества, помимо мутагенного эффекта, могут вызывать также и другие эффекты и среди них тератогенный и канцерогенный. Мы не будем касаться существующих теорий об общности и различиях этих эффектов. Цель нашего изложения иная—изучить возможность использования информации об эпидемиологическом подходе к одному типу эффекта для оценки другого, исходя из литературных данных о степени их общности.

Согласно данным Эймса, приведенным в [19], «90% химических канцерогенов являются мутагенами и только очень низкая доля неканцерогенов является мутагенами». Более того, считается, что эта «доля» вообще равна 1—2%. Тип мутагенного действия канцерогенов может быть достаточно специфичен. Отмечено, что многие канцерогены прямого действия «вызывают высокие уровни генных мутаций, эквивалентных дозам радиации в 5000—7000 рад, но не индуцируют транслокаций или доминантных леталей» [33].

Мутагенность показана не только для химических канцерогенов вообще, но и для веществ, определенно вызывающих рак у человека (хроматы, β -нафтиламин, афлатоксин) [28]. Согласно Бруксу [17], «очевидно лучшим свидетельством признаваемого в настоящее время родства между мутагенезом и карциногенезом является то, что исследование мутаций предложено как предварительный скрининг-тест для выявления канцерогенов окружающей среды». В то же время мутагенный эффект чаще всего проявляется в ряде поколений, а карциногенный часто нельзя выявить ранее чем за 15 и более лет [18].

Не следует полагать, что определение ранней детской смертности и есть предел времени, в течение которого проявляются последствия экспозиции родителей. В настоящее время в США большой размах приняли исследования по выявлению мутагенного и карциногенного действия диэтилstilбэстрола как противозачаточного средства. Выявлено, что этот препарат может вызывать аденокарциному у дочерей через много лет после приема его матерью во время беременности [36].

Значительно больше четких данных о тератогенном действии мутагенных веществ. Показано, что тератогенами являются те же вещества, которые индуцируют цитогенетические изменения и генетические аномалии, как, например, транквилизаторы: фенилтоин [20, 29], триметадон и параметадон [23]. Известна, кроме того, индукция врожденных пороков, имеющих генетическую природу, антиконвульсантами [31] и антитуберкулезными препаратами [21], что объясняется точечными мутациями.

Не всегда результаты исследований по тератогенезу, выявленные при популяционной оценке эффекта лекарственных веществ и других соединений, совпадают с данными по мутагенезу, полученными для культур клеток человека. Так, имеются данные о повышении уровня врожденных пороков развития у детей от матерей, принимавших антиконвульсанты [26]. В то же время не выявлено цитогенетического эффекта антиконвульсантов в культуре лимфоцитов [15].

В работе Калтера [24] приводится перечень лекарственных препаратов, химических веществ и других факторов (инфекционных, травмы, температуры, нарушения газообмена и диеты, иммунологический конфликт), обладающих тератогенным эффектом. При этом автор подчеркивает, что ряд веществ и факторов из этого списка обладает и мутагенным эффектом, считая, однако, что различие в механизмах мутагенеза и тератогенеза не дает возможности судить о мутагенности веществ на основе их тератогенности.

Можно ли использовать эпидемиологический подход, разработанный при изучении канцерогенеза и тератогенеза, также для изучения мутагенеза? Нами было показано, что метод выявления тенденции к скоплению злокачественных новообразований может быть полезен для оценки возможного пространственно-временного повышения частот ВПР [3]. При этом анализировалась тенденция к скоплению ВПР в шести административно-территориальных районах АрмССР за 1966—1975 гг. Использовались данные Еолян [9] по максимальному числу заболеваний за исследуемый период.

Оценивали Σm_1 —размер фактического «очага», при этом g —число заболеваний за год. Выявляли размер ожидаемого очага,

$$E(\Sigma m_1) = f_r E(m_1),$$

а также его общую дисперсию,

$$E \sigma^2 m_1 = f_r \cdot \sigma^2 m_1,$$

после чего определяли различие между фактическим и ожидаемым размерами очага.

Была выявлена тенденция к скоплению ВПР в отдельных районах Армянской ССР за год. Дальнейший анализ должен заключаться в выявлении конкретных гнезд ВПР для проверки соответствия фактического распределения Пуассона.

Применение машинных перфокарт при оценке исходов беременностей для учета признаков, имеющих генетическую обусловленность. Моделирование исходов беременностей актуально не только на основе данных по популяциям новорожденных в республике. Очень важен и анализ исходов беременностей жеп работников и у работниц производств с химическими вредностями, с повышенным генетическим риском. Учитывая обширность выборок, для облегчения и точности полученных результатов более целесообразно применение машинных перфокарт: «Процесс обработки собранных материалов при помощи перфорационных вычислительных машин складывается из следующих основных этапов: перфорации (набивки исходных данных на перфокарты), контроля качества перфорации, сортировки перфокарт на группы по градациям изучаемого признака, подсчета и записи общих и частных итогов и результатов вычислений по каждой группе на особые таблицы—табуляграммы» [8].

В целом разработка перфокарт основывалась на картах семейного анамнеза, разработанных в Институте медицинской генетики АМН СССР. При разработке карт, рассчитанных для перевода непосредственно на машинные 45-колонные перфокарты, мы руководствовались необходимостью применения прямого кода с ограничением 44-мя колонками перфокарты (45-я колонка оставлялась для кодирования массива). Информация, полученная при анкетировании на предприятиях, заносилась методом нанесения шифров в определенные колонки для вопросов, шифрующихся в основном одно- или двухразрядными числами.

Заполнение машинных перфокарт на основе наших карт анамнеза проводилось в Вычислительном центре ЦСУ при Совете Министров Армянской ССР. Фактографический поиск—выявление зависимости любой группы показателей (у) от одного показателя (х) и выявление нами зависимостей разных видов—являлся основным видом наших запросов.

С применением перфокарт нами анализировались данные потомств от супружеских пар 4-х групп, выделенных при обработке результатов анкетирования: муж из группы риска, жена нет; жена из группы риска, муж нет; оба из группы риска; и, наконец, оба не из группы риска. Полученные данные готовятся к печати.

Какие возможности дает сравнение четырех типов браков? Насколько возможное повышение частоты аномалий в первой группе дает информацию о доминантных летелях? Шеридан [13] считает, что этот тест вообще «не дает надежной информации для оценки генетического

риска», так как мы мало знаем природу доминантных летателей.

Все же, исходя из данных о повышении уровней аномалий беременностей при контакте мужей с производственными вредностями [25, 36], следует признать информативность подобных исследований и целесообразность их проведения для выявления наличия мутационной компоненты в исходах беременностей в группах риска.

Кроме сравнения изменений в отдельных группах есть и другие подходы к анализу полученных результатов. Данные, выпечатанные с перфокарт, разумеется, можно использовать и для более информативного факторного анализа. Однако возможен и другой, более точный вариант введения данных в факторный анализ, используемый нами в последнее время: распечатка полученных данных в итоговые таблицы и их дальнейшая обработка на ЭВМ для оценки множественных и частных коэффициентов корреляции. Здесь открываются возможности для шагового регрессионного анализа полученных данных, с построением уравнений, позволяющих описывать и прогнозировать описываемые процессы. Возможен и кластерный анализ изучаемых процессов с построением дендрограмм.

Можно сделать вывод, что только применение факторного анализа популяционных данных позволит проводить в ближайшие годы значительную часть работ, удовлетворяющих современным требованиям. В целом, на основании анализа имеющихся данных о роли генетических факторов в исходах беременностей создается впечатление, что моделированием изучаемых процессов можно подойти к решению этой задачи. Однако для моделирования необходимы данные, полученные при достаточной унификации методических приемов, а также соответствующая организация генетических исследований в республике.

Следует отметить, что в Армянской ССР действительно назрела необходимость создания медико-генетического центра, имеющего и постоянный регистр живорождений [9]. В качестве его основы была предложена регистрационная карта рождений, включавшая и основные типы ВПР [9]. Задача ближайших лет—осуществление этих предложений, что даст возможность для обширнейшей и регулярной информации как для нужд генетического консультирования, так и популяционных оценок, затронутых в настоящей работе.

Ереванский государственный университет,
кафедра генетики и цитологии,
проблемная лаборатория цитоэмбриологии

Поступило 8.VIII 1980 г.

**ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ-ՈՒՄ ՄԱՐԴՈՒ ԳԵՆԵՏԻԿԱՅԻ ՈՒՍՈՒՄԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ
ՈՒՂՂՈՒԹՅԱՄԲ ՅՈՒՅԱԲԵՐՎԱԾ ՄԻ ՇԱՐՔ ՄՈՏԵՑՈՒՄՆԵՐ**

Հ. Գ. ԲՍՏԻԿՅԱՆ, Ռ. Մ. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

Հայկական ՍՍՀ-ում կուտակված է բալականին փորձ հղիությունների հլրի հիման վրա գենետիկական գործոնների բացահայտման գործում մի շարք մոտեցումներ ցուցաբերելու ուղղությամբ:

Ներկայացված ակնարկում քննարկվել են դրա վերաբերյալ գրականության տվյալները և վերլուծության է ենթարկվել գենետիկական մեթոդների կիրառման սեփական փորձը:

Հատուկ ուշադրություն է դարձվել մաթեմատիկական մոդելավորմանը պոպուլյացիոն ուսումնասիրություններում և Հայաստանում այդ ուղղությամբ տարվող աշխատանքների հնաանկարներին:

SOME APPROACHES TO THE HUMAN GENETICS INVESTIGATIONS IN THE ARMENIAN SSR

G. G. BATIKYAN, R. M. ARUTYUNIAN

Data on the approaches to the exposure of the role of genetic factors in pregnancy outcomes are analyzed in the paper. The perspectives of these studies in the Armenian SSR with account of experience stored are defined.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрян А. П., Багдасарян Л. А. Тез. докл. третьего съезда Армянского ОГиС им. Н. И. Вавилова, 99, Ереван, 1976.
2. Арутюнян Р. М. Биолог. ж. Армении, 29, 8, 77, 1976.
3. Батикян Г. Г., Арутюнян Р. М., Еолян Э. С., Джугарян Дж. А. Биолог. ж. Армении, 30, 10, 116, 1977.
4. Бочков Н. П. Цитология и генетика, 11, 3, 195, 1977.
5. Бочков Н. П. Генетика человека (наследственность и патология). М., 1978.
6. Бочков Н. П. Сб. Теоретические проблемы медицинской генетики. М., 1979.
7. Дубинин Н. П., Паишин Ю. В. Мутагенез и окружающая среда, 128, М., 1978.
8. Дэвис Л. Сб. Информационные системы в медицине, 117, М., 1974.
9. Еолян Э. С. Автореф. канд. дисс., Ереван, 1980.
10. Кулешов Н. П. Цитология и генетика, 12, 1, 57, 1978.
11. Кулешов Н. П. Автореф. докт. дисс., М., 1979.
12. Механизация и автоматизация обработки статистической информации в медицине и радиобиологии. Л., 1976.
13. Шеридан В. Сб. Генетические последствия загрязнения окружающей среды, 95, М., 1977.
14. Alberman E. Les Accidents Chromosomiques de la Reproduction, 305, Paris, 1973.
15. Bishun N. P., Smith N. S., Williams D. C. Mutat. Res., 28, 141, 1975.
16. Boue A., Boue J. Geburtshilfe Frauenheilkd, 33, 77, 1973.
17. Brookes P. Mutat. Res., 39, 3 4. 257, 1977.
18. de Serres F. J. Mutat. Res., 26, 1, 1974.
19. de Serres F. J. Mutat. Res., 38, 355, 1976.
20. Elshove J. Lancet, 2, 1074, 1969.
21. Epstein S. A., Shafner H. Nature (L), 219, 385, 1968.
22. Cal I. Humangenetik, 20, 367, 1973.
23. German J., Ehlers K. H., Kowal A., de George E. V., Engle M. A. Passarge E. Lancet, 2, 261, 1970.
24. Katter H. Mutat. Res., 33, 29, 1975.
25. Kline J., Stein Z. A., Susser M., Warburton D. New England Journal of Medicine, 297, 793, 1977.
26. Kuensberg E. V., Knox J. D. E. Lancet, 1, 198, 1973.

27. *Luzer P., Boue J., Boue A., Gueguen R.* Congres de Genetique, Paris, 1971.
28. *Loprieno N.* Mutat. Res., *31*, 201, 1975.
29. *Loughnan P. M., Gold H., Vance J. C.* Lancet, *1*, 70, 1973.
30. *Matsunaga E. H., Fujita A.* Human Genetics, *37*, 221, 1977.
31. *Meadow S. R.* Lancet, *2*, 1296, 1968.
32. *Penrose L.* S. J. of Genetics, *27*, 219, 1933.
33. *Sobels F. H.* Mutat. Res., *38*, 361, 1976.
34. *Stein Z., Susser M.* HSMNA Health. Rep., *86*, 650, 1971.
35. *Stein Z., Susser M., Warburton D., Wittes J., Kline J.* Amer. Journal of Epidemiology, *102*, 4, 275, 1975.
36. *Strobino B., Kline J., Stein Z.* Early Human Development, *1/4*, 371, 1978.

УГЛЕРОДНОЕ ПИТАНИЕ БАКТЕРИИ *BACILLUS POPILLIAE*

С. Н. БАГДАСАРЯН, З. Г. АВАКЯН, Э. К. АФРИКЯН

Среди испытанных источников углеродного питания усвояемыми для культур *Bac. popilliae* оказались трегалоза, глюкоза, фруктоза, лактоза, мальтоза, сахароза. Отмечена стимуляция вегетативного роста при внесении в среду барбитуровой, фумаровой и щавелевой кислот, повышающих также образование телец Костилоу. Образование типичных спор на всех испытанных источниках углерода не отмечено.

Ключевые слова: *Bacillus popilliae*, углеродное питание.

Спорообразующие бактерии, объединяемые в вид *Bac. popilliae*, являются возбудителями так называемой молочной болезни японского жука и служат основой для выработки инсектицидных препаратов в борьбе с этим и другими особо вредоносными насекомыми [1, 2, 5, 15]. Перспективы использования культур данного вида в промышленном производстве бактериальных инсектицидных препаратов ограничены, поскольку до настоящего времени не выявлены условия получения массовой споруляции этих бактерий при выращивании их на искусственных питательных средах. Выработка инсектицидного препарата из этих бактерий осуществляется в США, в малом количестве, весьма трудоемким путем: методом заражения личинок японского жука бактерии инъецируются в гемолимфу, а затем, спустя 3 недели после гибели личинок, из них готовится препарат для практического применения. Культуры бактерий указанного вида представляют исключительный интерес, поскольку они—при возможности их выращивания и споруляции на искусственных средах—могут служить основой для производства инсектицидных препаратов против таких видов насекомых, в борьбе с которыми эффективных средств практически не имеется.

Необходимо отметить, что лишь в последние годы достигнуты определенные успехи в выращивании культур *Bac. popilliae* со слабой степенью споруляции на искусственных питательных средах [10—12]. Следует подчеркнуть также, что большие трудности по выращиванию культур *Bac. popilliae* на искусственных питательных средах не позволили изучить в полной мере физиологию питания этих бактерий, а многие данные по указанному вопросу оказались недостоверными и весьма разноречивыми.

Не менее важно отметить, что различные авторы использовали в своих работах разные культуры бактерий, нередко резко отличавшиеся друг от друга, в особенности по вирулентности к насекомым.

В последние годы проведены детальные исследования биохимических сдвигов в процессе выращивания культуры *Vas. porilliae* [4], в том числе в условиях непрерывного вегетативного роста в проточных культурах [13]. Выявлены и охарактеризованы экстрахромосомальные ДНК, наличие которых может быть связано с регуляцией споро- и токсинообразования [9].

Задачей наших исследований являлось изучение углеродного питания штаммов *Vas. porilliae* различного происхождения.

Материал и методика. В работе были использованы 5 штаммов *Vas. porilliae*. Штаммы 1883, 1884 и 1885 получены из Северной региональной станции Министерства с/х США в г. Пеория, а штаммы 1886 и 1887—из Лаборатории биологической борьбы в Ла Миньере (Франция). Опыты по определению углеродного питания *Vas. porilliae* ставились в два этапа: первоначально методом ауксинографии на агаре в чашках Петри определялась качественная потребность в углеводах, далее на жидких питательных средах методом титрации определялись оптимальные концентрации усвояемых углеводов с учетом вегетативного роста путем нефелометрирования. Образование спор и параспоральных включений учитывалось при помощи микроскопии живых препаратов.

Во всех опытах основной средой служила питательная среда ср. П, содержащая: K_2HPO_4 —0,6, глюкозу—0,2, гидролизат казеина—1,5%, тиамин—400, биотин—2 мкг/л. Окончательный pH среды после стерилизации в течение 20 мин при 117° —7,4—7,5. Глюкоза стерилизовалась отдельно, пропусканием через фильтр Зейтца и последующим добавлением в стерилизованную среду. Посевным материалом служила 24-часовая культура, также выращенная на жидкой питательной среде с гидролизатом казеина.

Испытанные штаммы выращивались на агаризованных и жидких средах как в стационарных, так и глубинных условиях роста. Интенсивность роста определялась нефелометрически на ФЭКН-56, светофильтр № 7, кювета 3,08. В большинстве случаев данные корректировались прямым счетом числа клеток в счетной камере Горяева.

Результаты и обсуждение. Предварительными опытами методом ауксинографии на агаризованной среде ср. П было установлено, что вегетативный рост всех испытанных 5-ти штаммов *Vas. porilliae* стимулируется глюкозой, фруктозой, трегалозой, лактозой, мальтозой, сахарозой. Рост этих культур не стимулировался при внесении в среду других углеводов: арабинозы, рамнозы, ксилозы, галактозы, рибозы, целлобиозы, раффинозы, сорбозы, маннита, дульцита, сорбита, инулина, декстрина, арабитола, глицерина, а также при внесении растворимого крахмала, о чем указывалось другими авторами, в частности Датки [8], описавшим штамм *Vas. porilliae*, для выращивания которого необходимо добавление в среду 0,1%-ного растворимого крахмала.

В опытах на жидких средах наиболее выраженный ростовый эффект давало внесение глюкозы и трегалозы. Титр бактерий спустя 22 ч после инкубации на качалке достигал 11—15 млн кл/мл. Другие изученные углеводы, слабо стимулирующие рост в опытах, проведенных методом ауксинографии, особого действия не оказывали.

Нами было изучено влияние масел и жиров растительного и животного происхождения на вегетативный рост изученных 5-ти культур *Vas.*

porilliae. Было испытано внесение в среду ср. П 0,1—1%-ного кашалотового жира, персикового, кукурузного, сливочного, подсолнечного, оливкового, касторового, камфорного, кедрового, лавандового масел. Во всех случаях никакой стимуляции роста исследованных культур не было отмечено. Подобный же негативный эффект дало испытание эфиров—Твинов 20, 40, 60, 80.

Учитывая, что наиболее выраженный ростовой эффект был отмечен при использовании трегалозы, нами были проведены более детальные исследования с этим углеводом. Как видно из данных табл. 1, оптимальной концентрацией трегалозы для всех изученных штаммов *Vac. porilliae* является 0,2%. Однако отмечаются немалые различия у отдельных культур. Так, штамм 1885 отличался наиболее выраженным ростом, почти вдвое более интенсивным, чем при применении 0,2%-ной глюкозы. В целом надо отметить, что трегалоза, по сравнению с глюкозой, является более приемлемым источником углеродного питания. Очевидно, при этом, наряду с ростовым действием, она обладает также свойством стабилизировать вегетативные формы *Vac. porilliae*.

В работах ряда авторов [7] показана стимуляция роста *Vac. porilliae* барбитуровой кислотой, причем установлено, что эта кислота не обладает специфическим спорогенным действием [14].

В наших опытах было установлено стимулирующее действие натриевых солей щавелевой, фумаровой и барбитуровой кислот, причем более выраженным являлся эффект аммонийной соли щавелевой кислоты. Однако увеличение титра вегетативных клеток не всегда коррелировало с повышением количества спороподобных включений, трактуемых как «тельца Костилоу». Наибольшее число подобных образований (10—15%) отмечалось при наличии в среде фумаровой кислоты в концентрации 0,5%; при внесении в среду 0,1—0,5%-ной барбитуровой кислоты эти образования составляли 20%.

Таблица 1

Влияние различных концентраций трегалозы на вегетативный рост некоторых культур *Vac. porilliae* (инкубация в среде ср. П при 28°)

Концентрация трегалозы в среде, %	Титр клеток, млн/мл				
	шт. 1883	шт. 1884	шт. 1885	шт. 1886	шт. 1887
1,0	13	29	13	12	16
0,5	10	33	13	13	16
0,2	21	37	16	14	20
0,1	16	19	12	11	12
0,06	7	9	10	7	10
0,02	2	4	7	5	5
Контроль (ср. П с 0,2%-ной глюкозой без трегалозы)	8	20	13	12	13

В опытах с внесением в среду щавелевой кислоты и ее солей увеличение числа телец Костилоу не отмечалось, хотя наблюдалась стимуляция вегетативного роста. Мы считаем, что во всех этих случаях истинные споры, характерные для *Vac. porilliae*, при развитии этих бак-

терий в гемолимфе личинок японского жука на искусственных средах с отмеченными органическими кислотами почти не образуются. Многие другие органические и жирные кислоты (уксусная, лимонная, бензойная, молочная, малеиновая, сульфаниловая, салициловая, борная, янтарная, олеиновая, фталевая, стеариновая, винокаменная и др.), испытанные в наших опытах, на рост и спорообразование культур *Vac. porilliae* действия не оказывали.

Необходимо отметить, что в наших опытах более выраженное ростовое действие на *Vac. porilliae* отмечалось при наличии в среде 0,1—0,2%-ной барбитуровой кислоты, а не 1%-ной, как сообщалось другими авторами [7]. Сводные данные опытов с 2-мя культурами, характерные для других изученных штаммов *Vac. porilliae*, представлены на рис. 1.

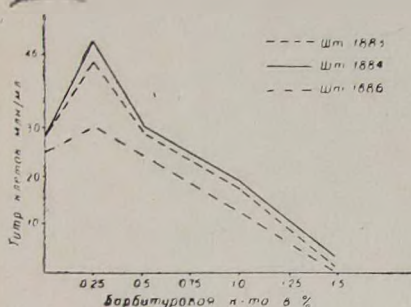


Рис. 1.

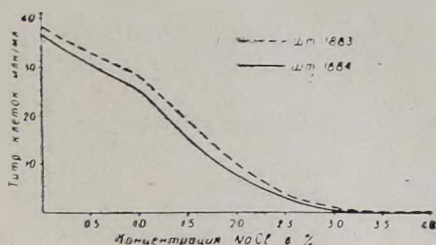


Рис. 2.

Рис. 1. Влияние барбитуровой кислоты на вегетативный рост культур *Vac. porilliae*.

Рис. 2. Вегетативный рост культур *Vac. porilliae* при различных концентрациях поваренной соли на среде ср. П (инкубация 22 ч при 30°).

Мы изучали влияние различных концентраций в среде с NaCl на рост и развитие культур *Vac. porilliae*, имея в виду указания в литературе о подавлении вегетативного роста этих бактерий при наличии более 1% такой соли [10]. Полученные данные, представленные схематически на рис. 2, указывают, что наличие в среде NaCl нежелательно для роста культур бактерий *Vac. porilliae*. Все исследованные нами штаммы фактически не развиваются при 3%-ной и более концентрациях поваренной соли. Начиная с 0,1%-ной концентрации и выше постепенно подавляется рост бактерий. Из испытанных штаммов сравнительно более резистентной к содержанию поваренной соли является культура 1887. Учитывая полученные результаты во всех опытах по изучению физиологии питания культур *Vac. porilliae*, нами использовались питательные среды без добавления поваренной соли.

Исследованиями ряда авторов [6, 11], а также нашими работами [3] было показано, что культура *Vac. porilliae* при развитии нуждается во многих аминокислотах, а также в биотине и тиамине. Некоторые аминокислоты (серин, треонин, цистин) оказывают ингибирующее действие на рост культур этих бактерий [3]. В этой связи затрудни-

тельна интерпретация данных по аминокислотному питанию бактерий *Vac. ropilliae*, в особенности при использовании их в качестве источников углеродного питания. Особенно трудно это сделать в опытах с природными субстратами.

В процессе наших работ было испытано большое число различных естественных субстратов как источников углеродного, азотного, а также витаминного питания. Наиболее благоприятное действие на вегетативный рост всех испытанных штаммов *Vac. ropilliae* было установлено в опытах с использованием лактальбумина. Сводные данные этих опытов представлены в табл. 2, согласно которой замена гидролизата казеина на лактальбумин заметно снижает интенсивность вегетативного роста бактерий. В то же время можно отметить, что добавление лактальбумина в концентрациях 1,2—1,8% наиболее благоприятно для сравнительно умеренного вегетативного роста культур *Vac. ropilliae*.

Таблица 2

Влияние различных концентраций лактальбумина на вегетативный рост *Vac. ropilliae* (учет роста спустя 24 ч при 30°)

Концентрация лактальбумина, %	Титр клеток, млн/мл				
	шт. 1883	шт. 1884	шт. 1885	шт. 1886	шт. 1887
3,0	4,0	5,2	5,2	5,1	5,2
2,5	7,4	8,0	8,6	7,5	6,2
2,2	9,0	11,0	10,0	8,5	8,4
2,0	9,5	11,0	9,2	8,5	11,7
1,8	12,2	14,6	13,5	13,5	13,0
1,5	14,6	17,5	15,7	16,0	15,0
1,2	12,2	14,0	13,0	12,2	13,0
1,0	8,0	11,7	10,0	9,0	10,0
0,8	7,0	8,5	8,0	7,5	7,0
0,5	4,0	5,2	5,1	5,1	4,4
0,1	0,1	1,7	1,0	1,0	1,2
Контроль (ср. П без лактальбумина)	17,6	38,0	32,0	31,0	33,0

Нами были одновременно проведены специальные опыты по изучению оптимальных исходных показателей реакции среды для роста культур *Vac. ropilliae*. Данные опытов показали, что наиболее благоприятным является исходный pH среды 7,5. Вегетативный рост испытанных штаммов не имеет места при pH ниже 6,5 и выше 8,5. Что касается температуры, то, по данным наших опытов, оптимальной для изученных нами штаммов оказалась температура 30° (рис. 3). Рост культур отмечается

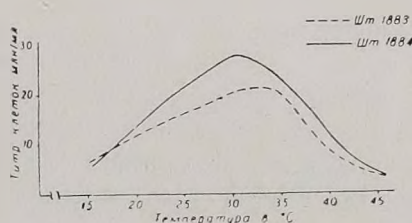


Рис. 3. Вегетативный рост культур *Vac. ropilliae* на среде ср. П при различных температурах.

при 15—40°, вне указанных температурных режимов вегетативный рост *Bac. popilliae* фактически не имеет места.

Большое влияние на рост и развитие клеток *Bac. popilliae* оказывает аэрация среды. Как правило, в условиях глубинного выращивания бактерии этого вида при аэрации среды интенсивно размножаются, в дальнейшем, спустя 18—24 ч, погибая.

В табл. 3 подытожены сводные данные, иллюстрирующие различия в интенсивности развития культур *Bac. popilliae* в глубинных (качалка 220 об/мин) и стационарных условиях выращивания на среде ср. П при 30°.

Таблица 3

Рост культур *Bac. popilliae* в глубинных и стационарных условиях

№ штаммов	Титр бактерий, мл./мл, спустя					
	24 ч		48 ч		72 ч	
	глубинный рост	покой	глубинный рост	покой	глубинный рост	покой
1883	34	9	35	11	38	13
1884	38	18	39	20	41	21
1885	41	20	42	21	44	22
1886	35	10	37	11	39	12
1887	38	17	40	18	41	20

Данные табл. 3 показывают, что рост и развитие бактерий изученных штаммов фактически прекращается после 24-х часов. Микроскопия препаратов указывает на отсутствие споруляции, обильно выявляются полиморфные клетки, большая часть которых является нежизнеспособной. В этой, равно как и во всех остальных сериях опытов, нам не удалось отметить образования типичных спор и параспоральных включений, которые обнаруживаются при развитии культур *Bac. popilliae* в гемолимфе личинок японского жука.

По-видимому, при росте культур *Bac. popilliae* на используемых питательных средах имеет место установленное нами [4] явление диауксин, и дальнейшие исследования в этой области должны быть направлены на разработку сбалансированных сред с использованием специфических условий культивирования и ростовых факторов.

Институт микробиологии АН АрмССР

Поступило 12.VIII 1980 г.

BACILLUS POPILLIAE ԲԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ ԱՇԽԱՏՆԱՅԻՆ ՍՆՆԴԱՌՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ս. Ն. ԲԱԳԴԱՍԱՐՅԱՆ, Զ. Գ. ԱՎԱԴՅԱՆ, Է. Գ. ԱՖՐԻԿՅԱՆ

Փորձարկված նյութերից *Bacillus popilliae* կոկտուրաների համար որպես յուրացվող ածխածնի աղբյուր են հանդիսացել գլյուկոզը, ֆրուկտոզը,

լակտոզը, մալտոզը և սախարոզը: Բարբիտուրաթթուն, ֆումարաթթուն և թրթնջկաթթուն խթանիչ ազդեցություն են գործել *Bacillus popilliae* վեղետատիվ աճման վրա, որոշ չափով ավելացնելով նրանց մոտ Կոստիլովի մարմինների առաջացումը: Փորձարկված սննդամիջավայրերի և սուբստրատների վրա տիպիկ սպորների առաջացում չի նկատվել:

CARBON NUTRITION OF *BACILLUS POPILLIAE*

S. N. BAGDASARIAN, Z. G. AVAKIAN, E. G. AFRIKIAN

Glucose, fructose, lactose, maltose and sucrose are utilisable sources of carbon nutrition for *Bacillus popilliae* cultures among the substrates tested. Barbituric, fumaric and oxalic acids are stimulating action of the vegetative growth of *Bac. popilliae* with some enhancement of Costilow bodies formation. No case of typical spores production on the tested media and substrates has been observed.

ЛИТЕРАТУРА

1. Африкян Э. К. Энтомопатогенные бактерии и их значение. Ереван, 1973.
2. Африкян Э. К. Успехи микробиологии. 10, 142, 1975.
3. Африкян Э. К., Авакян З. Г., Багдасарян С. Н. ДАН АрмССР, 62, 5, 301—304, 1976.
4. Багдасарян С. Н., Эль-Регистан Г. И., Козлова А. Н., Поплаухина О. Г., Дуда В. И., Африкян Э. К. Микробиология, 46, 5, 954, 1977.
5. Швецова О. И., Зурабова Э. Р. СОНТИ, Микробиология, 1972.
6. Costilow R. N., Sylvester Ch. J., Pepper R. E. Appl. Microbiol., 14, 161, 1966.
7. Coulter W. H., Costilow R. N., Ralph B. Canad. J. Microbiol., 16, 801, 1970.
8. Dutky S. R. In "Insect Pathology", 2. ed. E. A. Steinhaus, AP, 1963.
9. Faust R. M., Spizizen J., Gage V., Travers R. S. J. Invertebr. Pathol., 33, 2, 233, 1979.
10. Haynes W. C., Weih L. J. J. Invertebr. Pathol., 19, 1, 125, 1972.
11. Luthy P. Untersuchungen an *Bacillus fribourgensis* Wille. Diss. Nr 4067, Zentrbl. für Bakt., 122, 671, 1968.
12. Sharpe E. S., St. Julian G., Crowell C. Appl. Microbiol., 19, 3, 681, 1970.
13. Sharpe E. S., Bulla L. A. Jr. Appl. a. Environm. Microbiol., 35, 3, 601, 1978.
14. Sylvester C. J., Costilow R. N. J. Bacteriol., 87, 114, 1964.
15. Wyss Ch. Zentrbl. für Bakt. Abt., 11, 126, 5, 461, 1972.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОМИДОРА И ВЫНОС ПИТАТЕЛЬНЫХ
ВЕЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ ОТКРЫТОЙ ГИДРОПОНИКИ

Г. С. ДАВТЯН, М. А. БАБАХАНЫН. О. Б. ГАСПАРЯН

Исследовались продуктивность помидора, расход питательных элементов и воды на образование единицы урожая в условиях гидропоники и почвы. Выявлены высокая продуктивность гидропонических растений и более экономный расход воды.

Ключевые слова: открытая гидропоника, помидоры.

В период 1974—1977 гг. на экспериментальной станции (близ Еревана) в условиях открытой гидропоники и на контрольном почвенном участке мы изучали продуктивность одного растения помидора, выход биомассы (и плодов) с единицы площади, вынос питательных веществ, расход удобрительных солей в питательном растворе и расход воды с питательным раствором при промежуточных промывочных поливах.

В идеальных условиях при открытой гидропонике расход воды может происходить путем транспирации растений и ничтожного испарения с открытой поверхности слоя наполнителя, куда подается снизу раствор или вода ниже поверхности этого слоя на 3—4 см. Однако на практике пока нет таких идеальных условий; учитываются неточные соблюдения уровня наполнения вегетационных деланок, а иногда скрытые, хотя и временные, потери воды через трещины в деланках.

Материал и методика. В опытах использовался сорт помидора, плоды которого отобраны были Г. С. Давтяном (в области Клм-Омбо, недалеко от Асуана в 1964 г.). Семена после дезинфекции, начиная с 1965 г. были размножены и культивировались в условиях открытой гидропоники. Ежегодно отбирали крупные и средние по величине плоды, а в течение последних лет проводили также клоновый отбор. Так, путем отбора и воспитания были получены линии крупноплодного (150 г и более) и среднеплодного помидора (менее 140 г).

Рассаду крупноплодной линии помидоров получали в теплице в условиях гидропоники. Посев семян производили в начале марта, а высадку одновременно на контрольном почвенном участке и на открытой гидропонической деланке в первых числах мая. Установленная специальными опытами оптимальная густота посадки на почве составляла 4, а в условиях гидропоники—8 растений на 1 м² подпитываемой площади. Общая площадь гидропонической посадки составляла 160 м² (32 деланки по 5 м²), а в почвенном контроле—100 м² при посадке растений с междурядьем 70 см и расстоянием между растениями в ряду 35—36 см. Учеты проводились в 32-х повторениях при учетной площади в каждом повторении 5 м². Опыт проводили в течение 4 лет, с 1974 по 1977 гг., результаты обрабатывали по Доспехову [4]*.

* Обработка статистического материала проведена С. Захарян.

Вегетационный период в условиях открытой гидропоники составлял 106, а на почвенном контроле—167 дней.

Результаты и обсуждение. В табл. 1 приведены данные о выносе сырой и сухой биомассы отдельными органами растений и его суммарном значении, представляющие собой обобщенные показатели продуктивности растений с единицы площади питания в сравниваемых условиях гидропоники и почвы. По данным таблицы, вынос сухой биомассы в гидропонике примерно в 2,6 раза больше, чем в контроле.

Интересно отметить, что образование вегетативных органов у гидропонических растений в 2,0—2,5 раза, а выход товарного урожая (плодов)—в 3,6 раза больше, чем у почвенных растений. Эти результаты подтверждают факт значительного увеличения производительности используемой площади гидропонических плантаций.

Общий вынос сухого вещества одним растением в гидропонике составляет 315 г (в том числе плоды—146 г), а на почвенном контроле 242 (плоды—80 г).

Сопоставление приведенных данных показывает, что в условиях гидропоники вынос сухого вещества с урожаем плодов на 80% больше, чем на почве.

Как известно, общее повышение урожайности гидропонической плантации зависит от повышения урожайности одного растения и увеличения числа растений на единицу площади. В течение 1973—1978 гг. мы проводили учет расхода удобрений и воды по специально установленному водомеру в течение вегетационного периода. Приведенные результаты расхода воды являются средними показателями 5-летних наблюдений (табл. 2).

По данным табл. 2, расход воды в условиях гидропоники на 73% больше, чем в условиях почвы. Однако водопотребление на образование 1 ц сухого вещества в гидропонике на 53% меньше, чем при почвенной культуре.

В связи с высокой продуктивностью вынос питательных веществ в условиях гидропоники превышает почвенный контроль в 3,5 раза, а их вынос с плодами превосходит примерно в 4 раза (табл. 3), что свидетельствует о повышенной интенсивности плодообразования.

Выход аскорбиновой кислоты в условиях гидропоники с 1 м² по сравнению с почвой—также больше в 4 раза [4, 5].

Разница в выносе суммы NPK одним растением в гидропонических и почвенных условиях значительна, соответственно составляет 17,5 и 10 г (табл. 4).

Таким образом, гидропонические растения на 75% (или 1,7 раза) превосходят почвенные по активности накопления питательных элементов.

Иная картина по расходу суммы NPK на образование единицы урожая. При гидропонике на 1 ц сухой массы в целом (на всю биомассу) расходуют 5,5 кг NPK, а на почве 4,1. Для образования 1 ц сухой

Таблица 1

Продуктивность растений помидора в условиях открытой гидропоники (средние за 1974—1977 гг.)

Органы растений	Способ производства	Сырая масса					Сухая масса					В общей биомассе		
		ц/га	разность с контро- лем		ц га	НСР ₀₅	ц га	разность с контролем		S $\bar{x}$	НСР ₀₅	%	S $\bar{x}$	НСР ₀₅
			ц/га	%	ц га ₁	ц га		ц га	%	ц/га				
Корни	почва (контроль) гидропоника	31 85	— 54	— 174	— 8,3	— 37,3	9 23	— 14	— 155	— 2,5	— 11,3	8,5 9,0	— 0,42	— 1,90
Стебли и листья	почва гидропоника	239 723	— 484	— 202	— 31,1	— 153,4	56 112	— 56	— 100	— 5,33	— 24,0	50,2 41,0	— 5,70	— 25,60
		458 1726	— 1268	— 277	— 126	— 56,5	32 117	— 85	— 267	— 10,6	— 48,0	41,5 44,5	— 6,30	— 28,30
ВСЕГО	почва гидропоника	728 2534	— 1806	— 248	— 737	— 3318	97 252	— 155	— 160	— 11,0	— 49,4	100 100	— 0,17	— 0,76

Таблица 2

Водопотребление в гидропонических и почвенных условиях в течение вегетационного периода (средние за 1973—1977 гг.)

Показатели водопотребления	Почва	Гидропоника
Расход воды на 1 га, м ³	8100*	14000
Расход воды для образования 1 ц свежего урожая плодов, м ³	18,0	8,1
Расход воды на образование 1 ц сухой биомассы, м ³	83,5	55,5
Потребление воды 1 растением, (водопотребность)	202	175

* Временные нормы и сроки поливов сельскохозяйственных культур для районов Арм. ССР. Ереван—1969 г.

Таблица 3

Содержание питательных элементов и их вынос с растением помидора в условиях открытой гидропоники и почвы (средние за 1974—1977 гг.)

Органы растений	Способ производства	Содержание, % от сухого вещества			Вынос, кг га				Сумма РК, кг/ц
		N	P	K	N	P	K	NPK	
Корни	почва	1,3	0,2	2,0	12	2	18	32	3,5
	гидропоника	1,5	0,3	2,1	34	7	48	89	3,9
Стебли и листья	почва	1,4	0,3	1,7	78	17	95	190	3,4
	гидропоника	1,8	0,4	2,9	202	45	325	572	5,1
Плоды (красные и зеленые)	почва	2,5	0,4	2,7	80	13	86	179	5,6
	гидропоника	2,9	0,5	3,0	339	58	351	748	6,4
ВСЕГО	почва	—	—	—	170	32	199	401	4,1
	гидропоника	—	—	—	575	110	724	1409	5,5

Таблица 4

Вынос NPK в сумме одним растением помидора в условиях открытой гидропоники (средние за 1974—1977 гг. на одно растение)

Способ производства	Корни	Стебли и листья	Плоды	Всего
Почва	0,80	4,76	4,50	10,05
Гидропоника	1,10	7,10	9,35	17,55

массы плодов расход суммы NPK в гидропонике 6,4 кг, на почве—5,6 кг.

Для гидропонических сред представляют научно-практический интерес расчеты расхода питательных элементов на единицу подпитываемой площади и их вынос с растениями с данной поверхности (табл. 5).

Данные табл. 5 показывают, что в гидропонической среде количество NPK, вносимое нами, в 2, 3 раза больше, чем то, что выносятся урожаем.

Эти данные привели нас к заключению о том, что существует возможность сокращения количества употребляемых элементов в гидро-

поникуме. Еще до получения этих данных (с 1965 года), по предложению Давтяна [2], в системе подачи питательного раствора пользовались следующей схемой: после употребления 1 бака маточного раствора (800 л) 100-кратного концентрата питательного раствора в течение 2—3-х дней подавалась чистая вода. По этой схеме растения во время активного роста (июнь, июль, август) 10—16 дней в месяц получали питательный раствор и 14—20 дней—чистую воду, т. е. за весь летний период растения получали в течение 48—49 дней раствор и 42—43 дня—воду.

С 1978 г. начали применять новую систему подачи питательного раствора, при которой удлиннили период подачи чистой воды (после расхода 1 бака маточного раствора в течение 2—3 дней растения 4 дня получали чистую воду). По данной схеме в период активного роста (июнь, июль, август) растения 30—31 день получали питательный раствор и 50—61 день—воду. Таким образом, расход питательных элементов на приготовление питательного раствора сократился примерно в 1,6 раза. Применение этой системы не отразилось на урожайности плодов (табл. 4), а между тем вместо 329 г NPK на 1 м² было израсходовано 207 г. Вероятно, существуют и дальнейшие возможности уменьшения расхода NPK.

Таблица 5

Коэффициент использования питательных элементов в течение вегетативного периода растением помидора (крупноплодной линии) в условиях открытой гидропоники (средние за 1975—1977 гг.)

Показатели	N	P	K	NPK
Общий расход элементов на 1 м ² подпityваемой площади	106	49	174	329
Вынос элементов с растением с 1 м ² подпityваемой площади	58	11	73	142
Коэффициент использования питательных элементов в гидропоникуме (вынос в г/расход, г)	0,5	0,2	0,4	0,4

Полученные коэффициенты полезного действия питательных элементов в производственном гидропоникуме при выращивании помидора показывают, что еще недостаточно используются возможности замкнутого цикла подачи и обратного стока питательного раствора в системе питания растений в беспочвенной среде. Вероятно, существуют технические недостатки (потеря раствора: фильтрация и образование щелей в бетонных лотках, утечки с вентилей). И, наконец, одной из основных причин является поглотительная способность наполнителя [3]. Все эти предположения требуют дальнейших исследований с помощью вегетационных опытов, которые позволяют глубже изучать процессы, происходящие в цикле подачи и обратного стока растворенных питательных элементов в гидропоникумическом производстве.

Таким образом, продуктивность растений помидора в условиях открытой гидропоники в 1,7 раза больше, чем на почве. Выход сухого

вещества одним (отдельно взятым) растением в условиях гидропоники больше на 30,2% по сравнению с почвенным контролем, а с урожаем плодов—на 82,5%. Расход воды в гидропонике на 73% больше, чем в почве, однако водопотребление на образование 1 ц сухого вещества общей биомассы меньше на 53%.

Институт агрохимических проблем и гидропоники
АН АрмССР

Поступило 10.VII 1980 г.

ԼՈՒԻԿԻ ԲՈՒՅՍԻ ԱՐԴՅՈՒՆԱՎԵՏՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՍՆՆԴԱՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱՐՏԱԾՈՒՄԸ ԲԱՅՈԹՅԱ ՀԻՐՈՊՈՆԻԿԱՅԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Գ. Ս. ԴԱՎԹՅԱՆ, Մ. Ա. ԲԱԲԱԽԱՆՅԱՆ, Օ. Բ. ԳԱՍՊԱՐՅԱՆ

Լուիկի բույսի արդյունավետությունը (1 բույսի հաշվով) 1,7 անգամ դե-
րազանցում է հողային ստուգիչին:

Չոր նյութի ելը մեկ բույսից (առանձին վերցրած հիդրոպոնիկայում)
30,2% բարձր է հողային ստուգիչի համեմատությամբ, իսկ պտղի բերքի մի-
ջոցով այն հասնում է 82,5%-ի:

Հետաքրքրական է, որ հիդրոպոնիկայի սկսմանն երում, 1 հեկտարի վրա
ջրի ծախսի մեծացմանը զուգընթաց, 1 ցենտներ բերքի առաջացման վրա
ծախսվող ջրի քանակը 53 տոկոս նվազում է:

PRODUCTIVITY AND REMOVAL OF NUTRIENT ELEMENTS OF TOMATO PLANTS UNDER OPEN-AIR HYDROPONICS

G. S. DAVTYAN, M. A. BABAKHANYAN, O. B. GASPARYAN

Productivity of tomato, removal and expense of nutrient elements
and water on yield unit formation under comparative conditions of hyd-
roponics and soil have been studied.

The increase of hydroponic plant productivity as well as more eco-
nomical water expense per yield unit formation have been exposed.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гаспарян О. Б. Сообщения ИАПНГ АН АрмССР, 14, 114—123, Ереван, 1974.
2. Давтян Г. С., Кейджян К. Т. Сообщения ИАПНГ АН АрмССР, 6, 18—80, Ереван, 1965.
3. Давтян Н. Г. Сообщения ИАПНГ АН АрмССР, 6, 95—103, Ереван, 1965.
4. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1973.
5. Микаелян Л. Н. Сообщения ИАПНГ АН АрмССР, 7, 25—32, Ереван, 1967.

ВИДЫ SEPTORIA, ПАРАЗИТИРУЮЩИЕ НА ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЯХ ИЗ СЕМ. LAMIACEAE, РАСПРОСТРАНЕННЫЕ В СССР

Д. И. ТЕТЕРВНИКОВА-БАБАЯН

Нашими исследованиями установлено, что в СССР на лекарственных растениях из сем. Lamiaceae распространено 14 видов и 2 варианта паразитных грибов из рода *Septoria*. В Армянской ССР из них отмечено 9 видов и 2 вариации, из них один описан нами как новый для науки. В статье приведены подробные описания всех изученных видов.

Многолетняя монографическая обработка грибов из рода *Septoria*, паразитирующих на растениях в СССР, показала, что многие из них обитают на представителях сем. Lamiaceae (губоцветных), обладающих лекарственными свойствами. При этом наблюдается пятнистость и преждевременное усыхание листьев, что ведет к обеднению их алкалоидными и другими лекарственными веществами и к снижению качества лекарственного сырья.

Нашими исследованиями в Советском Союзе выявлено 14 видов и 2 вариации *Septoria*, поражающих лекарственные и близкие к ним растения из сем. губоцветных. Следует отметить, что большинство облигатных паразитов, какими являются виды *Septoria*, имеют специализацию по родам питающих растений, т. е. поражают практически все или почти все виды данного рода растений. Поэтому потенциально огромную опасность представляют представители *Septoria*, встречающиеся не только на самом лекарственном виде, но и на всех вообще видах данного рода, тем более, что летом в воздухе обычно имеется массовый запас инфекции в виде конидий. Потому в данной статье приведены материалы по грибам из рода *Septoria*, обитающим не только на лекарственных, но и на других близких видах тех же родов растений.

Сведения собраны при обработке материалов крупнейших микологических гербариев нашей страны—Всесоюзного института защиты растений (ВИЗР), Ботанического института АН СССР (БИН), а также гербариев, полученных из научных учреждений и кафедр разных республик СССР, собственных сборов и литературных данных.

Среди приведенных в статье 14-ти видов и 2-х вариаций 9 видов и 2 вариации распространены также в Армянской ССР, один из видов—ранее был описан нами как новый для науки.

Ниже приведены описания видов с указанием растений-хозяев и распространения в СССР.

На видах *Ajuga* — живучки.

1. *Septoria ajugae* Ranojev. — Ann. Mycol., XII. 1914:408; [10], XXV, 1931; [1], III, 1970:504.

Пятна округлые или неправильные, диам. до 7 мм, черно-фиолетовые, потом в середине беловатые, с черно-фиолетовым ободком. Пикниды на верхней поверхности листа, рассеянные, черные, шаровидно-приплюснутые, диам. 50—110 мкм, прорывающиеся широким круглым устьищем диам. до 43 мкм, с оболочкой плектенхиматического строения; конидии нитевидные, прямые или изогнутые, с заостренными концами, с 1—3 не очень ясными перегородками, 30—65×0,75—1,5 мкм.

На листьях *A. genevensis* L. (лекарственное) *A. laxmanii* Benth *A. multiflora* Bge.

Распространение по СССР: РСФСР: Белгородская, Воронежская, Курская области, Ставропольский, Приморский края, Украинская, Армянская [5] ССР.

Номенклатура и синонимика данного вида подробно изучены Мельником [3]. Им бесспорно установлен приоритет названия *S. ajugae* Ranojev. Выяснено также, что омонимы этого названия — *S. ajugae* Bond. и *S. ajugae* Hollos являются в то же время и синонимами его; *S. ajugae* Utkin — nomen nudum.

На видах *Ballota* — белокудренника.

2. *Septoria balloticola* (Fr.) All. — Ber. Dtsch. bot. Ges., IV, 1896:40 [10], XII, 1894:64.

Syn.: *Septoria lamii* var. *ballotae* Massal. — Bull. Soc. Bot., 1900:258.

Пятна мелкие, беловатые, диам. до 1 мм, круглые или неопределенные, с тонким темным ободком и пурпуровым ореолом. Пикниды на верхней поверхности листа, одиночные в центре пятна, желтые или светло-коричневые, немного выдаются из-под эпидермиса, шаровидные, 60—105 мкм в диам., с тонкой перепончатой оболочкой прозенхиматического строения, вокруг устьища более темноокрашенные, с круглым устьищем диам. 15 мкм. Конидии тонконитевидные, прямые или слегка изогнутые, на концах заостренные, без перегородок, 25—50×1 мкм.

На листьях *Ballota nigra* L. (лекарственное).

Распространение по СССР: РСФСР — Белгородск. обл., Ставропольский край.

На видах *Betonica* — буквицы.

3. *Septoria erevanica* D. Bab. et Simonian — [11]:447.

Пятна мелкие, округло-угловатые, 0,2—0,5 см в диам., темно-пурпурово-бурые, расположены по краям листа, иногда сливаются. Пикниды на верхней поверхности листа, густорассеянные, шаровидные, погруженные, 50—100 мкм в диам., с толстой оболочкой невнятного строения, с округлым устьищем. Конидии тонконитевидные или нитевидные, изогнутые или прямые, без перегородок, с заостренными концами, 30—73×0,8—1,7 мкм.

На листьях *Betonica officinalis* L. (лекарственное), *B. grandiflora* W., *B. peraucta* L.

Распространение по СССР: РСФСР—Воронежская обл., Кабардино-Балкарская АССР, Армянская ССР [11].

На видах *Brunella* — черноголовки.

4. *Septoria brunellae* Ell. et Harkn.— Journ. Mycol., 1885, 1:6; [10]; X, 1892:375; [8], 11:98.

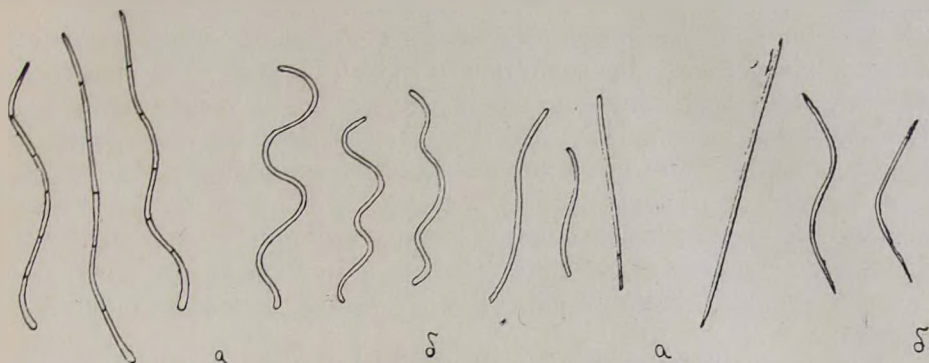


Рис. 1. Конидии видов *Septoria*: а *S. brunellae* Ell. et Harkn., б *S. lavandulae* Desm.

Рис. 2. Конидии: а *S. melissae* Desm.; б *S. menthae* Oud.

Пятна почти черные, с коричневым ободком, сливающиеся, иногда охватывают целые листочки. Пикниды равномерно рассеяны на верхней стороне листа, полупогруженные, прорываются устьищем неправильной формы, шаровидные, диам. 100–200 мкм, устьища диаметром 16–20 мкм, оболочка пикнид ржаво-коричневая, плектенхиматическая, вокруг устьища более плотная и темная. Конидии тонкобулавовидные, изогнутые, на узком конце заостренные, на другом—закругленные, бледно-коричневатые в массе, со многими перегородками, 40–75×1–2 мкм.

На *Brunella vulgaris* Moench.

Распространение по СССР: РСФСР—Архангельская, Ленинградская, Ярославская, Тамбовская, Пермская, Воронежская, Орловская, Амурская (герб. БИН), Тульская, Белгородская области, Ставропольский, Алтайский края; Украинская, Молдавская, Эстонская, Литовская (гербарий БИН), Латвийская, Казахская, Грузинская, Азербайджанская, Армянская ССР [4].

Отмечен пока на данном виде *Brunella*, но опасен и для других, в частности лекарственных видов этого рода.

На видах *Eremostachys* — эремостахиса.

5. *Septoria eremostachydis* Kuznetzova et Byzova — [7], 316.

Пятна круглые, беловато-зеленые до светло-серых. Пикниды с двух сторон листа, рассеянные, погруженные, шаровидные или эллиптические, 94–125×78–118 мкм, с круглым устьищем диам. 20–25 мкм, с оливково-коричневой плектенхиматической оболочкой. Конидии от нитевидных до цилиндрических, прямые или изогнутые, с закругленными концами, 21–59×1,5–3 мкм.

На *Eremostachys speciosa* Rupr. (лекарственное) и *E. septentrionalis* (M. Pop.) Gelosk.

Распространение по СССР: Казахская ССР.

На видах *Lavandula* — лаванды.

6. *Septoria lavandulae* Desm.—Ann. Sci. Nat., XX, 1853:86; [10], III, 1884:537; [1], 519.

Пятна многочисленные, буроватые, потом белые, сухие, круглые или неправильные, с приподнятым пурпуровым краем. Пикниды на верхней поверхности листа, редкорассеянные, погруженные, потом прорывают эпидермис широким устьищем, шаровидные, при высыхании вогнутые, диам. 45—80 мкм, темно-бурые, с плектенхиматической оболочкой. Конидии нитевидные или тонкоцилиндрические, червеобразно изогнутые, с закругленными концами, с несколькими каплями жира, без перегородок, редко—с одной, 18—35×1,5—2 мкм.

На листьях *Lavandula officinalis* L. (лекарственное), *L. spica* L., *L. vera* L.

Распространение по СССР: РСФСР—Украинская (Крым), Молдавская, Латвийская ССР.

На видах *Melissa* — мялисы.

7. *Septoria melissae* Desm.—21 Not., 4:3; [10], III, 1884:539; [5]:91.

Пятна темно-коричневые до черноватых, ограниченные, угловатые или неправильные, очень многочисленные, часто покрывают собою всю листовую пластинку. Пикниды на верхней стороне листа, рассеянные, вросшие, немного выдаются устьищем, шаровидные, потом вогнутые, диам. 65—100 мкм, с толстой черной оболочкой и серой внутренней тканью. Конидии нитевидные, прямые или немного согнутые, без перегородок, с закругленными концами, бледно-зеленоватые, 28—38×1,5 мкм.

На листьях *Melissa officinalis* L. (лекарственное).

Распространение по СССР: Азербайджанская, Грузинская, Армянская ССР [5].

На видах *Mentha*—мяты.

8. *Septoria menthae* Oud.—Nederl. Kruidk. Arch., II, 1875:100; [10], III, 1884:538; [8], II, 1917:107.

Syn.: *Septoria menthae* Sacc.—Michelia, II, 1881:345; *S. menthicola* Sacc. et Letendre — [10], III, 1884:539.

Пятна черновато-коричневые, потом темно-серые или беловатые, круглые или угловатые, с черным ободком. Пикниды на верхней поверхности листа, одиночные или по несколько в центре пятна, погруженные, конусообразные, 100—120 мкм в диам., светло-бурые, с широким устьищем. Конидии нитевидные или тонкоцилиндрические, игловидные, с заостренными концами, прямые или слабоизогнутые, без перегородок, или с неясными, 26—60×1—2 мкм.

На листьях *Mentha arvensis* L., *M. longifolia* (L.) Huds. (лекарственные), *M. aquatica* L., *M. aurea* L., *M. austriaca* L., *M. dahurica* Fisch., *M. halpocalyx* Briquet., *M. interrupta* Boiss., *M. silvestris* L.

Распространение по СССР: РСФСР: Архангельская, Вологодская, Ленинградская, Псковская, Тамбовская, Воронежская, Амурская, Тюменская (герб. БИН), Белгородская области, Ставропольский край, Карельская АССР; Украинская, Эстонская, Латвийская, Казахская, Киргизская, Армянская ССР [3].

На видах *Origanum*—душицы.

9. *Septoria origanicola* All.—Ber. Bayr. Bot. Ges., IV, 1896:35; [10] XIV, 1899:975; [5]:91.

Пятна крупные, сливающиеся, сплошные, темно-коричневые, почти черные, иногда занимают всю пластинку листа. Пикниды на верхней поверхности листа, мелкие, погруженные и едва выдающиеся верхней частью из-под эпидермиса, рассеянные, темно-коричневые, шаровидные, диам. 40—60 мкм, с оболочкой неясного строения, с небольшим круглым устьцем. Конидии игловидные или нитевидные, с заостренными концами, прямые или слабоизогнутые, со многими каплями жира, 40—70×1—2 мкм.

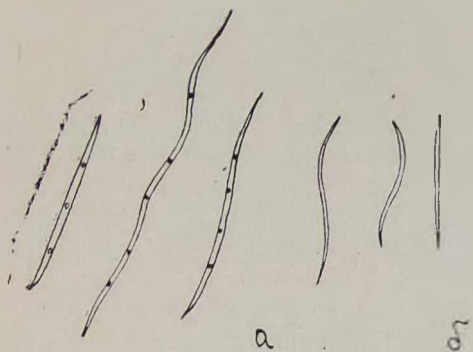


Рис. 3. Конидии: а. *S. origanicola* All. б. *S. origanicola* All. var. *majoranae* Bus.

На листьях *Origanum vulgare* L. (лекарственное) и *O. tyttanthum* Gontsch.

Распространение по СССР: РСФСР—Воронежская обл., Алтайский край, Кабардино-Балкарская АССР, Украинская, Эстонская, Казахская, Узбекская, Армянская ССР [5].

10. *Septoria origanicola* All. var. *majoranae* Bas.—Hedwigia, 190:327; [10], XVI, 1901:966.

Данная вариация отличается конидиями почти вдвое меньшей длины, чем у *S. origanicola* All., в остальном обе формы сходны.

На листьях *Origanum vulgare* L. (лекарственное).

Распространение по СССР: Армянская ССР.

На видах *Salvia*—шалфея.

11. *Septoria salviae* Pass.—Fung. Parm. Septor., 1879, № 98; [10], III, 1884:540; [6]:112.

Пятна красновато-коричневые, потом белые, мелкие, неправильные, ограниченные жилками, с темно-бурой каймой и без нее, диам. 1 мм, в центре часто продырявливаются. Пикниды на обеих сторонах листа,

рассеянные, погруженные, ржаво-коричневые, шаровидные, диам. 50—105 мкм, с довольно крупным устьищем и тонкой плотной плектенхиматической оболочкой. Конидии цилиндрические или булавовидные с за-

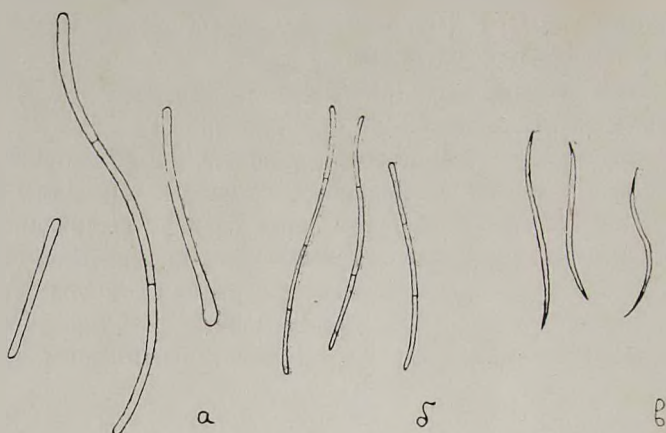


Рис. 4. Конидии видов *Septoria* на шалфее (*Salvia*): а. *S. salviae* Pass.; б. *S. salviae* Pass. var. *sclarea* Massal.; в. *S. salviae-pratensis* Pass.

кругленными концами, прямые или слабоизогнутые, без перегородок, некоторые с 2—3, с зернистым содержимым, бледно-зеленоватые, 30—85×2—3 мкм.

На листьях *Salvia glutinosa* L., *S. verticillata* L., *S. officinalis* L. (лекарственные) *S. lilacinocoerulea* Nevsky, *S. nemorosa* L., *S. nutans* L., *S. pratensis* L., *S. schmalhauseni* Rgl., *Salvia* sp.

Распространение по СССР: РСФСР—Воронежская, Курская, Белгородская обл., Ставропольский край, Кабардино-Балкарская АССР; Украинская, Молдавская, Эстонская, Казахская, Узбекская, Киргизская, Туркменская, Армянская ССР [11].

12. *Septoria salviae* Pass. var. *sclarea* Massal.—Atti Ac. Scient. Med. et Nat. Ferari, XXXIV, 1910:10; [10], XXII, 1913:1103; [5]:141.

Пятна мелкие, угловатые, коричневые, потом в центре почти белые, диам. 1—3 мм. Пикниды на верхней поверхности, рассеянные, полупогруженные, коричневые, шаровидные или приплюснутые, диам. 70—90 мкм, с широким устьищем и перепончатой оболочкой неясной структуры. Конидии тонко-нитевидные, прямые или слабоизогнутые, с каплями жира, с 2—3 перегородками, на концах закругленные. 45—66×1 мкм.

На листьях *Salvia nemorosa* L., *S. sclarea* L., *Salvia* sp.

Распространение по СССР: РСФСР—Воронежская обл.; Украинская (Крым), Армянская ССР [5].

13. *Septoria salviae-pratensis* Pass.—Journ. hist. Nat., 1885, IV:16; [10], X, 1892:375; [8]:769.

Пятна коричневые, с более темным ободком, округлые или угловатые, некрупные. Пикниды на верхней поверхности, реже—на нижней, густорассеянные, погруженные, шаровидные или чечевичеобразные.

диам. 45—110 мкм, с маленьким незаметным устьищем, черные или бурые, с оболочкой невнятного строения. Конидии нитевидные, без перегородок, прямые или слегка изогнутые, с заостренными концами, 28—35×1,5 мкм.

На *S. verticillata* L. (лекарственное), *S. deserta* Shang, *S. nemotosa* L., *S. nutans* L., *S. pratensis* L., *Salvia* sp.

Распространение по СССР: РСФСР—Тульская, Воронежская, Белгородская, Омская обл., Ставропольский край; Украинская, Эстонская, Казахская, Армянская, [5], Грузинская ССР.

Оба вида и вариация *Septoria*, встречающиеся на шалфеях, в общем, близки друг к другу по пятнам и по устройству пикнид: их отличие в строении и размерах конидий.

На видах *Stachys* — чистеца.

14. *Septoria stachydicola* Sacc.—[8]:114.

Syn.; *Septoria stachydicola* Hollos—*Mathem. es Term. Kozlem Madjar Tudoman Akad.*, XXXV, I, 1926:55.

Пятна округлые, диам. 1—2 мм, темно-пурпуровые, с более темным ободком. Пикниды на верхней поверхности листа, по 1—3 в центре пятна, погруженные, яйцевидные или шаровидные, диам. 80—135 мкм, с толстыми стенками плектенхиматического строения, с маленьким выпуклым прорывающимся устьищем. Конидии тонкоцилиндрические или цилиндрические, прямые или изогнутые с закругленными концами, с 1—5 перегородками, 45—80×2—2,5 мкм.

На листьях *Stachys palustris* L.

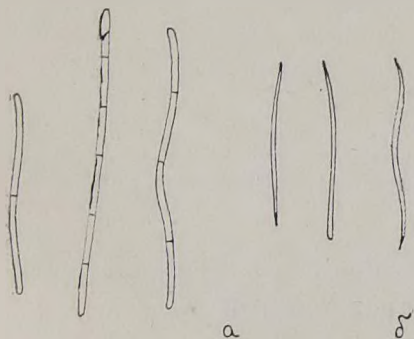


Рис. 5. Конидии видов *Septoria* на чистеце (*Stachys*): а. *S. stachydicola* Sacc.; б. *S. stachydis* Rob. et. Desm.

Распространение по СССР: РСФСР—Кировская, Ярославская обл.

Отличается от следующего вида (*S. stachydis* Rob. et Desm.) характером пятен, формой конидий, вдвое большей их длиной и большим числом перегородок.

15. *Septoria stachydis* Rob. et Desm.—*Ann. Sci. Nat.*, 14, Not.⁹ 1847, VIII:19; [10], III, 1884:539; [8]:114.

Пятна довольно крупные, округло-угловатые, диам. до 10 мм, ограниченные жилками, темно-зеленые, почти оливковые, потом засыхают, в центре белеют, продырявливаются. Пикниды на верхней поверхности листа, рассеянные, полупогруженные, шаровидные, диам. 60—165 мкм,

светло-бурые, с тонкой плектенхиматической оболочкой, несколько темнее окрашенной вокруг округлого устьица разной величины (от 6 до 40 мкм). Конидии нитевидные, прямые или изогнутые, одноклетные или с очень неясными перегородками, на концах заостренные (иногда на одном конце), 30—40×1—2 мкм.

На *Stachys silvatica* L. (лекарственное), *S. annua* L., *S. palustris* L., *S. recta* L., *Stachys* sp.

Распространение по СССР: РСФСР—Кировская, Ленинградская, Ярославская, Курская, Воронежская, Тамбовская, Псковская, Белгородская обл., Ставропольский, Алтайский, Хабаровский (герб. БИН), края, Урал, Кабардино-Балкарская, Татарская (герб. БИН), Башкирская АССР; Украинская, Эстонская, Латвийская, Казахская, Узбекская, Армянская ССР [5].

На видах *Teucrium*—дубровника.

16. *Septoria teucrii* Sacc.— *Michelia* I, 1878:184; [10], III, 1884:541; [8], 133 (101 и 133 и 134 *S. scorodoniae* Pass.).

Syn.: *Septoria scorodoniae* Pass.— *Miscell.* Mycol. № 2243.

Пятна округлые, до 3 мм в диам., красновато-коричневые, белеющие в центре, с бурой каймой. Пикниды редкие, на верхней поверхности листа по несколько на пятне, погруженные, прорывают эпидермис верхушкой, точковидно-чечевицеобразные, 80—90 мкм в диам., с устьищем, диам., 20—50 мкм, с плектенхиматической светло-бурой оболочкой, более темной вокруг устьища. Конидии линейные, изогнутые, тупые на двух концах, без перегородок, 28—36×1—2 мкм.

На *Teucrium chamaedris* L. (лекарственное), *T. hyssanicum* L., *T. scordioides* Schreb.

Распространение по СССР: Украинская (Крым), Эстонская, Азербайджанская ССР.

Ереванский государственный университет,
кафедра ботаники

Поступило 4.VIII 1980 г.

LAMIACEAE ՀԵՏԱՆԻՔԻ ԴԵՂԱԲՈՒՅՍԵՐԻ ՊԱՐԱԶԻՏՈՂ SEPTORIA ՅԵՂԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԸ ՍՈՎԵՍՏԱԿԱՆ ՄԻՈՒԹՅՈՒՆՈՒՄ

Դ. Ն. ՏԵՏԵՐԵՎՆԻԿՈՎԱ-ՔՍԵՍՅԱՆ

Մեր ուսումնասիրություններից պարզվել է, որ Սովետական Միությունում Lamiaceae ընտանիքի բույսերի վրա տարածված են *Septoria* ջեղի 14 տեսակ և 2 ալլատեսակ սնկեր: Դրանցից Հայաստանում նշված են 9 տեսակ և 2 ալլատեսակ: *Septoria erevanica* D. Bab. et. Simonian-ը գիտության համար նոր տեսակ է: Հոգվածում մանրամասն տրվում է ուսումնասիրված բոլոր տեսակների նկարագիրը:

SEPTORIA SPECIES PARASITING ON DRUG PLANTS OF LAMIACEAE FAMILY AND DISTRIBUTED IN THE USSR

D. N. TETEREVNIKOVA—BABAYAN

On drugplants of the *Lamiaceae* family in the USSR are distributed 14 species and 2 variations of parasitic fungi of the genus *Septoria*. They provoke desiccation of the plant leaves. 9 species and 2 variations are detected in the Armenian SSR. One of the species (*Septoria erevanica* D. Bab. et Simonian) is a new one. Detailed descriptions of all the mentioned taxons are presented.

ЛИТЕРАТУРА

1. Визначник грибів України, III, Київ, 1971.
2. Марланд А. Г. Ученые записки Тартусск. гос. ун-та, сер. биол. наук, вып. 4, Тарту, 1948.
3. Мельник В. А. Новости систематики низших растений. Л., 1966.
4. Симонян С. А. Паразитные грибы на растениях Ботанических садов Армянской ССР, Ереван, 1965.
5. Тетереvникова-Бабаян Д. Н. Обзор грибов из рода *Septoria* на растениях Армянской ССР, Ереван, 1962.
6. Тетереvникова-Бабаян Д. Н., Симонян С. А. Биолог. ж. Армении, 29, 10, 1966.
7. Флора споровых растений Казахстана, 5, 3, Алма-Ата, 1970.
8. Ячевский А. А. Определитель грибов. II. Петроград, 1917.
9. Allescher A. Sphacropsidales in Rabh. Krypt. Fl. Deutschl., Oesterr u. d. Schweiz VI, Leipzig, 1901.
10. Saccardo P. Sylloge fungorum. 3—25, Patavia, 1884--1931.
11. Teterevnikova-Babayan D. N., Simonian S. A. Studii si cercetari de Biologie, 16, 5, Bucuresti, 1964.

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
ЖИВОТНЫХ В АРМЕНИИ

С. К. КАРАПЕТЯН

За последние 20 лет физиология сельскохозяйственных животных развивалась в следующих основных направлениях: исследование механизмов действия разных источников лучистой энергии на воспроизводительную функцию и постэмбриональное развитие сельскохозяйственных животных, комплексное изучение химического состава и питательной ценности новых источников белково-витаминных кормов, исследование нейро-гуморальной регуляции физиологических функций сельскохозяйственных животных и птиц, изучение путей дальнейшего усовершенствования генетических и продуктивных качеств кур ереванской породы, продление продолжительности продуктивной жизни домашней птицы, исследование механизмов терморегуляции организма сельскохозяйственных животных.

Ключевые слова: сельскохозяйственные животные, физиология, этапы развития.

В Армении физиология сельскохозяйственных животных как наука сформировалась после установления Советской власти—в 1930 годах. Но широкий размах и научное признание она получила начиная с 50-х годов, когда в Институте физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР по нашей инициативе была создана экспериментальная лаборатория, а несколько позже—экспериментальная база в составе лаборатории.

Результаты уже первых лет научной деятельности лаборатории убедительно показали, что искусственное удлинение светового дня стимулирует воспроизводительную функцию домашних птиц, активизирует деятельность их нейро-эндокринных функций, усиливает обмен веществ и активность пищеварительного тракта, в результате чего годовая яйценоскость кур повышается на 20--25% [18]. Решением Министерства сельского хозяйства СССР этот метод, предложенный нами еще в 1953 г., был внедрен в птицеводческие хозяйства страны как важный фактор стимуляции продуктивности домашней птицы. Последующими экспериментами было подтверждено, что удлиненная световая экспозиция в оптимальных пределах (15--16 ч) положительно действует также на условнорефлекторную деятельность птиц [9].

В научной деятельности лаборатории тех лет значительное место занимали исследования, посвященные выяснению роли разных отделов центральной нервной системы в нейро-эндокринной регуляции репродуктивных функций птиц. Было показано, что частичная перерезка спинного мозга, одностороннее или двустороннее удаление, или частичная

экстирпация коры больших полушарий головного мозга птиц приводит к временному нарушению их воспроизводительной функции [35, 36].

Рядом других серий исследований было показано, что в процессе эволюции позвоночных животных постепенно возрастает степень участия переднего мозга в функции размножения [25]. Большое внимание было уделено влиянию рентгеновских и ультрафиолетовых лучей на воспроизводительную функцию животных и птиц. Исследованиями было показано, что малые дозы рентгеновских лучей (4—20 р) стимулируют яйцеобразование и яйцекладку птиц, а большие (100—500 р) подавляют эти функции, а также приводят к некоторым морфологическим изменениям покровного зачаткового эпителия яичника [16]. Новая серия исследований показала, что у птиц определенная интенсивность (3—5 мин) ультрафиолетового облучения полностью заменяет витамин Д, увеличивает выводимость цыплят на 6,7%, повышает средний суточный привес на 9,2—12,9%, а яйценоскость до 36,5% [22].

Первые шаги по изучению генофонда домашней птицы в Армении показали, что хотя местные куры были хорошо приспособлены к природно-климатическим условиям различных сельскохозяйственных зон республики, однако годовая яйценоскость их была крайне низка, не превышала 60—70 яиц, они страдали резко выраженной сезонностью, неслись всего 3—4 месяца (март—июнь). Масса яйца не превышала 50—52 г. Живая масса составляла 1,3—1,4 кг.

Экспедиционные обследования окончательно убедили, что во всех с.-х. зонах республики они в массе низкопродуктивны, живая масса одной птицы не превышала 1400—1500 г. Следует, однако, отметить, что наряду с этими недостатками, как показали разносторонние исследования, местная (аборигенная) птица отличалась высокими мясными качествами, жизнестойкостью и приспособленностью к резко континентальным условиям Армении. Отдельные особи отличались исключительно высокой яйценоскостью, что было особенно ценным. Среди них оказалась курица, № 1071, которая даже на 4-м году жизни (т. е. в то время как куры обычно перестают нестись еще на 2-м году жизни) снесла 191 яйцо с нормалью для местных кур массой.

Наряду с такой высокой яйценоскостью, она обладала крепкой конституцией. Исключительно ценной биологической особенностью этой особи оказалась ее способность устойчиво передавать потомству свои биолого-генетические качества. Вот эта прославленная особь и стала основоположницей новой породы, которая в 1974 г. была утверждена Министерством сельского хозяйства СССР с присвоением ей названия «ереванская». Порода эта получила широкое распространение в республике и в ряде районов Азербайджана и Грузии.

Сотрудниками лаборатории были получены положительные результаты при скрещивании производителей высокожирномолочной (5,5—6,0%) джерсейской породы с коровами бурой кавказской породы (3,7—3,9%) с целью получения животных, сочетающих положительные качества исходных пород, в частности высокую жирномолочность и бел-

Таблица 1

Содержание белка и жира в молоке коров-помесей и коров кавказской бурой породы

Группа коров	n	Лактация	Удой, кг		Белок, %		Жир, %		Белок, %	Молочного жира г	На 100 г жира г белка
			M $\pm$ m	C	M $\pm$ m	C	M $\pm$ m	C			
Коровы—помеси	54	I	2509 $\pm$ 112,5	18,1	3,94 $\pm$ 0,04	6,4	4,68 $\pm$ 0,05	7,3	98,8	117,4	84,1
	40	II	2987 $\pm$ 108,7	17,9	3,92 $\pm$ 0,04	6,1	4,72 $\pm$ 0,04	7,5	117,1	140,9	83,1
	30	III	3305 $\pm$ 126,5	18,5	3,96 $\pm$ 0,03	5,9	4,78 $\pm$ 0,05	7,7	130,9	157,9	82,9
	124	I—II—III	2933 $\pm$ 47,3	17,8	3,94 $\pm$ 0,03	5,8	4,73 $\pm$ 0,04	6,9	115,6	138,7	83,3
Коровы—сверстницы кавказской бурой породы	20	I	2391 $\pm$ 109,9	21,2	3,43 $\pm$ 0,05	5,9	3,81 $\pm$ 0,04	6,5	82,0	91,1	90,0
	20	II	2935 $\pm$ 111,7	18,9	3,44 $\pm$ 0,03	5,8	3,91 $\pm$ 0,05	5,9	100,9	114,7	87,9
	10	III	3235 $\pm$ 132,6	22,5	3,42 $\pm$ 0,05	5,5	3,89 $\pm$ 0,06	7,1	110,6	125,8	87,9
	50	I—II—III	2853 $\pm$ 102,7	20,3	3,43 $\pm$ 0,04	5,1	3,88 $\pm$ 0,05	6,3	97,8	110,7	88,3
Разница в пользу помесей			+80		+0,51		+0,85		+17,8	+28,0	—5,0

Таблица 2

Влияние внутривенного введения норадреналина на сосудистую терморегуляторную реакцию и на другие показатели теплообмена организма

Раствор	Температура ка-меры в начале сосудистой реак-ции	Температура "закрытого" уха в начале сосуди-стой реакции	Ректальная тем-пература в нача-ле сосудистой реакции	Латентный пе-риод сосудистой реакции	Продолжитель-ность сосудистой реакции, мин	ΔT "закрытого" уха в период со-судистой реак-ции]	ΔT "закрытого" уха в период со-судистой реак-ции, мин	ΔT ректальной температуры в период сосуди-стой реакции	ΔT ректальной температуры в период сосуди-стой реакции, мин
Физиологический	41,5 $\pm$ 1,2	28,86 $\pm$ 0,45	38,62 $\pm$ 0,39	64,0 $\pm$ 6,3	10,1 $\pm$ 1,48	7,02 $\pm$ 0,8	0,8 $\pm$ 0,1	0,38 $\pm$ 0,10	0,032 $\pm$ 0,01
Норадреналин	34,6 $\pm$ 1,4	25,10 $\pm$ 0,85	38,65 $\pm$ 0,38	42,2 $\pm$ 5,3	5,4 $\pm$ 1,06	5,94 $\pm$ 0,63	1,18 $\pm$ 0,1	0,33 $\pm$ 0,07	0,048 $\pm$ 0,02
Р	0,001	0,001	0,6	0,01	0,01	0,2	0,05	0,7	0,05

ковость молока. На ферме Ленинаканской селекционной станции было создано высокожирномолочное стадо (свыше 100 голов) помесных коров со средней жирностью молока по стаду 4,8%. Процент жира и белка в молоке коров-помесей значительно выше (соответственно на 0,85 и 0,51), чем у чистопородных сверстниц кавказской бурой породы (табл. 1). Особенно высокоценными являются помесные коровы с малой долей джерсейской крови, имеющие высокие удои (4000—4500 кг) и жирность молока (в среднем 4,9%). Это очень большое достижение. Оплата кормов у помесных коров на 26,2% оказалась выше, чем у чистопородных кавказских бурых сверстниц. Снижение затрат корма на единицу продукции у помесных животных имеет исключительное значение для повышения рентабельности хозяйств [23].

В последние годы научная деятельность лаборатории продолжала углубляться в следующих четырех направлениях. 1. Исследование механизмов действия разных источников лучистой энергии на воспроизводительную функцию и постэмбриональное развитие сельскохозяйственных животных. 2. Комплексное изучение химического состава и питательной ценности новых источников белково-витаминных кормов для стимуляции роста и развития молодняка и повышения яйценоскости несушек. 3. Исследование нейро-гуморальной регуляции физиологических функций сельскохозяйственных животных и птиц и особенностей их высшей нервной деятельности. 4. Изучение путей дальнейшего усовершенствования генетических и продуктивных качеств, а также биологических особенностей кур ереванской породы. Здесь перспективы многообещающие.

Систематические и целенаправленные исследования доказали, что для сельскохозяйственных животных и птиц ценными кормовыми источниками являются отходы винодельческого производства—выжимки, косточки, виноградные листья, дрожжевые осадки. Последние по кормовой ценности не уступают даже ячменю, добавление к основному суточному рациону птиц 4—6% этих отходов повышает среднюю яйценоскость кур на 9%, одновременно улучшаются инкубационные качества яиц, увеличивается живая масса цыплят и укрепляется их жизнестойкость.

Дальнейшие эксперименты показали, что производимый в Армении жидкий и сухой концентрат лизина является ценным источником повышения продуктивности птицы. Добавление этого компонента к рациону увеличивает их яйценоскость до 23 шт., что составляет 9,4%, а живую массу цыплят—до 15,3%. Включение в рацион концентрата лизина благотворно действует также на морфологический состав крови и процесс развития внутренних органов эмбриона [37].

Как показали наши исследования совместно с сотрудниками Института микробиологии АН АрмССР [15], включение в рацион кур-несушек небольшого количества фототрофных бактерий повышает яичную продуктивность на 8,6%, в то же время расход корма на 1 кг яичной массы уменьшается на 17,3%. Одновременно увеличивается содержа-

ние каротина в желтке. Результаты этих исследований открывают дальнейшие перспективы для использования этого нового дополнительного источника кормового белка.

Актуальные по своему народно-хозяйственному значению исследования в последние годы ведутся в лаборатории физиологии размножения с.-х. животных и птиц по проблеме продления продуктивной жизни кур-несушек [19]. Было показано, что программы проведения стрессорной линьки, предлагаемые для кур яичного направления типа леггорн, не оказывают должного эффекта на местную, отселекционированную в мясо-яичном направлении птицу из-за краткосрочности стрессовых условий (3—4 дня). Оригинальной программой для кур ереванской породы является пищевая депривация в течение 8—12 дней с укорочением светового дня до 8 ч в сутки.

Проведение этой программы дало возможность увеличить яйценоскость перепарых кур опытной группы по сравнению с контрольной более чем в 2,5 раза (среднемесячная яйценоскость за 8 месяцев составила соответственно 104,1 и 39,4 яйца) и практически достичь уровня яйценоскости несушек первого года яйцекладки (104,1 и 108,7 соответственно). Экономическая эффективность этой программы очевидна.

В другой серии наших исследований ставилась задача выяснить влияние ультрафиолетового облучения на условнорефлекторную деятельность центральной нервной системы птиц. У подопытных птиц, облученных в течение всего 5 мин, стойкий пищеводвигательный рефлекс на условный и безусловный раздражители вырабатывались после 24 сочетаний, а в контрольной группе после 41. Одновременно специальным экспериментом было установлено, что под действием ультрафиолетовых лучей количество эритроцитов увеличивалось на 17, кислородная емкость крови и гемоглобин—до 25,5, а живая масса вегетативных органов до 20% [14].

Исследование механизмов стимуляции оогенеза при облучении птиц в малой дозе привело нас к выводу о возможном участии гипоталамуса, гемато-энцефалического барьера внутренней текальной оболочки в этом процессе. Было показано, что облучение птиц в дозе 20 р приводит к интенсификации нейросекреторных процессов супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса. Одновременно обнаружился достоверный рост индексов тека-ооцитарных и ядерно-цитоплазматических отношений интерстициальных клеток, свидетельствующий о повышении стероидогенной функции тека. Облучение в малой дозе повышает проницаемость гемато-энцефалического барьера для оваральных гормонов, что увеличивает эффективность нейрогуморальной обратной связи, приводящей к более активной реализации функции гипоталамуса [17, 18].

В другой серии опытов было выявлено, что облучение оплодотворенных яиц дозой 10—75 р периодически активизирует эритропоэтическую и лейкопоэтическую функции эмбриона, увеличивает количество гемоглобина в крови [31]. Одновременно было показано, что облуче-

ние инкубируемых яиц стимулирует рост и развитие желудочно-кишечных органов эмбриона: высота слизистой оболочки железистого желудка в 3—4 раза превышает ее высоту у контрольной группы, а железы в слизистой оболочке желудка распределяются в 2—3 ряда вместо одного [31].

Наши исследования подтвердили, что высокие показатели выводимости цыплят, облученных дозой 75 р, можно объяснить тем, что все отклонения от нормы в ходе эмбрионального развития цыплят к моменту их вылупления восстанавливаются и как компенсация за отставание в дифференцировке некоторых органов энергия роста даже усиливается [32].

Большое внимание в лаборатории уделялось изучению высшей нервной деятельности сельскохозяйственных птиц. Первые опыты в небольшой лаборатории физиологии института животноводства и ветеринарии МСХ АрмССР проводились в 1950-х годах [29]. Было установлено, что обычный (белый) свет активирует, а цветной (монохроматический)—ослабляет высшую нервную деятельность домашних птиц. У птиц, которые получали белый свет, стойкий условный рефлекс вырабатывался при 15—41 сочетаний условных и безусловных раздражителей, а у птиц, получавших цветной (красный, зеленый) свет, он выработался после 75—89 сочетаний. Отрицательный условный рефлекс у первой группы птиц выработался после 54—67 сочетаний, а у второй он не выработался вовсе.

Более глубокие исследования высшей нервной деятельности сельскохозяйственных птиц начали проводить с 1958 г., уже после создания лаборатории физиологии размножения с.-х. животных в составе Института физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР. Эти исследования показали, что в раннем онтогенезе птицы очень радиочувствительны. Облучение 10-дневных цыплят дозой 100 р приводит к длительному подавлению их высшей нервной деятельности и невозможности выработки пищевых условных рефлексов, а при облучении дозой 20 р у цыплят того же возраста через два месяца вырабатываются условные рефлексы [33].

Дальнейшее изучение влияния света на организм птицы еще больше углубило наши представления о благотворном влиянии белого света на видовые особенности условнорефлекторной деятельности птиц. Выяснилось, что сильное укорочение режима светового дня ослабляет высшую нервную деятельность птиц. Заранее выработанные положительные условные рефлексы у кур в таких условиях восстанавливаются медленно (после 11—15 сочетаний), а дифференцировка—после 17 сочетаний. В одинаковых условиях положительные и отрицательные условные рефлексы у перепелок ослабевают в большей степени и восстанавливаются позже—после 17—59 сочетаний. Если у уток пищевые условные рефлексы при 15-часовой длительности светового дня вырабатываются и закрепляются после 4—6 сочетаний, то при 3-часовой они вырабатываются и закрепляются после 8—9 сочетаний.

У гусей в первом случае положительные и отрицательные условные рефлексы вырабатываются после 2—5 сочетаний, а во втором—после 8—15 [4]. В дальнейших исследованиях авторами было показано, что нормальное протекание процессов высшей нервной деятельности строго обусловлено анатомической целостностью гипоталамической области промежуточного мозга. В ходе опытов выяснилось, что у птиц при электролитическом разрушении переднего гипоталамуса временно исчезают заранее выработанные условные рефлексы, но потом постепенно восстанавливаются. Если сначала разрушается передний гипоталамус, то все попытки выработать положительные или отрицательные рефлексы оказываются безуспешными [3].

Другие серии опытов убедительно показали, что укорочение длительности светового дня вызывает замедление ритма биоэлектрической активности разных отделов головного мозга животных, а ее удлинение—учащение ритма [24, 34]. В электрофизиологической лаборатории ведутся ценные нейрофизиологические исследования биоактивности разных областей промежуточного мозга птиц микроэлектродным методом.

В лаборатории проводились и проводятся обширные исследования механизмов нейрогуморальной регуляции репродуктивной функции птиц. Было доказано, что удаление эпифиза в 60—65-дневном возрасте не влияет на нормальный рост птиц, но сильно замедляет рост и развитие семенников, нарушает процесс созревания половых гамет [28]. Дальнейшие исследования подтвердили существование связи между эпифизом, гипоталамо-гипофизарной системой и железами внутренней секреции [39]. Удаление эпифиза у неполовозрелых петушков приводит к значительным сдвигам в функциях гипоталамо-гипофизарной системы. В супраоптическом и аркуатном ядрах гипоталамуса и в гипофизе наблюдаются скопление нейросекрета, накопление секреторного коллоида в щитовидной железе, уменьшение массы надпочечников. Было выяснено, что при двустороннем частичном удалении полушарий головного мозга значительно ухудшается количественный и качественный состав семенной жидкости, одновременно наблюдается атрофия семенников.

Нас особо интересовала роль различных отделов центральной нервной системы в регуляции репродуктивной функции птиц. Экспериментально удалось подтвердить, что полная перерезка спинного мозга у половозрелых кур одновременно с нарушением ряда вегетативных и соматических функций приводит к атрофии генеративных органов. Дальнейшие исследования подтвердили, что после частичного удаления правого или левого полушарий головного мозга яйцекладка кур прекращается только временно и восстанавливается через 10—30 дней. При полном одностороннем удалении полушарий также временно прекращается репродуктивная функция, но в этом случае восстановление значительно затягивается и длится 4—8 месяцев. Однако при полном двустороннем удалении полушарий головного мозга воспроизводительная функция прекращается полностью и безвозвратно. После удаления разных от-

делов головного мозга сильно меняется функция гипоталамо-гипофизарной системы [25]. Наблюдается также накопление большого количества нейросекрета в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах гипоталамуса. Нарушается при этом и азотный обмен. В гипофизе, щитовидной железе, яичнике и яйцеводе понижается количество таких важных незаменимых аминокислот, как цистин, валин, фенилаланин, норлейцин и др., а в генеративных органах на 22—49% снижается также аммиакообразовательная функция и активность ферментов глутаминазы-II и аспарагиназы-II [27].

Новые эксперименты показали, что аммиакообразование в центральной нервной системе и генеративных органах, а также активность вышеуказанных ферментов имеют возрастной характер и течение онтогенеза у птиц заметно меняется. Эти процессы активно протекают в раннем онтогенезе, затем их активность постепенно снижается и вновь повышается уже непосредственно перед началом яйцекладки—в возрасте 5—5,5 месяцев. Одновременно удалось показать, что в больших полушариях, мозжечке, промежуточном, среднем, продолговатом и спинном мозге птиц активность фермента глутаминазы выше, чем активность аспарагиназы [38].

В деятельности лаборатории определенное место занимали исследования, посвященные изучению механизмов терморегуляции у животных и птиц [10]. Первые опыты показали, что для птиц, акклиматизированных в условиях Армении, термонеutralной зоной является температура среды от 15 до 30°, при которой их теплопродукция в среднем составляет 0,176 ккал/кг/мин. При понижении ее от термонеutralной зоны на 5° теплопродукция увеличивается на 30%, а при повышении снижается на 15%. Экспериментальными исследованиями было установлено, что в терморегуляции большую роль играет функциональное состояние надпочечников, щитовидной железы, а также больших полушарий головного мозга. При одномоментном и двустороннем удалении последних теплопродукция в организме снижается на 18,6%.

В течение последующих 20 лет непрерывно проводились углубленные систематические исследования механизмов терморегуляции организма сельскохозяйственных животных и птиц. Были изучены особенности терморегуляции у кроликов в разных температурных условиях среды. Эксперименты показали, что температура среды в пределах 20—30° для кроликов является термонеutralной зоной, при которой они потребляют 36—38 см³/кг/мин кислорода, выделяя 0,177—0,186 ккал/кг/мин тепла. Частота дыхания и количество дыхательного воздуха при этом соответственно составляют 88 и 0,52 см³/кг. Одновременная двусторонняя демедуляция надпочечников у кроликов снижает теплопродукцию на 15% и увеличивает теплоотдачу на 10% [12]. В дальнейшем было установлено, что при одновременном удалении верхних шейных симпатических узлов механизмы физической и химической терморегуляции нарушаются глубже и длительно. В условиях термонеutralной зоны у животных, подвергшихся такой операции, основной

обмен и теплопродукция снижаются на 31%, а вершинный обмен—на 34%. Нарушается функция терморегуляции, которая восстанавливается через 3 месяца после операции [10].

Если вместе с верхними шейными симпатическими узлами удаляются также брюшные симпатические узлы, то основной обмен снижается на 34, а вершинный достигает 57% [13].

В лаборатории целый ряд работ посвящен изучению фармакологических механизмов терморегуляции сельскохозяйственных животных. Было установлено, что при внутривенном введении норадреналина в дозе 10 мкг/кг/мин значительно ускоряется реакция сосудистой терморегуляции у кроликов. Если до введения препарата она появлялась через 64 мин после сбогрева животных, то после введения—через 42 мин [20] (табл. 2).

При внутрижелудочковом и гипоталамическом введении норадреналина реакция сосудистой терморегуляции запаздывает, при этом чем больше доза вводимого норадреналина, тем дольше задерживается реакция. Так, при дозе 5 мкг/кг реакция задерживается в среднем на 10 мин, а при 20 мкг/кг—на 20 мин [21].

В дальнейшем было установлено, что в основе механизмов реакции сосудистой терморегуляции лежит координированная работа периферических (кровеносных сосудов) и центральных (внутригипоталамических) α - и β -адреночувствительных окончаний. Если блокируются α -адреночувствительные окончания, то сосудистая реакция ускоряется, а если блокируются периферические β -адреночувствительные окончания (с помощью введения индерала), то реакция запаздывает. При блокаде центральных α - и β -адреночувствительных окончаний получается обратный эффект. В первом случае реакция запаздывает, а во втором—ускоряется [11].

Раздражение центральных и периферических серотонических окончаний отрицательно действует на механизмы теплоотдачи организма [1].

В последние годы с помощью более чувствительных методов были исследованы температурные особенности разных органов кроликов в условиях термонейтральной зоны среды. Было доказано, что средняя температура заднего гипоталамуса равна 38,68°. Температура печени равна в среднем 39,11°, брюшной полости—38,64°, шейных мышц—38,33°, сонной артерии—38,04°, а кожная температура ушной раковины—33,0° [2].

Новейшими исследованиями было показано, что в головном мозге имеется разница температур не только в роstralно-каудальном направлении, но и температурная асимметрия, т. е. в правом, заднем и переднем гипоталамусе температура на 0,7—0,1° выше, чем в левом, заднем и переднем.

Кроме лаборатории физиологии сельскохозяйственных животных Института физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, в развитии физиологии сельскохозяйственных животных значительную роль сыграли также исследования кафедры физиологии Ереванского зооветеринарно-

то института. Вначале здесь под руководством С. А. Щербакова изучались вопросы физиологии пищеварительной системы, связанные с периодикой ее деятельности, а в дальнейшем, начиная с 1951 года, когда кафедрой начал руководить Г. Г. Степанян, кроме вышеуказанной тематики стали изучать также лечебное, стимулирующее действие желудочного сока на ряд функций организма. Выяснилось, что при даче птицам 2 мл желудочного сока собаки количество холестерина в их крови снижается на 21,4—37,7, в желтке яйца—0,045—0,76%, количество лецитина, наоборот, повышается соответственно на 22,2—72,4 мг% и 1,05—2,86 мг% [42]. При даче кроликам витаминизированного (А, Д, С, В₁₂ витамины) желудочного сока активируется деятельность их кроветворных органов, увеличивается в крови количество эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина, повышается резервная щелочность крови и общая масса животных [40].

В последние годы на кафедре физиологии под руководством М. С. Григорян проводятся ценные исследования влияния ряда микроэлементов на разные физиологические функции сельскохозяйственных животных. Было доказано, что когда кроликам вместе с кормом дают в сутки 500 мг/кг молибдена, то поражаются клетки почек, нарушаются процессы фильтрации и реабсорбции первичной мочи [41]. Одновременно было выяснено, что молибден понижает активность щелочного фермента фосфатазы крови в моче кроликов и овец, повышает количество мочевой кислоты; малые его дозы повышают количество катехоламинов в надпочечниках и в гипоталамусе, а высокие—понижают [6]. Под действием малых и больших доз молибдена соответственно повышается и понижается количество молочнокислых бактерий и инфузорий в преджелудке жвачных [5].

Другие исследования кафедры показали, что при кормлении животных кобальтом значительно повышаются иммуно-биологические свойства их организма и увеличивается количество глобулина крови [7], а при кормлении шлямом активируется деятельность пищеварительных ферментов, повышается перевариваемость питательных веществ, а также усвоение минеральных солей. Одновременно улучшается синтез РНК, стимулируется эритропоэз и окислительное фосфорилирование в митохондриях печени, в результате чего живая масса животного увеличивается на 16,5% [43].

Обобщая результаты развития физиологии сельскохозяйственных животных в Армении за годы Советской власти, необходимо отметить, что они в виде более 800 статей и 15 монографий опубликованы как в республиканских, так и центральных научных издательствах и журналах. О результатах этих многолетних исследований было доложено на Международных конгрессах (Мексика, Япония, США, ФРГ, Испания, Франция, Индия и др.), а также на союзных и республиканских съездах и симпозиумах.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 21.VIII 1980 г.

ԳՅՈՒՂԱՏՆՏԵՍԱԿԱՆ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ԶԱՐԴԱՑՄԱՆ ՓՈՒԼԵՐԸ ՀԱՅԱՍՏԱՆՈՒՄ

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ

Հոգվածում հանրագումարի են բերված Հայաստանում գյուղատնտեսական կենդանիների ֆիզիոլոգիայի զարգացման հիմնական ուղղությունները և կարևորագույն նվաճումները՝ լուսային օրվա տևողության երկարացման խթանիչ ազդեցությունն ընտանի թռչունների մթերատվության բարձրացման վրա, անդամանուշակագույն ճառագայթների և իոնիզացնող ճառագայթների փոքր դոզաների դրական ազդեցությունն ինկուբացիոն ձվերի ճատահանության պրոցեսի, թռչունի աճի և ձվատվության բարձրացման, ինչպես նաև՝ բարձրագույն նյարդային գործունեության վրա:

Նշվում է, որ գյուղատնտեսական կենդանիների ֆիզիոլոգիան վերջին 20 տարիների ընթացքում զարգացել է նրանց ետսաղմնային զարգացման պրոցեսի և վերարտադրական ֆունկցիայի վրա տարբեր ազդեցություններից ստացվող ճառագայթային էներգիայի ազդեցության ուսումնասիրման ուղղությամբ: Սպիտակուցավիտամինային կերի նոր ազդեցությունների որոնման, նրանց քիմիական կազմի ու սննդարարության որոշման ուղղությամբ, կենդանիների ու թռչունների ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների նյարդահումորալ կարգավորման, երեանյան ցեղի հավերի մթերատու և գենիտիկ հատկանիշների հետազոտության, թռչունների մթերատու կյանքի տևողության երկարացման, գյուղատնտեսական կենդանիների օրգանիզմում ջերմակարգավորման մեխանիզմների ուսումնասիրման ուղղությամբ:

DEVELOPMENT OF THE PHYSIOLOGY OF AGRICULTURAL ANIMALS IN ARMENIA

S. K. KARAPETIAN

The most important achievements of the physiology of agricultural animals in Armenia include—the evaluation of stimulatory action of prolonged light day on the reproductory function and productivity of poultry, positive action of UV radiation as well as low doses of x-ray radiation on hatching of incubated eggs, on hen growth and oviposition and on their higher nervous system. During last 20 years the physiology of agricultural animals developed in following main directions: study of action mechanism of different sources of radiant energy on reproducing function and postembryonal development of agricultural animals, complex study of chemical composition and nutrient value of new sources of albuminous-vitaminic fodder, study of neuro-hymoral regulation of physiological functions of agricultural animals.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян Р. А. Журн. exper. и клинич. медицины, 18, 3, 24—31, 1978.
2. Арутюнян Р. А., Карапетян С. К., Варагян К. А. III съезд Армянского физиолог. общества, 333—337, Ереван, 1979.

3. Аршакаян А. В., Погосян Н. Л., Хачатрян Дж. К. III съезд Армянского физиолог. общества, 39—44, Ереван. 1979.
4. Аршакаян А. В., Хачатрян Дж. К. Сб. Нейро-гуморальные основы повышения воспроизв. функции с.-х. животных и механизмы регуляторной деятельности мозга. Ереван, 54—63, 1978.
5. Брутян А. С., Геворкян С. В. Мат-лы I съезда физиологов Армении, 36, Ереван, 1970.
6. Григорян М. С., Брутян А. С. и др. Мат-лы I съезда физиологов Армении, 41—42, Ереван, 1970.
7. Григорян М. С., Мурадян О. М. Мат-лы I съезда физиологов Армении, 42—43, Ереван, 1970.
8. Карапетян С. К. Роль света в физиологической стимуляции животного организма. Ереван, 1961.
9. Карапетян С. К. Биологические основы повышения продуктивности и пути интенсификации птицеводства в Армянской ССР, Ереван, 1962.
10. Карапетян С. К., Арутюнян Р. А. Биолог. ж. Армении, 28, 11, 3—9, 1975.
11. Карапетян С. К., Арутюнян Р. А. Биолог. ж. Армении, 30, 10, 1977.
12. Карапетян С. К., Арутюнян Р. А., Варагян К. А. III Всесоюз. конф. вегетативной нервной системы, 93—94, Ереван, 1971.
13. Карапетян С. К., Арутюнян Р. А., Варагян К. А. Биолог. ж. Армении, 29, 1, 95—98, 1976.
14. Карапетян С. К., Аршакаян А. В., Кочарян Р. Г. Тез. XXI совещ. по проблеме ВПД, 1966.
15. Карапетян С. К., Баласонян Р. Г., Малатян М. Н., Паронян А. Х. Биолог. ж. Армении, 33, 2, 150—157, 1980.
16. Карапетян С. К., Варданян В. А. Действие ионизирующей радиации на оогенез. 143, Ереван, 1967.
17. Карапетян С. К., Варданян В. А. Тез. докл. V Совещ. по проблеме «Гистогематологические барьеры», посвящ. 100-летию со дня рождения акад. Л. С. Штерн. 20—23 ноября, 351—352, М., 1978.
18. Карапетян С. К., Варданян В. А., Кючикянц М. А. III съезд Армянского физиолог. общества, 304—306, Ереван, 1979.
19. Карапетян С. К., Восканян А. В. Тез. докл. конф. «Научные основы развития промысл. птиц в республ. Закавказья», 30—31, Ереван, 1977.
20. Карапетян С. К., Иванов К. П., Арутюнян Р. А. Журн. exper. и клинич. медицины, 16, 1, 10—18, 1976.
21. Карапетян С. К., Иванов К. П., Арутюнян Р. А. Журн. exper. и клинич. медицины, 16, 4, 47—54, 1976.
22. Карапетян С. К., Кочарян Р. Г. Биологическое действие искусственных источников ультрафиолетового излучения на животный организм. 162, Ереван, 1977.
23. Карапетян С. К., Кючикянц М. А. Сб. научн. трудов каф. физиологии чел. и жив. Арм. пед. института, 39—49, Ереван, 1972.
24. Карапетян С. К., Малоян В. А. Мат-лы Объедин. научн. конф. физиологов пед. ВУЗ-ов респ. Закавказья, 15—17, Ереван, 1967.
25. Карапетян С. К., Микаелян Н. Г. Изв. АН АрмССР. Биол. науки, 16, 6, 36—41, 1963.
26. Карапетян С. К., Назарян М. Б. ДАН АрмССР, 36, 4, 237—241, 1963.
27. Карапетян С. К., Назарян М. Б. Физиол. ж. СССР, 57, 4, 631—633, 1971.
28. Карапетян С. К., Назарян М. Б., Саакян Г. Х. Биолог. ж. Армении, 29, 5, 3—8, 1976.
29. Карапетян С. К., Павлов Е. Ф., Авакян М. А. Вопросы высшей нервной деятельности. Вып. 1, Ереван, 1952.
30. Карапетян С. К., Саакова Л. А. Биолог. ж. Армении, 25, 1, 12—15, 1972.
31. Карапетян С. К. Сб.: Нейро-гуморальные основы повышения воспроизводительной функции с/х. животных и механ. регулят. деят. мозга, 223—228, Ереван, 1978.
32. Карапетян С. К., Саакова Л. А. Мат-лы III съезда физиологов Армении, Ереван, 1979.

33. *Карапетян С. К.* и др. II съезд Армянского физиолог. общества, 230—235, Ереван, 1974.
34. *Малоян В. А.* Сб.: «Нейро-гуморальные основы повышения воспроизводит. функции с.-х. животных и механизмы регулят. деят. мозга», 174—179, Ереван, 1978.
35. *Назарян М. Б.* Известия АН АрмССР. Биол. науки, 16, 3, 27—34, 1963.
36. *Назарян М. Б.* Журн. exper. и клинич. медицины, 3, 2, 3—11, 1963.
37. *Саакова Л. А., Баласанян Р. Г.* III съезд Армянского физиолог. общества, 337—385, 1979, Ереван.
38. *Назарян М. Б., Мартirosян С. Ш.* Мат-лы I съезда физиологов Армении, 73—74, 1970.
39. *Саакян Г. Х.* Сб.: «Нейро-гуморальные основы повышения воспроизводит. функции с.-х. животных и механизмы регулят. деят. мозга», 229—237, Ереван, 1978.
40. *Степанян Г. Г., Суджян Е. О.* и др. Мат-лы I съезда физиологов Армении, 90—91, Ереван, 1970.
41. *Татевосян-Маркарян Л. Г.* Мат-лы I съезда физиологов Армении, 91—92, Ереван, 1970.
42. *Тертерян Е. Е.* Мат-лы I съезда физиологов Армении, 92, Ереван, 1970.
43. *Тертерян Е. Е.* III съезд Армянского физиолог. общества, 325—329, Ереван, 1979.

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻՄ ԲԱՅՈԹՅԱ ՀԻԴՐՈՊՈՆԻԿԱՅԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ, ՈՐՈՇ
ԹԱՆԿԱՐԺԵՔ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՃԵՑՄԱՆ ԱՐԴՅՈՒՆԵՐԵՐԸ

Ս. Խ. ՄԱՅՐԱՊԵՏՅԱՆ

ՀՍՍՀ ԳԱ ագրոբիական պրոբլեմների և հիդրոպոնիկայի ինստիտուտում առաջին անգամ կատարվում են փորձեր՝ թանկարժեք եթերայուղատուների (խորդենի, կիտրոնային սորգո, եվգենոլային ունան, վետիվերիա, դադձ և այլն), դեղաբույսերի (հալվե, կատվախոտ, մորմ և այլն) և ներկատուների (հինա, բասմա) անհող, ինչպես նաև հողային մշակութային պայմաններում արտադրության ուղղությամբ:

Բաղմամյա փորձերը ցույց են տվել, որ այդ բույսերը բացթթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում աչքի են ընկնում բարձր արդյունավետությամբ:

Բանալի բառեր: բացթթյա եփրոպոնիկա, զարգացումը:

Հայտնի է, որ հիդրոպոնիկական տեղակայանքների կառուցումը ներկա ժամանակաշրջանում արհեստնում է սկզբնական զգալի վթարիտուլ ներդրում: Ուստի, ավելի նպատակահարմար է բացթթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում աճեցնել բացառապես թանկարժեք, դեֆիցիտային բույսեր, որոնք, զբաղեցնելով համեմատաբար փոքր մակերեսներ (1—3 հա և ավելի), կարող են որոշակի արդյունք տալ և դրանով նպաստել ժողովրդատնտեսական որակի կոնկրետ խնդրի լուծման:

Այս տեսակետից բացառիկ հետաքրքրություն են ներկայացնում թանկարժեք եթերայուղատուների, դեղաբույսերի և ներկատուների անհող աճեցման փորձերը Հայաստանում, որոնք առաջին անգամ կատարվել են ՀՍՍՀ ԳԱ ագրոբիական պրոբլեմների և հիդրոպոնիկայի ինստիտուտում՝ ՀՍՍՀ ԳԱ ակադեմիկոս Գ. Ս. Դավթյանի ղեկավարությամբ:

ա) Նքերայուղատու բույսեր [1—4, 6—9]. Չնայած այժմ ամբողջ աշխարհում հատկապես բարձր զարգացած պարֆյումերիա ունեցող երկրներում, ինչպիսիք են Ֆրանսիան, Ճապոնիան, Գերմանիայի Ֆեդերատիվ Հանրապետությունը, ՍՍՀՄ-ը, ԱՄՆ-ը և այլն, գնալով ուժեղ թափով ընդարձակվում է սինթետիկ բուրուճնավետ նյութերի արտադրությունը, սակայն բնական եթերայուղերի նկատմամբ պահանջարկը չի նվազում:

Եթե որևէ ավելացնենք նաև այն հանգամանքը, որ գալիք 11-րդ հնդամյակում նախատեսվում է Հայաստանում կառուցել խոշոր պարֆյումերային ֆաբրիկա, ապա խնդրի հրատապությունը և կարևորությունը ավելի հիմնավոր կդառնա: Նամանավանդ անհրաժեշտ է հաշվի առնել, որ յուրաքանչյուր օժանելիքի կոմպոզիցիա ստեղծելու համար պարֆյումերը պետք է իր տրամադրության տակ ունենա առնվազն 10—15 տեսակի եթերայուղեր և նրա տարբեր բաղադրամասեր, իսկ Հայաստանում առ այսօր այդ շատ թանկարժեք բույսերից արտադրվում է միայն վարդաբույր խորդենի: խորդենու անհող

Վարդարույր խորդենու արդյունավետությունը և եթերայուղի որակը
բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում

Լցանյութ	Ֆերմի, տ/հա	Եթերայուղի պարունակությունը, %	Եթերայուղի ելանքը, կգ/հա	Եթերայուղի հիմնական բաղադրամասերի պարունակությունը, %					
				առաջին սպիրտների քանակությունը, %	լիպիդների քանակությունը, %	գերանյութի քանակությունը, %	տարրական ցիտրոնի քանակությունը, %	պարունակությունը, %	լիպիդների քանակությունը, %
Գլաբար	127	0,107	137	51,8	41,0	10,9	14,3	1,9	7,3
Գլաբար + հր. խարսմ	117	0,118	139	55,9	45,8	10,1	14,3	2,1	8,4
Գլաբար + պեմզա	138	0,104	144	50,3	40,8	9,5	13,5	1,7	6,6
Հրաբխային խարսմ	124	0,120	149	56,0	45,2	10,8	15,3	2,4	7,8
Հող (ստուգիչ)	21	0,109	23	50,8	42,0	8,8	13,9	2,4	5,6

արտադրության բազմամյա փորձերն անվիճելիորեն հաստատել են այդ բույսի խիստ աշխատատար ու ծանր դաշտային մշակույթը կիսաավտոմատ հիդրոպոնիկական արտադրությամբ փոխարինելու բարձր արդյունավետությունը: Այսպես, ինչպես ցույց են տալիս աղ. 1-ում բերված տվյալները, զուտ արհեստական սնման հիդրոպոնիկական մեկ հա հաշվով ստացվել է 117—138 տ խորդենու կանաչ զանգված և 137—149 կգ եթերայուղ՝ ի տարբերություն ստուդիչ հողամասում ստացված 21 տ/հա և 23 կգ/հա-ի: Հետաքրքիր է նշել, որ բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում ստացված եթերայուղերը որակական հիմնական հատկությունները կրող առաջնային սպիրտների՝ ցիտրոնելլոլի, գերանիոլի, ինչպես նաև ցիտրոնելլիլֆորմիատի պարունակությամբ ոչ միայն չեն զիջում, այլ որոշ չափով գերազանցում են սովորական հողային մշակույթում ստացված եթերայուղին:

Հայաստանում առաջին անգամ աճեցված այլ թանկարժեք եթերայուղատու մշակույթներից ուշադրության է արժանի, օրինակ, կիտրոնային սորոպոյի (*Cymbopogon citratus* Stapf) անհող պայմաններում աճեցման փորձը, որի արդյունքները բերված են աղ. 2-ում: Այդ բույսը, շնորհիվ տերեւներից ստացված եթերայուղում՝ մինչև 85% ցիտրալ ալդեհիդի պարունակության, ունի կիտրոնի հաճելի բուրմունք և որպես այդպիսին փոխարինում է բնական կիտրոնի թանկարժեք եթերայուղին: Այն որպես եթերայուղատու մշակույթ աճեցվում է Հնդկաստանում, Ցեյլոնում, Ինդոնեզիայում և Բրազիլիայում:

Շատ խոստումնալից արդյունքներ են ստացվել եվգենոլային ռեհանի (*Ocimum gratissimum* L.) անհող մշակույթի փորձերում (աղ. 2): Այս թանկարժեք եթերայուղատուին տարեցտարի ավելի մեծ տեղ է հաստացվում այլ եթերայուղատուների ընդհանուր հաշվեկշռում: Բանն այն է, որ եվգենոլային ռեհանի տերեւներից և ծաղկաբույլերից ստացվում է թանկարժեք մեխակիլ եթերայուղին փոխարինող եթերայուղ, որը, շնորհիվ ֆենոլ եվգենոլի 80—85% պարունակության, ունի լայն կիրառություն ինչպես պարֆյումերիայում, այնպես էլ բժշկության մեջ:

Հետաքրքիր են կատվադադի (*Nepeta cataria* L.) անհող աճեցման փորձի արդյունքները: Այս բույսից ստացված եթերայուղը պարունակում է

Մի քանի թանկարժեք եթերայուղատու մշակույթների արդյունավետությունը և էթերայուղի որակը բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում

Բույսի անվանումը	Հիդրոպոնիկա եղանակը	Բերքը, տ/հա	Եթերայուղի պարունակութ- յունը, %	Եթերայուղի եղանքը, կգ/հա	Հիմնական բաղադրամասերի պարունակությունը, %		
					Լվլբենոլ	լինոնեն	պինեն
Եվգենոլյին ռեհան	հիդրոպոնիկա	57—64	0,208—0,330	118—147	81—85	0,42—3,79	0,11—3,78
	հող (ստուգիչ)	9—11	0,270—0,327	25—35	80—82	4,50—5,00	0,10—0,12
Կատվաղաղձ	հիդրոպոնիկա	60—80	0,08—0,18	50—80	ցիտրոնելլոլ	ցիտրալ	գերանիլ
	հող (ստուգիչ)	15—20	0,09—0,20	12—25	31,2—65,3	5,1—28,7	1,0—5,3
Դաղձ	հիդրոպոնիկա	138—197	0,159—0,201	222—327	34,2—34,7	21,5—28,0	3,7—4,6
	հող (ստուգիչ)	29—33	0,187—0,219	55—72	մենրալ	մենրոն	—
Կիտրոնային սորգո	հիդրոպոնիկա	34—59	0,359—0,379	122—223	47—60	12—21	—
	հող (ստուգիչ)	8—10	0,320—0,340	25—35	43—50	18—24	—
Վետիվերիա	հիդրոպոնիկա	3,4—6,2	0,73—1,10	27—51	ցիտրալ	—	—
	հող (ստուգիչ)	1,2—1,4	0,92—1,16	13—16	85,5	—	—
					83,9	—	—
					վետիվոն	—	—
					3,8—12,2	—	—
					6,4—8,9	—	—

զգալի քանակությամբ ցիտրոնեկուլ սպիրտ և որպես այդպիսին համարվում է վարդաբույր խորդենու մրցակիցը:

Այլ արժեքավոր և հեռանկարային եթերայուղատուներից բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում փորձարկվել են նաև վետիվերիան, դադձը, անիսոնը, քեմոնը, օշինդրը և այլն, որոնց անհող մշակույթի փորձերում նույնպես ստացվել են խոստումնալից տվյալներ:

Այսպիսով, առաջին անգամ կատարված այս ուսումնասիրությունները հաստատել են այդ եթերայուղատու բույսերի անհող արտադրության բարձր արդյունավետությունը և հեռանկարայնությունը: Այն հնարավորություն կտա Հայաստանում ստեղծելու թանկարժեք եթերայուղատու մշակույթների արդյունավետ, ինքնամեքենայացված արդյունաբերություն, որի շնորհիվ կընդլայնվի մեր հանրապետությունում արտադրվող եթերայուղերի տեսականին:

բ) դեղաբույսեր [5]. Չնայած սինթետիկ դեղամիջոցների արտադրության անընդհատ աճին և նրանց լայն կիրառությանը, հատկապես վերջին տասնամյակներում, անախրենթաց մեծ պահանջարկ է նկատվում բուսական բնական դեղամիջոցների նկատմամբ, որի պատճառը պետք է համարել նրանց առավել անվնասակարությունը և հետագա բացասական հետևանքների բացառումը: Ոստի, դեղաբույսերի արդյունավետության բարձրացմանն ուղղված հետազոտությունները տարեցտարի ստանում են ավելի մեծ նշանակություն: Այդ նպատակն են հետապնդում մի շարք թանկարժեք դեղաբույսերի անհող աճեցման փորձերը, որոնց ամփոփ արդյունքները բերված են աղ 3-ում:

Աղ 3-ում սակ 3

Մի քանի թանկարժեք դեղաբույսերի արդյունավետությունը և հումքի որակը չիդրոպոնիկական և հողային մշակույթների պայմաններում

Բույսի անվանումը և ցուցանիշները	Հողային մշակույթ (ստուգիչ)	Չիդրոպոնիկական մշակույթ
1. Պեղավոր մուր		
Կանաչ զանգվածի բերքը, ց/ար	1,3	12,7
Սուլատգինի պարունակությունը ըստ չոր նյութի, %	1,6	1,7
Սուլատգինի ելանքը, կգ/ար	0,3	2,2
2. Հավեն (ալոէ)		
Բերքը, կգ/ար	78	1010
Թարմ տերևում անտրագլիկոզիդների պարունակությունը, %	1,16	1,13
Անտրագլիկոզիդների ելանքը, կգ/ար	0,9	13,0
3. Յուլաբուր կակաշ		
Չոր տուփիկների բերքը, գ/մ ²	68	183
Չոր տուփիկներում մորֆինի պարունակությունը, %	0,63	0,72
Մորֆինի ելանքը, գ/մ ²	0,19	0,56
4. Դեղային կատվախոտ		
Օդաչոր արմատների բերքը, կգ/ար	19,3	31,4
Չոր արմատներում եթերայուղի պարունակությունը, %	0,50	0,55
Եթերայուղի ելանքը, կգ/ար	0,10	0,17

Բազմամյա հետազոտությունները ցույց են տվել, որ մի շարք արժեքավոր դեղաբույսեր, ինչպիսիք են պեղավոր մորմը (*Solanum laciniatum* Ait),

Հալվեն (*Aloe arborescens*, Mill), քնաբեր կակաչ (Papaver somniferum L.), ղեղային կատվախոտ (Valeriana officinalis L.) և այլն, Արարատյան դաշտավայրում, բացօթյա հիդրոպոնիկայի պայմաններում աճեցնելիս, ցուցաբերում են մեծ արդյունավետություն, կուտակում են 2—10 անգամ ավելի ղեղաբուսային հումք և ապահովում են ֆիզիոլոգիապես ակտիվ նյութերի նույնքանով ավելի մեծ ելանք, քան սովորական հողային մշակույթում:

Այսպիսով, բացօթյա հիդրոպոնիկան կարող է արդյունավետ և սկզբունքորեն նոր ճանապարհ բացել Հայաստանում թանկարժեք ղեղաբույսերի լայն արդյունաբերություն ստեղծելու համար:

գ) Ներկատու բույսեր [7]. Հինան (*Lawsonia inermis* L.) աբենախոտազգիներին պատկանող մշտադալար թուփ է: Այն որպես ներկատու և ղեղատու բույս աճեցվում է Իրանում, Հնդկաստանում և այլուր, որտեղ նրա բարձրությունը հասնում է մինչև 7 մետրի: Հինայի տերևները պարունակում են «լափսոն» (նաֆտոխինոն) կոչվող ներկանյութի դեղնակարմրավուն բյուրեղներ, որով և պայմանավորված է այդ բույսի ներկելու ունակությունը: Այն որպես յագպիսին մեծ քանակությամբ օգտագործվում է մազերը, բրդյա ու մետաքսյա գործվածքեղենը կարմրանարնջագույն կամ դեղնանարնջագույն ներկելու համար, ինչպես նաև՝ գորգագործության ու նկարչության մեջ: Կա այն կարծիքը, որ հին հայկական ձեռագրերում (նրանց նկարազարդումներում) օգտագործվել է նաև հինայի փոշի, իսկ հանրահայտ եգիպտական մոմիաների վրա հայտնաբերվել են այդ կայուն ներկի անշնչելի հետքերը:

Բասման (*Indigofera tinctoria* L.) ընդավորների ընտանիքին պատկանող միամյա ոչ բարձր թուփ է: Հնուց այն հայտնի է որպես թանկարժեք տեխնիկական, ղեկորատիվ, ներկատու ու ղեղատու բույս: Բասման մշակում են Հնդկաստանում, Իրանում, Չինաստանում, Ճապոնիայում և այլուր թանկարժեք և շատ կայուն կապույտ ներկ ստանալու համար, որն օգտագործում են նկարչության, գորգագործության և տեքստիլ արդյունաբերության մեջ:

Հայաստանում հինայի ու բասմայի և՛ անհող, և՛ հողային մշակույթի պայմաններում առաջին անգամ կատարված փորձը և ինտրոդուկցիան պսակվել է հաջողությամբ: Հետազոտական աշխատանքների երկրորդ փուլը, որն ընդգրկում է ավելի լայն ծրագիր այդ բույսերի ֆիզիոլոգա-ագրոքիմիական ու հատկապես բիոքիմիական առանձնահատկությունների բացահայտման ուղղությամբ, արդեն սկսված է: Մեր համոզմամբ, այդ հետազոտությունների հաջող ավարտը կարող է ունենալ ինչպես տեսական հետաքրքրություն, այնպես էլ կիրառական նշանակություն և կնպաստի մեր հանրապետությունը այդ թանկարժեք ներկաբույսերով ու ղեղաբույսերով ապահովելու խնդրի լուծմանը:

ՀԱՅԿ ԳԱ ագրոքիմիական

պորբեմների և հիդրոպոնիկայի ինստիտուտ

Ստացված է 31. VIII. 1980 թ.

ВЫРАЩИВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ДОРОГОСТОЯЩИХ РАСТЕНИЙ В АРМЕНИИ В УСЛОВИЯХ ОТКРЫТОЙ ГИДРОПОНИКИ

С. Х. МАЙРАПЕТЯН

В Институте агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР проводятся опыты по беспочвенному выращиванию дорогостоящих

эфиромасличных (герань, лимонное сорго, базилик евгенольный, вети-верия и др.), лекарственных (алоэ, валериана лекарственная, паслен-дольчатый и др.) и красильных (хна и басма) растений в условиях от-крытой гравийной гидропоники.

Многолетние опыты показали, что в условиях открытой гидропони-ки эти растения отличаются высокой продуктивностью, в 3—6 и более раз превосходящей продуктивность на почве, накапливают эфирные масла, алкалоиды и красящие вещества высокого качества.

ON THE GROWTH OF VALUABLE PLANTS UNDER OPEN-AIR HYDROPONICS IN ARMENIA

S. Kh. MAIRAPETYAN

The results on some scarce essential-oil plants (rose, geranium, cit-ric, sorghum, eugenol basilic, vetiver, etc.), medicinal plants (aloe, valerian, solanum etc.) and dye-bearing plants (henna, basma) grown up hydroponically have been generalized.

It has been established that hydroponically grown plants are of higher productivity (3—6 times) exceeding that of soil ones and accumu- late valuable raw-materials (essential-oil, alkaloids, dyes etc.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Давтян Г. С., Майрапетян С. Х. IV Междунар. конгресс по эфирным маслам, 2, «Селекция и технология возделывания эфиромасличных культур». Тбилиси, 1968.
2. Давтян Г. С., Майрапетян С. Х. Агрохимия, 4, М., 1970.
3. Давтян Г. С., Майрапетян С. Х. Сообщения ин-та АПНГ АН АрмССР, 12, 1972; 18, 1979, Ереван.
4. Давтян Г. С., Майрапетян С. Х. Производство розовой герани без почвы. Ереван, 1976.
5. Давтян Г. С., Бабахян М. А. Сообщения Ин-та АПНГ АН АрмССР, 18, Ереван, 1979.
6. Майрапетян С. Х. Сообщения Ин-та АПНГ АН АрмССР, 12, 1972; 15, 1976; 18, 1979; 20, 1980, Ереван.
7. Майрапетян С. Х. Парфюмерно-косметическая и эфиромасличная промышленность, 6, 12, 1978; 9, 1979; 2, 1980, М.
8. Davtyan G. S., Mairapetyan S. Kh. Proceedings of the III Congress of IWOSC, Wageningen, the Netherlands, 1973.
9. Mairapetyan S. Kh. Chemical Abstracts Service, CA Selects—Flavors & Fragrances, Issue 1, p. 3, January, 14, 1980.

РОЛЬ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АФФЕРЕНТНОЙ ИМПУЛЬСАЦИИ
В ФУНКЦИОНАЛЬНОМ СОЗРЕВАНИИ НЕЙРОННОГО
АППАРАТА ЦНС ПТИЦ В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО
РАЗВИТИЯ

С. К. КАРАПЕТЯН, О. В. БОГДАНОВ, Э. Г. ГЕВОРГЯН

Изучалось действие хронического понижения или повышения уровня двигательного афферентного притока импульсации в ЦНС на функциональное созревание нейронного аппарата структур переднего мозга эмбрионов кур. Определялось количество фоновых активных нейронов, частотные характеристики их разрядной деятельности, а также масса и объем этого отдела мозга после экспериментальных воздействий. Выявлено, что хроническое ограничение поступления двигательной афферентации в ЦНС в период эмбрионального развития вызывает уменьшение количества фоновых активных нейронов, а также средних частот их функционирования, тогда как повышение уровня двигательной импульсации вызывает обратный эффект.

Ключевые слова: куриный эмбрион, передний мозг, двигательная афферентация.

В условиях современных птицеводческих комплексов экологические факторы среды существенно отличаются от естественных, что часто отрицательно сказывается на развитии и продуктивности птиц [13, 15]. В связи с этим перед специалистами возникают разнообразные как практические, так и теоретические вопросы, целью которых является совершенствование имеющихся и поиск новых методов и возможностей дальнейшего повышения продуктивности птиц. В этом направлении в лаборатории физиологии размножения и стимуляции репродуктивной функции сельскохозяйственных животных Института физиологии им. Л. А. Орбели в течение ряда лет ведутся интенсивные исследования, результаты которых уже сейчас широко внедрены в практику птицеводства. В то же время эти исследования выдвинули ряд вопросов, решение которых имеет весьма важное значение для дальнейшей разработки проблемы. Так, было показано стимулирующее влияние некоторых средовых факторов (удлиненная световая экспозиция, УФ-облучение, ионизирующая радиация и т. д.) в период эмбрионального и постэмбрионального онтогенеза на формирование репродуктивной функции кур [16, 18]. Одновременно были обнаружены четкие сдвиги в сфере высшей нервной деятельности экспериментальных животных, свидетельствующие об участии ЦНС в механизмах реализации этих воздействий [14, 17, 24]. Полученные данные позволили сделать вывод о возможности направленного формирования свойств ЦНС при воздействии

на организм адекватными факторами внешней среды [14]. В этом аспекте весьма перспективным является следующее направление: управляя механизмами и процессами онтогенеза нервной системы, направленно регулировать развитие тех или иных функций организма, в том числе и репродуктивной. Очевидно, что для осуществления такого подхода требуются детальные данные о механизмах и факторах, определяющих онтогенез мозга, обеспечивающих функциональные преобразования, составляющие основу его регуляторной деятельности.

В настоящее время установлено, что одним из важных факторов функционального формирования ЦНС, обуславливающим активность мозга птиц в период эмбриональной жизни, является афферентная импульсация с мышечно-суставного аппарата, возникающая при спонтанной периодической моторике эмбрионов [5, 6]. Однако тонкие нейрофизиологические корреляты этого процесса, а именно нейронные механизмы организующего воздействия двигательной афферентации на формирование функциональных свойств мозга, остаются практически неизученными. Между тем выяснение этого вопроса имеет существенное значение не только в плане разработки эффективного метода направленного воздействия на развивающийся мозг, но и с теоретической точки зрения, так как это один из ключевых вопросов в теории эволюции функций ЦНС, касающийся традиционной проблемы роли наследственных и средовых факторов в становлении функций мозга в онто- и филогенезе.

Наша цель заключалась в изучении на нейронном уровне роли двигательной афферентной импульсации в функциональном формировании ЦНС птиц в период эмбрионального развития. Изучалось действие хронического понижения или повышения уровня афферентного притока импульсации в ЦНС на созревание нейронного аппарата переднего мозга эмбрионов кур. Исследования проводили на трех группах эмбрионов: выращенных в нормальных условиях развития, в условиях пониженного и повышенного уровней двигательной активности на ранних стадиях эмбриогенеза. Определялось количество фоновых-активных (ФА) нейронов в структурах переднего мозга, частотные характеристики их разрядной деятельности, а также масса и объем этого отдела мозга.

Материал и методика. Опыты были поставлены на 32-х эмбрионах кур породы Белый леггорн 18-го дня развития, выращенных либо в условиях пониженной, либо повышенной двигательной активности, и на 27-ми эмбрионах того же возраста, выращенных в нормальных условиях развития (контрольная группа). После вскрытия скорлупы и зародышевых оболочек голову эмбриона фиксировали в специальном головодержателе. Однако из-за неполного окостенения черепа эмбрионов такая фиксация обычно не приводила к полному исчезновению микродвижений головы. Поэтому при отведении нейронной активности использовали специально разработанную конструкцию «плавающих» микроэлектродов. Внеклеточная регистрация импульсации нейронов производилась стеклянными микроэлементами по общепринятой методике. Фоновую активность записывали на магнитную ленту для дальнейшей машинной обработки (ЭЦВМ «Ияри-2»). Маркировка исследуемого участка мозга производилась электролитически, с последующим выявлением метки на гистологических срезах.

Для определения количества ФА нейронов производился их подсчет на 1 мм хода микроэлектрода в ткани мозга. Полученные результаты для отдельных структур усреднялись. Определялись также масса и объем переднего мозга.

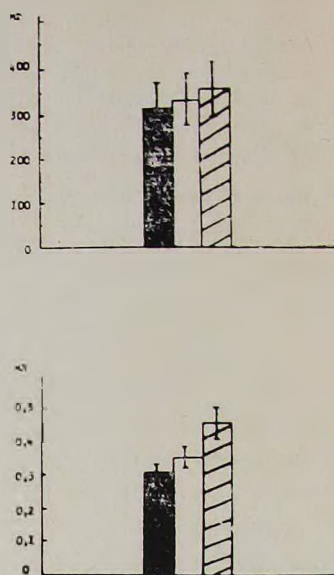
В целях раннего хронического ограничения притока афферентной импульсации с двигательного аппарата в ЦНС на 10—12-е дни эмбриогенеза в стерильных условиях в жидкость яйца вводили миорелаксант периферического действия—прокурин (1 мл 0.1% раствора на эмбрион). Эта доза миорелаксанта в первые 4—6 ч приводила почти к полной утрате двигательной активности эмбрионов. В последующие 10—12 ч эта активность была сниженной. В целях получения повышенного афферентного притока двигательной импульсации в ЦНС яйцо с эмбрионом с 10 по 14-й дни развития подвергали ритмическому встряхиванию в специальной установке, в которой они получали по 6 вибрационных толчков в минуту в течение 7—8 ч в сутки.

Результаты и обсуждение. Уже при внешнем осмотре куриных эмбрионов, выращенных в различных условиях развития, отмечались существенные отличия между ними. Эмбрионы, выращенные при пониженном уровне двигательной активности, по размерам тела были несколько меньше эмбрионов того же возраста, выращенных в нормальных условиях развития, тогда как эмбрионы, подвергнутые ритмическому встряхиванию, выглядели крупнее своих интактных сородичей. Эти результаты хорошо согласуются с представлениями негэнтропийной теории индивидуального развития (энергетическое правило скелетных мышц), выдвинутой Аршавским [3, 4]. Согласно этой теории, деформирующим фактором генетической программы развития является эндогенная информация в виде физиологического стресса, возникающая в результате периодического образования дефицита кислорода и питательных веществ в крови эмбриона. Она является побудительным поводом, обеспечивающим, с одной стороны, двигательную активность эмбриона, стимулирующую процесс получения веществ и энергии из среды, а с другой—поводом, стимулирующим геном для осуществления биосинтетических процессов, требующихся для восполнения структурно-энергетических затрат. Благодаря именно двигательной активности биосинтетическое восстановление потерь осуществляется избыточно—возникает возможность дальнейших процессов роста и развития. Иначе, в период индивидуального развития именно двигательная активность и связанный с ней катаболический процесс являются фактором индукции избыточного анаболизма. Весьма существенным является то, как полагает автор теории, что само по себе получение внешней энергии и в пре- и в постнатальном онтогенезе (прием пищи) без осуществления двигательной активности исключает возможность избыточного анаболизма. При этом рост резко задерживается или даже полностью прекращается. Полученные нами данные о существенных изменениях конституции эмбрионов, выращенных в различных условиях двигательной активности, полностью согласуются с представлениями негэнтропийной теории онтогенеза о важном значении моторной активности для процессов роста и развития в период эмбриональной жизни.

Как показали полученные результаты, модификация движений эмбрионов вызывает существенные сдвиги также в процессах онтогенетического формирования нервной системы. При взвешивании переднего

мозга и измерении его объема оказалось, что у депривированных эмбрионов эти показатели несколько меньше нормальной величины, тогда как у эмбрионов, выращенных в условиях усиленной двигательной активности, наоборот, значения этих величин превышали норму (рис.).

Рис. Диаграммы, отражающие влияние условий развития на массу и объем переднего мозга эмбриона кур. Обозначения: черные столбцы—масса (мг) и объем (мл) переднего мозга эмбрионов, выращенных в условиях ограниченной двигательной активности; белые столбцы—выращенных в нормальных условиях; заштрихованные столбцы—выращенные в условиях повышенной двигательной активности.



Этот факт представляет интерес со следующей точки зрения: в настоящее время методом экспериментальных повреждений ЦНС показано, что особенно важную роль в регуляции воспроизводительной функции птиц имеют большие полушария мозга. Их полное двустороннее удаление приводит к необратимому выпадению воспроизводительной функции у кур, а у неполовозрелых цыплят органы размножения никогда не функционируют [22]. Не исключено, что гипертрофия больших полушарий мозга, имеющая место при двигательной гиперактивности эмбрионов, у половозрелых кур может вызывать изменение, противоположное вышеописанному—повышение активности репродуктивной функции кур. В то же время очевидно, что этот вопрос требует специального изучения.

Регистрация ФА нейронов переднего мозга показала, что при ограничении уровня двигательной активности эмбрионов во всех структурах этого отдела мозга количество таких нейронов уменьшается, тогда как под воздействием двигательной нагрузки, наоборот, увеличивается (табл. 1, а). Аналогичные изменения происходят также со средней частотой фоновой импульсации нейронов (табл. 1, б). В результате увеличения доли низкочастотных элементов общая средняя частота импульсации нейронов для отдельных структур после депривации уменьшалась, тогда как двигательная нагрузка вызывала увеличение этого показателя.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что изменения уровня моторики в период эмбриогенеза существенно влияют

Изменения количества ФА нейронов и средних частот их разрядной деятельности в структурах переднего мозга у 18-дневных эмбрионов кур, выращенных на ранних стадиях эмбриогенеза в условиях двигательной нагрузки или депривации

а) Изменения количества ФА нейронов, ФА нейрон на 1 мм хода микроэлектрода в ткани мозга

	Архистриатум	Палеостриатум	Неостриатум	Гиперстриатум
Депривация	4,4 (—45,0%)	2,5 (—35,9%)	1,5 (—16,7%)	0,9 (—10,0%)
Норма	8,0	3,9	1,8	1,0
Нагрузка	8,7 (+8,8%)	4,9 (+25,6%)	3,0 (+66,7%)	1,7 (+70,0%)

б) Изменения общей средней частоты фоновой импульсации нейронов для отдельных структур, имп/с

	Архистриатум	Палеостриатум	Неостриатум	Гиперстриатум
Депривация	2,4 (—41,5%)	2,1 (—36,4%)	1,2 (+20,0%)	0,42 (—26,3%)
Норма	4,1	3,3	1,0	0,57
Нагрузка	4,8 (+17,1%)	3,6 (+9,1%)	2,5 (+150%)	1,5 (+163,2%)

В скобках показаны изменения в процентах («+» — увеличение количества ФА нейронов и средних частот их фоновой импульсации, «—» — уменьшение).

на процессы морфофункционального формирования мозга эмбрионов. При этом, если двигательная депривация вызывает увеличение количества низкочастотных, функционально малодифференцированных элементов, то двигательная нагрузка, наоборот, — увеличение числа функционально более зрелых, высокочастотных нейронов. Из этих данных следует, что приток афферентной импульсации в мозг со статокINETического аппарата в период эмбрионального развития является важным фактором функционального созревания нервных элементов, контролирующим и направляющим этот процесс.

В настоящее время многочисленными исследованиями показано, что изменения афферентного притока в ЦНС прежде всего существенным образом влияют на процессы морфологической дифференцировки нейронного аппарата. Лишение нервной клетки мозга развивающихся животных основной массы раздражителей от периферических рецепторов ведет к гибели части клеток и недоразвитию остальных [12, 19, 27, 28, 33], при этом наблюдается уменьшение размеров нейронов [27, 28, 30]. Гиперстимуляция же афферентных входов (тренировка) приводит к обратным явлениям: процессы роста и дифференцировки нервных элементов ускоряются [10—12, 31]. Как показывают полученные нами данные, эти изменения сопровождаются также четкими сдвигами в функциональной организации нейронного аппарата.

В онтогенезе частота разрядной деятельности нервных элементов возрастает в тесной корреляции с развитием синаптического аппарата

нейронов [25]. Под воздействием непрерывной синаптической «бомбардировки» уровень мембранного потенциала нейронов несколько снижается, что облегчает возможность генерации пиковых потенциалов [8]. Полученные в наших экспериментах результаты об изменениях частотных характеристик фоновой активности нейронов в зависимости от уровня моторики эмбрионов свидетельствуют о том, что функциональная роль притока двигательной афферентации в ЦНС в период эмбрионального развития прежде всего заключается в стимуляции процессов созревания синаптического аппарата нейронов.

Известно, что в эмбриогенезе число синапсов (и нейронов) в ЦНС устанавливается в избыточном количестве. В дальнейшем развитии часть из них, не имеющих приспособительного значения, подвергается атрофии и дегенерируется [7, 26, 29, 34]. Очевидно, что этот процесс контролируется онтогенетической «программой» развития. При этом есть основание считать (в том числе и полученные нами результаты), что закрепляются те межнейронные контакты, которые периодически активируются афферентной импульсацией.—показано, что в процессе афферентных раздражений в нейронах и синапсах возникает ряд метаболических, ультраструктурных и гистохимических изменений [21, 23, 32], составляющих морфофункциональную основу пластических перестроек нервных сетей. Наличие избыточного количества морфологических контактов между нейронами на ранних стадиях развития дает основание предполагать, что формирование межнейронных функциональных связей осуществляется не жесткофиксированной (генетически детерминированной) программой селективной активации тех или иных нейронных цепей, а, по-видимому, имеет стохастический характер, в качестве регуляторного фактора которого выступают механизмы биологической самоорганизации в соответствии с принципами системогенеза [1, 2]. В реализации последних важное значение имеют факторы внешней среды (экология животного). Действительно, в настоящее время в развитии нервной системы установлено существование двух типов «критических» периодов: преимущественной зависимости от генетических факторов и от влияний внешних условий [10, 11, 20].

Вышеизложенное, а также некоторые другие данные, свидетельствующие об относительной зрелости механизмов адаптивной саморегуляции нейродинамических процессов и о возможности формирования устойчивых сдвигов поведенческих реакций на основе информационной значимости обратной связи по каналам двигательной афферентации уже в период эмбриональной жизни [5, 9], позволяют надеяться, что принцип экспериментальной модуляции уровня двигательной активности при соответствующей разработке может стать эффективным методом реализации направленных воздействий на развивающийся мозг. Исследования следует проводить не только в направлении поиска оптимальных условий и практически приемлемых вариантов таких воздействий, но и в направлении постепенного накопления и взаимосвязывания данных, позволяющих выяснить как общие закономерности, так и тонкие

механизмы динамического взаимодействия наследственных и средовых факторов в формировании рабочих механизмов нервной системы. В результате откроются новые перспективы для дальнейшего совершенствования и разработки новых, более эффективных методов направленной модификации регуляторных функций ЦНС.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР.
Институт экспериментальной медицины АМН СССР, Ленинград

Поступило 21.VIII 1980 г.

**ՍԱԳՄԱՅԻՆ ՇՐՋԱՆՈՒՄ ԹԻՉՈՒՆՆԵՐԻ ԿՆՀ-Ի ՆԵՅՐՈՆԱՅԻՆ ԱՊԱՐԱՏԻ
ՖՈՒՆԿՑԻՈՆԱԼ ՀԱՍՈՒՆԱՑՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ ԿԵՆՏՐՈՆԱԶԻԳ
ՇԱՐԺՈՂԱԿԱՆ ԻՄՊՈՒԼՍԱՅԻՆԱՅԻ ԴԵՐԸ**

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Օ. Վ. ԲՈԳԴԱՆՈՎ, Է. Գ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է հավերի սաղմի շարժողական ապարատից դեպի ԿՆՀ ուղղված կենտրոնաձիգ իմպուլսացիայի հոսքի մակարդակը զարգացման վաղ շրջաններում՝ խրոնիկորեն ցածրացնելու կամ բարձրացնելու ազդեցությունը նրանց առաջնային ուղեղի նեյրոնային համակարգի հասունացման վրա: Որոշվել են ֆոնային-ակտիվ նեյրոնների քանակը տարբեր գոյացություններում, նրանց պարպումային գործունեության հաճախականության բնութագրերը, ինչպես նաև ուղեղի այդ բաժնի կշիռն ու ծավալը համապատասխան փորձարարական ազդեցություններից հետո: Բացահայտված է, որ շարժողական կենտրոնաձիգ իմպուլսացիայի հոսքի սահմանափակումը զուգակցվում է ֆոնային-ակտիվ նեյրոնների թվի պակասեցմամբ, ինչպես նաև նրանց զարկային ակտիվության միջին հաճախականության փոքրացմամբ՝ այն ժամանակ, երբ շարժողական իմպուլսացիայի մակարդակի բարձրացումը դրսևորում է հակառակ ազդեցություն: Շարժողական իմպուլսացիայի դերը ԿՆՀ-ի հասունացման մեջ առաջին հերթին կապված է նեյրոնների սինապսային ապարատի հասունացումը խթանելու հետ: Ստացված արդյունքները դիտարկվում են սաղմնային զարգացման շրջանում թռչունների ուղեղի որոշ կարգավորիչ հատկությունները նպատակաուղղված ձևափոխումների ենթարկելու տեսանկյունից:

**THE ROLE OF MOTOR AFFERENT IMPULSATION IN FUNCTIONAL
MATURATION OF CNS NEURONAL APPARATUS OF BIRDS
DURING EMBRYONIC DEVELOPMENT**

S. A. KARAPETIAN, O. V. BOGDANOV, E. G. GHEVORGHIAN

The effect of chronic changes of afferent motor impulsation in CNS on functional maturation of neural apparatus of chick embryo forebrain structures has been studied. The quantity of background—active neurons

and frequency characteristics of their spontaneous activity have been defined. It has been revealed that chronic limitation at early stages of neonatal development leads to quantitative decrease of background-active neurons and in the fall of mean frequency of their spike activity, while the rise of the level of motor impulsion causes the opposite effect. The role of motor afferentation consists mainly in stimulation of neuronal synaptic apparatus maturation. The obtained data are considered from the point of view of direct modifications of functional properties of chick embryo brain.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Бюлл. exper. биол. мед., 26, 81, 1948.
2. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М., 1975.
3. Аршавский И. А. Очерки по возрастной физиологии. М., 1967.
4. Аршавский И. А. В сб.: Механизмы нервной деятельности. 46, Л., 1977.
5. Богданов О. В. Функциональный эмбриогенез мозга. Л., 1978.
6. Богданов О. В., Блинкова Т. П. Физиол. журн. СССР. 55, 1, 3, 1969.
7. Вивилова Н. М. В сб.: Эволюция функции в онтогенезе. Л., 152, 1972.
8. Вартанян Г. А. Взаимодействие возбуждения и торможения в нейроне. Л., 1970.
9. Василевский Н. Н., Богданов О. В. В кн.: Сенсорная организация движений. Л., 53, 1975.
10. Волохов А. А. В кн.: Руководство по физиологии. Эволюционная физиология, ч. I. 262, Л., 1979.
11. Волохов А. А. 13-й съезд Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рожд. И. М. Сеченова. Алма-Ата, 1979. Рефераты докл. на симп., 1, 153, Л., 1979.
12. Каландашвили Э. П. В сб.: Функционально-структурные основы системной деятельности и пластичности мозга. Вып. 5, 90, М., 1976.
13. Карапетян С. К. Биологические основы повышения продуктивности и пути интенсификации птицеводства в АрмССР. Ереван, 1962.
14. Карапетян С. К. В кн.: Центральные и периферические механизмы нервной деятельности. 225, Ереван, 1966.
15. Карапетян С. К. 13-й съезд Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рожд. И. М. Сеченова. 1, Алма-Ата, 1979. Рефераты докл. на симп. 453, Л., 1979.
16. Карапетян С. К., Варданян В. А. Действие понижующей радиации на оогенез. Ереван, 1967.
17. Карапетян С. К., Варданян В. А., Аршакян А. В., Хачатрян Д. К., Погосян Н. Л. В сб.: Второй съезд армянского физиол. об-ва. 230, Ереван, 1974.
18. Карапетян С. К., Кочарян Р. Г. Биологическое действие искусственных источников УФ излучения на животный организм. Ереван, 1977.
19. Коваленкова М. В. Пятое научное совещ., посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели. Тез. и реф. докл. 98, Л., 1968.
20. Кокина Н. Н., Егиазарян Г. Г., Махмутов Р. Я. 13-й съезд Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рожд. И. М. Сеченова. Алма-Ата, 1979, 2. Тез. научн. сообщ. 106, Л., 1979.
21. Меркулова О. С., Диденко А. Б. 13-й съезд Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рожд. И. М. Сеченова. Алма-Ата, 1979, т. 2. Тез. научн. сообщ. 28, Л., 1979.
22. Назарян М. Б. Автореф. канд. дисс. Ереван, 1964.
23. Скребецкий В. Г. 13-й съезд Всесоюзн. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, посвящ. 150-летию со дня рожд. И. М. Сеченова. Алма-Ата, 1979, т. 1. Реф. докл. на симп. 465, Л., 1979.

24. Хачатрян Д. К. Биолог. ж. Армении, 30, 3, 53, 1977.
25. Шулейкина К. В. В кн.: Механизмы развивающегося мозга. 29, М. 1979.
26. Cowan W. Sci. Amer., 241, 3, 106, 1979.
27. Frotsher M., Mannsfeld B., Wensel I. J. Neuroforsch, 16, 6, 443, 1975.
28. Gullery R., Kaas I. J. Comp. Neurol., 154, 4, 741, 1974.
29. Hamburger V. J. Comp. Neurol., 160, 4, 553, 1975.
30. Hickey T., Spear P., Krat L., Kenneth E. J. Comp. Neurol., 172, 2, p. 265, 1972.
31. Parnavelas I., Globus A. Exp. Neurol., 51, 3, 637, 1976.
32. Salzman Ph., Roth R. Progr. Neurobiol., 13, 1, 45, 1979.
33. Sohal G., Narayanan C. Exp. Neurol., 46, 3, 521, 1975.
34. Sperry R. Сперри Р. В. В кн.: Экспериментальная психология. М., 319, 1960.

МОЛЕКУЛЯРНОЕ КЛОНИРОВАНИЕ И ЭКСПРЕССИЯ РЕКОМБИНАНТНЫХ ДНК

Р. А. ЗАХАРЯН

Обобщены последние достижения по генной инженерии, клонированию и экспрессии в бактериальной клетке генов ряда полипептидных гормонов: проинсулина, инсулина, гормона роста, соматомаммотропина, а также овальбумина; приведены основные методические подходы по конструированию рекомбинантных ДНК, включая данные по экстрахромосомальным генам у бактерий и плазмидам биодеградации.

Ключевые слова: рекомбинантная ДНК, плазмида, клонирование и экспрессия гена.

Клонирование и экспрессия генов в бактериальной клетке. Развитие исследований по химическому, биохимическому синтезу гена и первичной структуре ДНК, в частности клонируемых генов и ДНК векторных молекул, предопределили успех работ по клонированию и экспрессии ряда структурных генов эукариотов, что, по общему признанию, позволяет рассчитывать на быстрый прогресс в данной области.

Группа ученых отдела молекулярной биологии «Генетикс» [24] осуществили раздельный биосинтез двух полипептидных цепей (А и В) человеческого инсулина в бактериальной клетке *E. coli* в составе рекомбинантной молекулы плазмиды PBR 322, в которой гены А и В были встроены в карбоксильный конец гена бета-галактозидазы. Ступенчатым методом был осуществлен химический синтез правой и левой половин гена В (ВВ и ВН соответственно), ген А был собран из трех частей. Гены ВВ и ВН были клонированы в составе плазмиды PBR 322, получены векторы PVB 101 и PVB-1, в которых правая и левая половины гена В встроены по сайтам *E. coli* I и *Hind*-III. Ген А встроен в PBR 322 по сайтам *E. coli* I и *Bam*HI. Правая и левая фрагменты гена В были сцеплены с геном галактозидазы, рестрицированной *E. coli* I из λ -plac-5, в составе плазмиды pIB1. Ген А аналогичным путем был встроен в составе плазмиды pIA1. В экспрессии изучены штаммы D12.101/pIB1 и 294/pIA1 соответственно для генов В и А, эти штаммы продуцировали сцепленный гибрид бета-галактозидаза-А или В-полипептидную цепь, 20% от клеточного белка. Относительный выход по отдельным цепям инсулина тоже высокий—10 мг от 24 г бактериальной массы. Однако степень правильной коррекции двух полипептидных цепей относительно друг друга в воссоздаваемой нативной структуре инсулина, тестируемой радиоиммунологически, невысок—около 10%.

Идею использовать секретируемую в периплазму *E. coli* пеницилли-

назу или ее гидрофобный фрагмент в качестве транспортера сцепленного с ним проинсулина крысы удалось успешно осуществить в Гарвардском университете [37].

Структурный ген к-ДНК проинсулина [37] был встроен внутрь пенициллиназного гена плазмиды PBR 322 в сайте рестрикции эндонуклеазой P_{st} I: была сконструирована рекомбинантная плазмида P-147 следующей структуры: ген пенициллиназы (24—182)— $(gly)_6$ —проинсулин (4—86), P-147 в *E. coli* X1776-p147 экспрессировала ген проинсулина в составе гибридного протеина с пенициллиназой. Авторы получили доказательство транспорта гибридного полипептида в периплазму. Синтез проинсулина выявлен радиоиммунологически: определен синтез около 100 молекул на бактериальную клетку, что соответствует нескольким pg. Работы данной группы продолжены в двух направлениях: экспрессией генов человеческого инсулина и создания рекомбинантной плазмиды на основе PBR 322, в которой ген инсулина связан непосредственно с гидрофобным полипептидом пенициллиназы. Аналогичный подход был использован в лаборатории Гуддмана при конструировании рекомбинанты ДНК гормона роста [32].

Гибридный ген был сконструирован между бета-лактамазным геном плазмиды PBR 322 и к-ДНК крысиного гормона роста, клонированной в составе рMB9. Предполагалось, что ген ампициллина в рекомбинанте будет обеспечивать синтез гибридного с гормоном роста бета-лактамазы, которая будет транспортировать синтезированный гибрид в периплазму. Оба гена имеют один сайт рестрикции P_{st} I, удачно обеспечивающий синтез гибрида; в гене ампициллина P_{st} I сайт рестрикции расположен приблизительно в 2/3 от конца; в клонированном гене гормона роста—в нескольких основаниях от инициационного кодона пре-пептида. Гибридная плазмида рEx-RgH включала последовательности оснований, кодирующие N-терминальный конец ампициллина со 181 аминокислотным остатком, ковалентно сцепленным с последовательностью оснований для 214 аминокислотных остатков пре-гормона роста. Синтез гормона роста был обнаружен радиоиммунологически. Гибридный протеин не был обнаружен в периплазме, предполагается, что гидрофобный фрагмент бета-лактамазы в центре гибридного протеина с гормоном роста не активен в обеспечении процесса секреции. Количество синтезированного гормона было измерено весьма приблизительно—около 24000 молекул на клетку. Предполагается деградация синтезированного гибридного белка.

Та же группа авторов разработала подходы для экспрессии генов ряда других полипептидных гормонов млекопитающих (соматостатина, соматомаммотропина); получен 92%-ной чистоты фракция ДНК-ген, кодирующий человеческий соматомаммотропин [33]; ген этот, к-ДНК, синтезирован на мессенджер поли-А-РНК, выделенной из человеческой плаценты и очищенной до 50% хроматографией на dT-целлюлозе и последующим фракционированием в градиенте сахарозы. к-ДНК гормона далее очищен последовательной рестрикцией эндонуклеазами Hae-III

и Hha-I и изолирован электрофоретически. Полученный ген к-ДНК в 550 оснований изучен на последовательность, клонирован в PMB9 (PHCS-1), изолирован из плазмиды и вновь изучена последовательность в гене. Соответствие полученного гена известной структуре соматоматотропина позволяет полагать возможное успешное клонирование и экспрессию к-ДНК гормона в составе плазмиды с «активным» промотором.

Значительного успеха в клонировании и экспрессии эукариотического гена (овальбумина) добилась исследовательская группа фирмы «Апджон»; она получила экспрессию данного белка в составе рекомбинанты рис-1001 в *E. coli* [36]. Рекомбинантная ДНК рис-1001 была сконструирована на основе плазмиды pOV 203, которая содержит Nae-III фрагмент Lac. оперона в 203 пар оснований в составе: промотор, сайт, связывающийся с рибосомой («Шайн-Далгарно» — участок, кодон инициации), и кодон для первых семи аминокислот бета-галактозидазы; pOV 203 имеет сайт рестрикции *E. coRI*, локализованный за инициационным кодоном бета-галактозидазы.

Фрагмент гена овальбумина был получен рестрикцией плазмиды pOV-203 эндонуклеазой Tag-1; один сайт рестрикции расположен в 25 парах оснований от 5' конца инициационного кодона AUG гена овальбумина, другой локализован в 250 парах оснований вне района гена овальбумина в составе вектора; таким образом, рестрикцией Tag-1 был выщеплен из pOV-230 фрагмент в 2200 пар оснований, несущий целостный ген овальбумина, который был встроен в состав плазмиды в сайте рестрикции *E. coRI*, сохранив тем самым в составе гибрида инициационный кодон бета-галактозидазы, как стартовый сайт биосинтеза овальбумина. Овальбумин — самый большой по молекулярному весу протеин 43000 d, на сегодня успешно синтезированный в бактериальной клетке; *E. coli* продуцировал 1.5% овальбумина от клеточного белка. Предполагается увеличить выход овальбумина до 10% за счет транспозиций в составе Lac. промотора. Синтезированный овальбумин секретировался в периплазму — существенное обстоятельство, свидетельствующее о том, что механизмы узнавания, обеспечивающие транспорт протеина в эукариотической системе, имеют много общего с процессом транспорта в периплазму у прокариотов. Эта находка, несомненно, найдет реальнейшую разработку в генноинженерных исследованиях по созданию промышленных штамов.

Значительный интерес представляют исследования в Гарвардском университете, руководимые Пташине [31], по повышению экспрессии гена в составе рекомбинантной ДНК на основе идеи так называемого «переносного активного промотора». Уровень синтеза любого белка зависит: а) от частоты транскрипции соответствующего гена, б) эффективности трансляции соответствующей и-РНК; «а» предопределен термином «активный» промотор, «б» — наличием в мессенджер РНК соответствующего сайта прикрепления в составе трансляционного стартового кодона АУГ (ГУГ) и последовательности Шайн-Далгарно (SD),

комплементарной к 3' концу 16S рибосомальной РНК, изученной для большинства и-РНК *E. coli* в 3—9 оснований в 3—12 положениях от старта трансляции. Эти представления использованы в эксперименте для повышения биосинтеза протенна, в данном случае *cl* (репрессора), путем конструирования рекомбинантной ДНК, в которую встроены одна или более копий «активного» промотора *Lac*. в различных дистанциях от гена *cl* репрессора в составе плазмиды pMB9; при этом был создан гибридный, с рибосомой связывающийся сайт: *Lac*. промотор-сегмент включал Шайн-Далгарно последовательность $\frac{\text{АГГА}}{\text{ТЦЦТ}} + 5$ добавочных оснований, остальные сегменты *Z*-гена, включая его инициаторный АТГ, были удалены рестрикционной эндонуклеазой; фрагмент

$$\begin{array}{c} \text{СІ} \\ \hline \text{СГТАТГ} \\ \hline \text{5' } \frac{\text{СГТАТГ}}{\text{3' ТСАТАС}} \end{array}$$

ДНК*cl*-гена включал сегмент 5' $\frac{\text{СГТАТГ}}{\text{3' ТСАТАС}}$ + дальнейшую последовательность *cl*. Анализ рекомбинантной структуры РКВ-280 показал, что *Lac*. промотор связан с *cl*-геном через 8 оснований между *Lac*-*Z*, *SD* и АТГ*cl* [15].

Экспрессия *cl*-гена происходит в составе активного промотора в 250 раз активнее, нежели в составе своей системы, где *SD cl*-гена отделен от *cl*-АТГ 11-ю основаниями. Высокий уровень продукции репрессора достигнут вариацией дистанции между 2 элементами гибридного участка, ответственного за связывание с рибосомой.

Марк Пташне и сотр. [31] разработали универсальный подход по повышению экспрессии практически любого структурного гена в составе рекомбинантной плазмиды PBR 322, позволяющий встраивать *Lac*. промотор-фрагмент в нужном положении к структурному гену (в частности, к гену «сго» фага). Один из рекомбинантов синтезировал 190000 мономеров протенна сго на клетку.

Для выяснения структурных особенностей промоторов, контролирующих экспрессию гена, проведено изучение последовательности оснований в слабом промоторе и в мутантном «активном». Дикий тип *i* гена (*Lac* репрессор) слаб, конститутивен, транскрипция этого гена происходит один или дважды за генерацию, продуцирующей 10 молекул репрессора на клетку. В сравнении с другими промоторами последовательность в позиции (—10) такая же, что и в Pribnow box с типичной вариацией. Спейсер между Pribnow box и стартом и-РНК здесь необычен, более богат ГЦ, нежели АТ, и может обуславливать слабое связывание РНК-полимеразы. Последовательность ТГ ТТГ в области (—35) также отклонена в ТГГЦГ, существенно отклонение в «С» в четвертой позиции: его мутация в «Т» критически изменяет сродство РНК-полимеразы и повышает 10-кратно экспрессию гена. Изучение подобных вариаций позволит понять и выработать определенные рамки структурных модификаций на нуклеотидном уровне в направленной регуляции активности гена.

Кроме теоретической ценности, эти и подобные исследования най-

дуют приложение в генноинженерных исследованиях по созданию высокопродуктивных промышленных штаммов микроорганизмов.

Гибридные векторы плаزمид-плазмид серии PCV и плазмид-фаг получены в лаборатории Баева [8, 9, 11, 12]. В составе этих векторов возможно клонирование фрагментов-генов, рестрицированных эндонуклеазами, генерирующими липкие концы: E. coRI, Hind-III, Sal-I, Bam-I, Pst-I, и Sma-I, а также рестрицированные комбинированным действием двух ферментов; такой подход обеспечивает единственно возможное, правильное соответственно направлению процесса трансляции ориентированное включение клонируемого гена [12]. Эти векторы имеют еще одно преимущество: относительно широкий набор сайтов рестрикции по ряду эндонуклеаз.

Рекомбинантные ДНК на основе генов энтомопатогенных бактерий. В программе генноинженерных работ ведутся работы по рекомбинантным ДНК для энтомопатогенных бактерий.

Целью этих исследований является повышение патогенности энтомопатогенных штаммов *Bac. thuringiensis* и *Bac. popillae* и расширение спектра их действия и эффективности их против вредителей сельского хозяйства.

В настоящее время изучаются возможные векторы для этих бактерий; программа намеченных исследований включает изучение их трансформации плазмидой *Staphyl. aureus*-pub-110 kan^r/heo^r, с учетом успешных исследований Ловетт и др. по репликации и экспрессии плазмиды pub-110 в *Bac. subtilis*, а также рекомбинантных ДНК, на основе этой плазмиды, несущей ген триптофана.

Трансформация *Bac. thuringiensis* будет проведена по Спизайзен для *Bac. subtilis* в модификации Рив для *Bac. thuringiensis* в разные фазы размножения бактерий при вариации источников углерода, азота, аминокислотного состава среды, типа катионов или хелатных соединений. Одновременно изучаются известные векторы системы *E. coli*; PSC-101, PMB-9, PBR-322, в составе которых тимидилат-синтезный ген был экспрессирован в *Bac. subtilis*.

Программа намеченных исследований включает конструирование гибридных плазмид из хромосомной ДНК *Bac. thuringiensis* и собственной плазмидной ДНК или ДНК подходящего вектора, структурную характеристику полученных рекомбинантов, трансформацию ими по соответствующим маркерам, а также изучение экстрахромосомальных генетических элементов, плазмидных генов у разных штаммов *Bac. thuringiensis* и возможность их использования в качестве векторов. В настоящее время изучены плазмидные гены у 4 разновидностей *Bac. thuringiensis* [2, 5—7, 23], а также у *Bac. popillae* [23]. Определенный интерес представляет наличие в токсинообразующих штаммах *Bac. thuringiensis* плазмидной ДНК с относительно высоким молекулярным весом: $90 \cdot 10^6$ d $50 \cdot 10^6$; $45 \cdot 10^6$ d (табл. 1).

Рекомбинантные ДНК на основе плазмид биодеградации. Существенный теоретический интерес, позволяющий понять особенности моле-

Таблица I

Число и молекулярные веса плазмидных генов у культур *Bac. thuringiensis* (BT)
и *Bac. popilliae* (B. P.)

Штамм	BT var. caucasicus	BT var. kurstaki	BT var. galleriae	BP
	90	50		
	10	45	10	
	12	29,9	12	
Молекулярный вес	5	17,1	6	
10 ⁶ Д		7,4		
		4,2		4,45
		3,9		
		1,1		0,58
		0,8		

кулярной организации генетических единиц в составе структуры плазмид, и практический интерес в плане конструирования штаммов микроорганизмов, несущих мультиплазмидные рекомбинантные ДНК, кодирующие усвоение циклических углеводов (отходы нефтехимической промышленности), представляют плазмиды биodeградации, обнаруженные у бактерии рода *Pseudomonas*, в частности, почвенных псевдомонад.

В штаммах почвенных псевдомонад описаны экстрахромосомальные гены — плазмиды биodeградации: нафталина, салицилата, октанола, камфоры, ксилена [17, 18, 20, 21, 26], недавно описаны плазмиды, разлагающие лигнин, гербициды, соединения типа ДДТ, никотин [11, 16, 35].

Установлено, что для плазмид биodeградации, в отличие от плазмид цитоплазматической локализации, характерна преимущественно околохромосомальная локализация, возможно, через РНК-овый коннектор [1, 3, 28]. Некоторые из них изолированы в форме суперспирализованных молекул циркулярных ДНК и охарактеризованы физико-химически, хотя у разных авторов по причинам, недостаточно ясным, получены разные показатели по некоторым физико-химическим параметрам ДНК для нафталина, салицилата и толуола. Плазмиды биodeградации NAN и SAL кодируют катаболизм нафталина и салицилата через мета-путь разложения катехола, и салицилат является промежуточным соединением деградации нафталина, что предполагает сходную структуру генетической организации ДНК этих плазмид. Имеющиеся в литературе немногочисленные данные двух групп исследователей о плаزمидах NAN и SAL отличаются друг от друга, и до настоящего времени не получено удовлетворительного объяснения обнаруженной вариабельности ряда физико-химических свойств [22, 25, 26, 28].

Нами выделены, физико-химически и электронномикроскопически охарактеризованы экстрахромосомальные, циркулярные, молекулы плазмидных ДНК, способные усваивать нафталин, салицилат; установлена их предпочтительная околохромосомальная локализация, также изучен ряд криптоических плазмидных ДНК этих штаммов [1, 3, 4].

Исходя из представлений, полученных на основе генетических исследований о кластерном характере расположения генов биodeграда-

ции в хромосоме, в настоящее время интенсивно изучается структура ДНК генов биodeградации. Проведены (*in vivo*) исследования в направлении получения от целой плазмиды сегрегатов, собственно генов биodeградации в виде нетрансмиссибельных репликонов и генов фактора трансмиссибельности и транспозиции генов по биodeградации и плазмид, разлагающих салицилат и толуол в составе R-плазмид [19]. В экспериментах *in vivo* получены рекомбинантные ДНК на основе плазмиды биodeградации TOL 75-10⁶ d и гена бета-лактамазы (Tn-401) около 3-3×10⁶ d. Данный рекомбинант был получен путем совмещения плазмиды TOL в бактериальном штамме, содержащем рекомбинантную R-детерминанту, в которую ген Tn-401 был перенесен из плазмиды RPI.

Гибридная ДНК TOL:Tn-401 стабильно экспрессировала фермент бета-лактамазу в штаммах *Ps. aeruginosa*, *E. coli*, равно как и репликативные и конъюгативные функции; однако способность к утилизации толуатов проявлялась только в шт. *Ps. putida*; последнее, по-видимому, связано с наличием определенной взаимозависимости процессов индукции и экспрессии хромосомальных и экстрахромосомальных генов биodeградации у шт. *Ps. putida*.

Показано, что конъюгативная плазмида, кодирующая разложение никотина и никотината в процессе конъюгативного переноса из *Ps. corymbosa* в *Ps. putida*, в трансконъюгатах распадается на два независимых репликона: секс-фактор T и собственно неконъюгативный репликон структурных генов биodeградации никотина (личное сообщение Такер Р.). Слияние плазмиды TOL с R-детерминантом R-91 с образованием рекомбинантной плазмиды RND-3, кодирующей резистентность к карбенциллину и способность роста на толуене, ксилене, М-толуате, предполагается на основе структур is-подобных последовательностей.

В связи с изложенным определенный интерес представляет изучение структурной гомологии между конъюгативными факторами фертильности в составе плазмид биodeградации и известными «самостоятельными» факторами типа «K», «FP» и др. у *Ps. putida*.

Каковы структурные особенности специфических участков плазмидных ДНК, обеспечивающие процессы рекомбинации отдельных репликонов в коинтеграаты и процессы сегрегации? Одни из них—вставочные сегменты is интенсивно изучаются. Некоторые из них экспериментально перенесены в состав генов биodeградации SAL, TOL [19]; предполагается их присутствие в природном SAL, NAH.

Определенный интерес представляет идентификация кластеров генов биodeградации в составе фрагментов-рестриктов с целью конструирования рекомбинантной ДНК на основе плазмид биodeградации в условиях *in vitro*.

Сравнительный анализ электрофоретического распределения в агарозном геле фрагментов ДНК плазмид NAH и SAL, рестрицированных эндонуклеазой *E. coRI*, выявил приблизительно одинаковое число фрагментов, до 23, как для NAH, так и для SAL и в достаточной степени сходный профиль их миграции в агарозном геле (Р. Захарян и др. в пе-

части). Оценка молекулярных весов полученных фрагментов проведена согласно маркерам-фрагментам ДНК плазмиды RPI, рестрицированной эндонуклазой Sma. По данным ряда авторов, эндонуклеаза E. coRI фрагментирует ДНК плазмиды NAN (штаммы 2125) и SAL (штамм 2115) на 10 одинаковых по молекулярному весу фрагментов [22]; другие исследователи указывают на образование 19—20 идентичных фрагментов для NAN (Ppg7) и SAL (AC 165). Согласно нашим данным, число фрагментов при рестрикции с E. coRI достигает 23-х в случае с NAN и SAL. Можно предположить определенную неоднородность в структуре ДНК в популяции плазмид NAN и SAL, чем, возможно, и объясняется некоторая разноречивость данных, имеющих в литературе (табл. 2).

Таблица 2

Число и молекулярные веса плазмидных генов у *Pseudomonas putida*

Штамм	Плазмида	Молекулярный вес $\times 10^6$ Д	EcoRI число фрагментов
Ppg 7	NAN	~43	10 [22] 20 [25] 23
Ppg 2115 AC 165	SAL	~43	10 [22] 19 [25] 23
AC 36	криптические	36, 97, 62, 52	[28]
Ppg 7		3—18	[4]

Клонирование и экспрессия генов в эукариотической клетке. В настоящее время создание ген-транспортирующей системы для клеток млекопитающих основывается на исследованиях по конструированию рекомбинантной ДНК на основе ДНК вируса SV-40 [30], вируса полиомы, включая изучение псевдовирioна полиомы, как возможной ген-транспортирующей системы, несущей определенный фрагмент ДНК-гена в составе вириона или искусственной вирусоподобной частицы [13, 14].

Возможность активной экспрессии гена, фрагмента эукариотической ДНК в составе вирусного вектора в эукариотической клетке была продемонстрирована в исследовании с геном глобина к-ДНК крысиного бета-глобина была вставлена в состав ДНК SV-40 на место гена, кодирующего белок капсиды VP-1 [30]. Рекомбинантная ДНК SVGM5-RaBg эффективно размножалась в клетках CV-1, продуцируя и-РНК бета-глобина; клетки CV-1, зараженные рекомбинантом, синтезировали значительное количество этого полипептида.

В полученном рекомбинанте практически вся область гена VP-1 замещена на к-ДНК бета-глобина: инициационный кодон гена бета-глобина, его с рибосомой связывающий участок заменили соответствующие сегменты VP-1, трансляционный терминатор бета-глобина занял положение проксимальное VP-1 терминатора, оставшегося в векторе. Таким образом, в данном векторе были сохранены все области, вовлеченные в про-

цесс инициации транскрипции, терминации, сплайзинга, полнаденилирования 16 и 19-S и-РНК SV-40. Данная стратегия обеспечила транскрипцию в составе рекомбинанты, функционально активной соответствующей и-РНК. Получены $2,5 \times 10^4$ бляшек на лигированной ДНК; из изученных 50 40 содержали бета-глобин. Однако синтезируемый бета-глобин разрушался быстро—в течение 60 мин. В данной лаборатории осуществлена экспрессия в составе SV-40 тимидинкиназного гена, гена гуанин-фосфорибозилтрансферазы, генов H2A и H4 гистонов Dr. melanogaster. Запланированы исследования по изучению возможности экспрессии геномного гена бета-глобина: транскрипции, процессинга и трансляции соответствующей и-РНК, перемещении позиции бета-глобинового гена в различные позиции поздних и ранних генов SV-40.

Ген бета-глобина крысы был клонирован в составе ДНК SV-40 также в лаборатории Ледера. Различные участки «поздних» выделенных генов в составе ДНК SV-40 были замещены на ген бета-глобина, полученного из клонированной к-ДНК. Рекомбинант, который сохранял промотор-лидирующий сегмент, интроны для поздней и-РНК, обеспечивал транскрипцию стабильного гибрида SV-40—глобинового транскрипта, который, как показали радиоиммунологические тесты, эффективно транслировался в культуре клеток. Рекомбинант же, имеющий ту же структуру, но лишенный области «сплайзинга», не обеспечивал синтеза стабильного транскрипта и-РНК, равно как и трансляции. Полученный результат свидетельствует о том, что определенный фрагмент приблизительно в 500 пар оснований, обеспечивающий «сплайзинг», необходим для накопления и трансляции стабильных фракций и-РНК в эукариотической системе. Определенные успехи достигнуты в конструировании ген-транспортной системы на основе искусственной вирусоподобной частицы [13, 14].

На основе высокоочищенных препаратов белковой капсиды вируса полиомы и фрагментов гомологичной и гетерологичной ДНК (полиомы вируса SV-40, фага λ , ДНК тимуса) в условиях низкой ионной силы (in vitro) сконструирован новый тип искусственной вирусоподобной частицы, в составе которой ДНК резистентна к действию панкреатической ДНКазы, и полученный комплекс стабилен в условиях высокой ионной силы. Искусственная вирусоподобная частица (ИВЧ) содержит внутри капсиды гомогенную ДНК с молекулярным весом 1,150—1,2·10⁶ дальтон. Плотностный анализ демонстрирует промежуточную плотность ИВЧ между вирусом и белковой капсидой.

Электронная микрография свидетельствует о том, что в ИВЧ ДНК защищена внутри вирусной капсиды. Получен результат, согласно которому гистоны способствуют формированию и сборке ИВЧ.

Эндонуклеазный анализ ферментами-рестриктазами свидетельствует о том, что в ИВЧ включается статистически вероятный набор фрагментов как гомологичной, так и гетерологичной ДНК. ИВЧ будет использована для транспорта в ядра клеток гомогенного набора определенных структурных генов.

Получены предварительные данные по экспрессии гена Т-антигена вируса SV-40, транспортированного в составе ИВЧ, в культуре клеток 3Т3. Синтез Т-антигена SV-40 в инфицированных ИВЧ клетках 3Т3 в ядре и цитоплазме был обнаружен через 24 ч после инфекции методом иммунофлюоресцентного анализа после соответствующей обработки инфицированных клеток флюоресцином, конъюгированным с анти-SV-40 Т-антигеном.

Теоретическая и практическая важность исследований по генной инженерии обуславливает широкую и обширную программу работ, развертываемых в нашей и ряде других стран.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР

Поступило 14 VII 1980 г.

ՌԵԿՈՄԲԻՆԱՆՏԱՅԻՆ ԴՆԹ-Ի ՄՈՆԿՈՒՅԱՐ ԿԼՈՆԱՎՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ԷՔՍՊՐԵՍԻԱՆ

Ռ. Ա. ՉԱԽԻԱՅԱՆ

Մշակված են մեթոդական մոտեցումներ ֆունկցիոնալապես ակտիվ ռեկոմբինանտային ստրուկտուրաների կառուցման ռեկոմբինանտային ԴՆԹ-ի կազմում զտնվող ստրուկտուրային զենների էքսպրեսիայի արդյունավետության բարձրացման համար: Ցույց է տրված, որ հնարավոր է սինթեզված պոլիպեպտիդների սեկրեցիան բակտերիալ պոլիպլազմայի մեջ: Ուսումնասիրված է CV 40 ռեկոմբինանտային ԴՆԹ-ի կազմի մեջ մտնող մի շարք էուկարիոտիկ ստրուկտուրալ զենների 4-ԴՆԹ-զենների էքսպրեսիան բջիջների կուլտուրայի մեջ: Կառուցված է արհեստական վիրուսանման մասնիկների նոր տիպ, որը կարող է օգտագործվել որպես զեն տեղափոխող սխեմեմ էուկարիոտիկ բջիջների համար:

In vivo պայմաններում կառուցված են ռեկոմբինանտ ԴՆԹ բիոգեդրադադիայի Sal Tol պլազմիդների հիման վրա: Այժմ ուսումնասիրվում են բայիլների արտաբրոմոսոմային զենները՝ նրանց նպատակադրված տրանսֆորմացիայի հնարավորության հարցի ներքո:

THE MOLECULAR CLONING AND EXPRESSION OF RECOMBINANT DNA

R. A. ZAKHARYAN

Last achievements of gene engineering, cloning and expression in bacterial gene cell of some polypeptide hormone genes: proinsulin insulin, growth hormone somatomammotropin and ovalbumine have been generalized. Main methodic approaches to construction of recombinant DNA, including data on extrachromosomal genes in bacilli and biodegradation plasmids have been presented.

1. Агабян А. С., Захарян Р. А., Акопян С. М., Бакунц К. А., Исраелян Ю. А., Азарян Н. Г. Микробиология, 47, 1, 97, 1978.
2. Дебабов В. Г., Азизбекян Р. Р., Хлебашина О. Н., Дяченко В. В., Галушка И. П., Бельх Р. А. Генетика, 13, 496, 1977.
3. Захарян Р. А., Агабян А. С., Акопян С. М., Кочарян Ш. М., Боронин А. М. ДАН СССР, 232, 482, 1977.
4. Захарян Р. А., Агабян А. С., Акопян С. М., Гаспарян Н. С., Кочарян Ш. М. Биолог. ж. Армении, 31, 8, 818, 1978.
5. Захарян Р. А., Агабян А. С. Всесоюз. симп.: Молекулярные механизмы генетических процессов, 87, М., 1976.
6. Захарян Р. А., Агабян А. С., Чил-Акопян Л. А., Гаспарян Н. С., Бакунц К. А., Татевосян П. Е., Африкян Э. К. ДАН АрмССР, 63, 1, 42, 1976.
7. Захарян Р. А., Исраелян Ю. А., Агабян А. С., Татевосян П. Е., Акопян С. М., Африкян Э. К. Микробиология, 48, 2, 226, 1979.
8. Копылова-Свиридова Т. Н., Фодор И., Беев А. А. ДАН СССР, 245, 5, 1978.
9. Ксёндзенко В. Н., Кобынина Т. П., Казанцев С. Н., Крюков В. М., Баев А. А. ДАН СССР, 248, 410, 1979.
10. Скрыбин Г. К., Головлева Л. А., Зякин А. М., Перцова Р. Н., Мурзхин Ю. В. ДАН СССР, 237, 512, 1977.
11. Скрыбин Г. К., Гаузе Г. Г., Томарев С. Н., Баев А. А. ДАН СССР, 241, 1220, 1978.
12. Солонин А. С., Тяншин В. Н., Баев А. А. ДАН СССР, 247, 320, 1979.
13. Aposhian V. N., Zakharian R. A. Advances in Enzyme Regulation, 18, 275, Perg. Press, 1980.
14. Aposhian V. N. Virology, 96, 656, 1979.
15. Backman K., Ptashne M. Cell, 13, 65, 1978.
16. Barry K. M., Allisow N., Skinner A. J., Cooper R. J. Gen. Microbiol., 110, 1, 1979.
17. Chakrabarty A. M., Friello D. A. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 3410, 1974.
18. Chakrabarty A. M. Ann. Rev. Genet., 10, 7, 1976.
19. Chakrabarty A. M., Friello D. A., Bopp C. H. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75, 3109, 1978.
20. Daggelby C. J., Bayley S. A., Wersey M. J., Williams P. A., Broda P. A. J. Bacteriology, 130, 1274, 1977.
21. Dunn N. W., Gunsalus I. S. J. Bacteriol., 114, 974, 1973.
22. Ferrel R. G., Gunsalus I. S., Cauford IaP., Johnston I. B., Ito I. S. Biochem. Biophys. Res. Commun., 82, 411, 1978.
23. Faust R., Spizizen J., Gige V., Trauers R. S. J. of Invertebrate Pathology, 33, 233, 1979.
24. Goeddel D. V., Kleid D. G., Bolivar F., Heyneker H. L., Yansura D. G., Crea R., Hirose T., Kraszewski A., Itamura K., Riggs S. D. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 76, 1, 106, 1979.
25. Heiny A. L., Daggelby C. J., Broda P. A. Mol. Gen. Genet., 150, 147, 1978.
26. Johnston J. B., Gunsalus I. S. Biochem. Biophys. Res. Commun., 75, 13, 1977.
27. Palchoudhuri S., Chakrabarty A. M. J. Bacteriol., 125, 410, 1976.
28. Palchoudhuri S. Biochem. Biophys. Res. Commun., 77, 2, 1977.
29. Rheinwald J. G., Chakrabarty A. M., Gunsalus I. S. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 70, 855, 1973.
30. Richard C., Mulligan, Howard B. H., Berg P. Nature, 277, 103, 1979.
31. Roberts T. M., Kacich R., Ptashne M. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75, 5301, 1979.
32. Seeburg P. H., Shine J., Martial J. A., Ivarie R. D., Morris J. A., Ulrich A., Bakter J. D., Goodman H. M. Nature, 276, 795, 1978.
33. Shine J., Seeburg P. H., Martial J., Buxter J., Goodman H. M. Nature, 270, 494, 1977.

34. *Stahly D. P., Dingman D. W., Bulla L. A., Aronson A. I.* Biochem. Biophys. Res. Comm., 84, 581, 1978.
35. *Thaker R., Rorving O., Kahlon P., Gunsalus I. C.* J. of Biochemistry, 289, 1978.
36. *Thomas H., Fraser, Barbara J. Bruce.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75, 5936, 1978.
37. *Vilh-Komaroff L., Efstratiadis A., Broome S., Lomedice P., Tirard R., Naber S. P., Chick W., Gilbert W.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 75, 8, 3727, 1978.

СОВРЕМЕННЫЕ МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ, ОЧИСТКИ И ФРАКЦИОНИРОВАНИЯ ПЛАЗМИДНЫХ ДНК

А. С. АГАБАЛЯН

Проведен анализ литературных данных, посвященных методам выделения, очистки и фракционирования плазмидных ДНК. Анализирован ряд современных биохимических и молекулярно-биологических методов выделения и идентификации ковалентно-замкнутых циркулярных молекул плазмидных ДНК. В свете современных представлений подробно рассматриваются такие методы, как ультрацентрифугирование в градиентах плотности хлористого цезия и сахарозы, электрофорез ДНК в агарозных гелях, фракционирование циркулярных ДНК посредством ионообменной хроматографии и гель-фильтрации на колонках с различными заполнителями. Освещены также разные подходы к лизированию бактериальных клеток.

Ключевые слова: циркулярные ДНК, плазмиды, выделение, очистка, фракционирование.

Плазмиды бактерий представляют собой генетические элементы (детерминанты), которые в отличие от классических генов находятся не в ядерных структурах, а в цитоплазме бактериальных клеток. Поэтому их часто называют экстрахромосомными генетическими элементами, т. е. дополнительными по отношению к хромосомным генетическим элементам, существующим в бактериальных клетках автономно. Вследствие своей автономности, обособленности от хромосомы плазмиды способны к бесконечно долгому поддержанию и воспроизведению.

Это свойство плазмид обусловлено тем, что их репликация осуществляется самостоятельно и независимо от размножения бактерии-хозяина. Можно сказать, что плазмиды—типичные репликоны, т. е. генетические структуры, размножающиеся как целое. Как и все репликоны, они обладают также способностью к саморегуляции своей репликации, независимой от механизмов, регулирующих размножение бактериальной хромосомы. Обычно наличие таких внехромосомных элементов устанавливается по проявлению детерминируемой ими функции: устойчивость к действию антибиотиков, утилизация ряда ароматических соединений, перенос генов при конъюгации, кодирование различных ферментов, токсинов и т. д.

Исследование плазмид и их роли в биологии бактерий имеет большое теоретическое и практическое значение. Благодаря этому стал возможным генетический анализ бактерий, охарактеризована структура генов на молекулярном уровне, выявлена локализация генов и их последовательность на хромосоме бактерий.

Бактериальные плазмиды могут присутствовать в клетках в двух состояниях: либо автономно, независимо от хромосомы, либо объединенными, интегрированными с ней. Последние, способные образовывать с хромосомой клетки непрерывную ковалентно-связанную структуру, называют эписомами. Плазмиды часто придают несущим их бактериям новые свойства. С помощью плазмид осуществляется перенос генетической информации между бактериями, они определяют характер взаимодействия бактерий с другими организмами. Признаки бактерий, определяемые плазмидами, разнообразны, а число их по мере изучения все более увеличивается. Способность плазмид наделять бактерию новыми свойствами, контролируемые геном плазмид, называется соматической функцией плазмид.

Благодаря всем этим свойствам плазмиды в последние годы широко используются в качестве исходного материала в исследованиях по конструированию новых биологически активных молекул ДНК. С рекомбинантными молекулами ДНК, созданными на основе плазмидных ДНК, сейчас связывают надежды на решение ряда важнейших проблем в биологии.

Известно, что плазмидные ДНК представляют собой циркулярные, ковалентно-замкнутые молекулы. Описанные в ранних работах линейные формы плазмидных ДНК, несомненно, были фрагментированы в процессе их выделения из бактерий. Вероятнее всего эти линейные молекулы (фрагменты) ДНК с молекулярным весом около 10 МД получались при встряхивании со смесью хлороформ—изоамиловый спирт в процессе депротенинизации. Циркулярная природа плазмидных ДНК была установлена генетическими приемами и радиоавтографическим анализом хромосомы *E. coli*, а также биохимическим и электронномикроскопическим изучением ДНК бактериофага λ 174. Вскоре циркулярная форма ДНК была описана для хромосом других бактерий, геномов бактериальных вирусов, некоторых вирусов животных, бактериальных плазмид и митохондрий высших организмов. Развитие физико-химической и электронномикроскопической техники исследований позволило детально изучить структуру циркулярных ДНК, различия в структурных формах этих молекул, имеющих вид суперспирализованных и открытых колец и т. д. Развитие этих методов исследований привело к новым достижениям в трактовке структурных форм ядерной ДНК эукариотов и химической структуры промежуточных форм, синтезирующихся в процессе дубликации циркулярных ДНК.

Первое физическое доказательство циркулярности ДНК было представлено в 1962 г. Файерсом и Синсхеймером [11], которые при изучении структуры односпиральной ДНК фага λ 174 обнаружили, что при щелочном значении pH, 10—12,5, ДНК содержала компоненты, седиментирующие с различной плотностью: быстроседиментирующая форма была способна переходить в более медленную при обработке панкреатической рибонуклеазой (РНК-аза) без появления промежуточных продуктов. Кроме того, быстроседиментирующая форма была рези-

стентна к разрушению экзонуклеазой I. в отличие от медленной. Резюмируя полученные данные, авторы пришли к заключению, что быстроседиментирующая форма ДНК фага λ 174 имела циркулярную структуру, что впоследствии подтвердилось электронномикроскопически. При изучении ДНК фага было обнаружено, что при прогревании линейного дуплекса ДНК фага при 65° и последующем медленном охлаждении появляется новый компонент, который при нейтральном pH седиментирует в 1,13 раза быстрее, чем линейная форма ДНК фага.

Было установлено, что этот новый компонент представляет собой циркулирующие в процессе отжига короткие односпиральные комплементарные участки линейной ДНК с когезивными концами. Через некоторое время было показано, что ковалентное связывание таких участков может проходить при обработке экстрактами *E. coli*.

Встречающиеся в природе циркулярные молекулы ДНК были первоначально обнаружены у генома вируса полиомы и у внутриклеточных репликативно-промежуточных структур бактериофага λ 174. Удалось выявить две циркулярные формы этих дупликатов: быстроседиментирующие ковалентно-замкнутые молекулы (форма I) и более медленно седиментирующие циркулярные молекулы, содержащие одну спираль (форма II). Форма I седиментирует быстрее вследствие более компактной суперспирализованной циркулярной структуры и может переходить в форму II при обработке панкреатической дезоксирибонуклеазой (ДНК-аза). Такая обработка приводит к односпиральному разрыву. Обработка формы I циркулярной ДНК эндонуклеазой EcoR I приводит к образованию линейных молекул, иногда характеризующихся как форма III.

Описаны также и другие циркулярные формы ДНК, соответствующие димерным, тримерным и мономерным молекулам. Эти комплексы были обнаружены в таких разных системах, как внутриклеточные ДНК ряда бактериофагов, вирусов, митохондрий, кинетопластов.

Все циркулярные молекулы ДНК, выделенные из природных систем, имели суперспиральную конформацию. Это свойство, обеспечивающее молекуле ДНК пониженную внутреннюю вязкость, приводит к уменьшению чувствительности к разрывам и объясняет причину более быстрой седиментации суперспирализованных молекул по сравнению с открытыми циркулярными и линейными формами ДНК. У природных циркулярных молекул ДНК плотность седиментации понижается по сравнению с другими формами ДНК, когда ионная сила раствора возрастает (от 0,01 до 1,0 М). При седиментации в щелочных условиях (pH 12,5) ковалентно-замкнутые молекулы ДНК седиментируют быстрее, чем при нейтральном pH. Седиментационный профиль суперспирализованных молекул не изменяется при pH 8,0—11,4, между pH 11,8 и 12,5 отмечается значительное увеличение коэффициента седиментации. При таком значении pH ковалентно-замкнутая ДНК вируса полиомы, которая при нейтральном pH имеет коэффициент седиментации 20 S, седиментирует при 53 S.

Основным этапом при выделении циркулярных плазмидных ДНК из бактериальных клеток является лизирование их. Лизис бактериальных клеток, осуществляемый комбинированным действием ферментов (лизоцим, лизостафин и др.) и детергентов (ЭДТА, ДОХ, тритон X-100, бридж-58, NL-саркозил, SDS и т. д.), зависит от многих факторов, и в частности от локализации плазмид в бактериальной клетке. Большинство методов, используемых для выделения плазмидных ДНК, основаны на суперспирализованности, ковалентно-замкнутой конформации этих молекул. Например, центрифугирование в градиенте плотности хлористого цезия, адсорбция на нитроцеллюлозах, ускоренная седиментация в щелочном градиенте сахарозы зависят от определенных физико-химических характеристик ДНК. Методы лизиса бактерий, получение осветленных лизатов также требуют индивидуального подхода в каждом отдельном случае. Широко используемый способ лизирования бактериальных клеток при помощи так называемого «детергентного коктейля», содержащего 1%-ный бридж—58, 0,4%-ный ДОХ (дезоксихолат натрия), 0,0625 М ЭДТА, описанный Клевеллом и Хелински [9], целиком и полностью зависит от цитоплазматической локализации ковалентно-замкнутых ДНК, которые не седиментируют с резистентными к действию бриджа клеточными фракциями. Осветленный лизат, полученный после такой обработки, содержит около 2—4% хромосомной ДНК. Гуерри с согр. [12] предложили иной способ лизирования клеток. После предварительного лизирования клеток лизоцимом и ЭДТА полный лизис достигался добавлением к смеси SDS и NaCl высокой концентрации в течение 18—20 часов. Метод отличается доступностью и простотой исполнения и позволяет освободиться от почти 99% хромосомной ДНК. Этот способ в определенной степени является модификацией известного метода, основанного на разделении циркулярной ДНК вируса полиомы от высокомолекулярной клеточной ДНК в присутствии SDS и высокой концентрации NaCl, вследствие чего достигается более полная диссоциация белков от нуклеиновых кислот. Описан еще целый ряд методов выделения плазмидных ДНК с преимущественной цитоплазматической локализацией, являющихся модификациями или комбинациями указанных выше методов [8].

Интересные данные были получены при попытке повысить чувствительность клеток *E. coli* к действию бриджа-58. Оказалось, что комбинированная «лизоцим-версен» обработка клеток на холоду приводит к резкому возрастанию чувствительности клеток к этому детергенту. Кроме того, уровень лизиса во многом зависел также от полной силы смеси и концентрации магния в среде. В то же время при выделении ковалентно-замкнутых плазмидных ДНК из *Staphylococcus aureus* бактериальные клетки лизировали при помощи бацитрацина и лизостафина с последующим замораживанием при -70° , лизис завершался добавлением к оттаявшей смеси описанного выше «детергентного коктейля». Осветленный лизат, полученный после такой обработки, практически был свободен от хромосомной ДНК. В другой работе клетки бак-

тернального штамма *Streptococcus faecalis* подвергали энзиматическому лизису с использованием лизоцима и проназы и последующим добавлением NL-саркозила. Для выделения циркулярных плазмидных ДНК из *Lactobacillus* оптимальным являлось получение NaCl-SDS лизатов и фрагментирование их раздавливанием—«раздавленные лизаты»,—с дальнейшей щелочной, pH 12.5, денатурацией и нейтрализацией. ДНК из подобного раствора экстрагировали смесью фенол—хлороформ—изоамиловый спирт. При таком способе выделения плазмидных ДНК в фенольную фазу уходят практически все линейные и открытые циркулярные формы ДНК, оставляя в водной фазе только ковалентно-замкнутые циркулярные молекулы ДНК.

При выделении плазмидных ДНК из *B. thuringiensis* нами было обнаружено, что для достижения полного лизиса этих клеток необходимо использовать более высокие концентрации лизирующих ферментов, чем обычно применяемые для других бактериальных штаммов [6].

Новый подход к выделению плазмидных циркулярных ДНК был предложен Заслоффом с сотр., для этих целей применяющих так называемую «кислую фенольную депротенинизацию» [19]. Метод основан на использовании фенола для селективной экстракции разных типов ДНК при кислом значении pH и низкой ионной силе. Оптимальное значение pH, позволяющее проводить такое разделение, —4.0, причем уже при pH 4.5 фенол утрачивает способность разделять линейные и открытые циркулярные формы ДНК, и они вместе с ковалентно-замкнутыми формами остаются в водной фазе раздела. При использовании хлористого натрия в концентрации выше 75—100 мМ также утрачивается селективная способность фенола и вся ковалентно-замкнутая ДНК вместе с другими формами переходит в фенольную фазу. Этот метод позволяет фракционировать разные типы ДНК уже в процессе ее экстракции, однако, как впоследствии оказалось, он не эффективен для выделения плазмидных ДНК с молекулярным весом более 25—30 мД.

Все описанные выше методы лизирования бактериальных клеток и выделения плазмидных ДНК успешно применяются при изолировании плазмид с преимущественно цитоплазматической локализацией и молекулярным весом не более 25—30 мД. Иначе обстоит дело, когда плазмиды имеют «околохромосомальную» локализацию. Этот термин, введенный совсем недавно, отражает возможную связь плазмидной ДНК с хромосомой через посредство белкового, или нуклеинового, коннектора, малокопийность плазмиды и большой молекулярный вес плазмидной ДНК. Все эти факты создавали определенные затруднения при выделении и идентификации плазмидных ДНК из целого ряда бактерий [1, 18].

Работами Миллер и Клайн [17] было показано, что ДНК К-фактора *E. coli* в бактериальной клетке связана с хромосомой, причем этот комплекс сохраняется даже после отделения от него мембраны. Проводя физико-химический анализ этого комплекса, авторы устано-

вили, что обработка РНК-азой, но не протеазами, приводит к разделению плазмиды и хромосомы, что позволило предположить наличие РНК-ого коннектора между хромосомой и плазмидой. Этот факт, в дальнейшем подтвержденный несколькими группами исследователей, стал принципиальным при разработке методов получения плазмидных ДНК с околохромосомальной локализацией из бактерий, в которых наличие плазмид, было показано только генетическими приемами. Основным методическим подходом к разработке методов выделения плазмидных ДНК, связанных с хромосомой, стал щелочной гидролиз нуклеиновых кислот. Известно, что суперспирализованные ковалентно-замкнутые ДНК резистентны к щелочной обработке, в то же время все остальные формы ДНК и РНК подвергаются гидролизу. При помощи метода «щелочного лизиса» бактериальных клеток были выделены циркулярные ДНК с большим молекулярным весом (100 мД и выше) из целого ряда бактерий. Этот метод заключался в фрагментировании и щелочной денатурации хромосомной ДНК последующим удалением односпиральных ДНК фенольной экстракцией [13].

Попытки выделить и физически доказать существование плазмид биodeградации из штаммов *Pseudomonas putida* в течение длительного времени были безуспешны, хотя генетически их присутствие в этих штаммах было доказано. Первые данные о физическом существовании плазмид биodeградации были получены Палхаудхури и Чакрабартти с помощью метода щелочной денатурации хромосомной ДНК. Авторам удалось выделить и электронномикроскопически визуализировать ДНК плазмиды биodeградации салциллата из штамма *Pseudomonas putida* AC-36, с молекулярным весом около 50 мД. Нами из штамма *Pseudomonas putida* J1 при помощи щелочного лизиса бактерий с последующей фенольной экстракцией тотальной ДНК и фракционированием ее гель-фильтрацией на сефарозе 4В, хроматографией на колонках с метилированным альбумином была выделена, электрофоретически идентифицирована ДНК плазмиды биodeградации нафталина, молекулярный вес которой, оцененный электрофоретически и электронномикроскопически, находился в пределах 40 мД [1, 4, 18]. Вслед за этими работами были представлены доказательства выделения ДНК плазмид биodeградации толуата, октана ксилола [10, 15]. Молекулярный вес этих ДНК варьировал от 25 до 200 мД. Описанный метод щелочного лизиса позволил выделить и электронномикроскопически визуализировать плазмидную ДНК из *Rhizobium*, молекулярный вес которой был оценен в 400 мД. Метод щелочного лизиса, разработанный для выделения ковалентно-замкнутых циркулярных ДНК, с успехом апробирован на получение плазмид из различных бактериальных штаммов: *Salmonella typhimurium*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas putida*, *Pseudomonas aeruginosa* и *Agrobacterium tumefaciens*.

Все описанные выше методы выделения плазмидных ДНК позволяют получать чистые, но в небольшом количестве плазмидные ДНК, которые могут быть использованы только для аналитических целей. Ме-

тод же, предложенный Хюмфрей с сотр., предполагает получение препаративных количеств плазмидных ДНК независимо от их локализации и молекулярного веса. При помощи этого метода выделены плазмидные ДНК с молекулярным весом от 6 до 125 мД [14]. В основе этого метода положено концентрирование осветленных лизатов полиэтиленгликолем (ПЭГ 6000). Метод с успехом применяется для получения препаративных количеств плазмидных ДНК в целях генной инженерии. Сведения о плазмидных ДНК, выделенных тем или иным способом, некоторых свойствах их суммированы в таблице.

Таблица

Сравнительные методы выделения и фракционирования плазмидных ДНК
из различных источников

Источник выделения	Метод лизиса	Очистка	Конформация	Молекулярный вес, мД	Литература
<i>E. coli</i>	SDS—NaCl	Cs cl	КЗЦ	10—15	[12]
<i>E. coli</i>	DOX—бридж—58	Cs cl	КЗЦ	3—15	[9]
<i>E. coli</i>	SDS—NaCl	кислый фенол	КЗЦ	15—20	[19]
<i>Pseudomonas putida</i>	щелочной pH 12,5	Cs cl	КЗЦ	36—40	[18]
<i>Pseudomonas putida</i>	щелочной pH 12,5	сефароза 4В, МАК	КЗЦ	37—40	[1]
	щелочной pH 12,5	ПЭГ—6000	ОЦ	70	[13]
	SDS—NaCl	сефароза 4В Cs cl	КЗЦ	6, 9, 12	(2, 8)
<i>B. thuringiensis</i>	щелочной pH 12,5	КМЦ—ДНК— целлюлоза	КЗЦ	3—15	[7]

КЗЦ—ковалентно-замкнутые циркулярные ДНК,

ОЦ—открытые циркулярные ДНК.

Следующим этапом при выделении плазмидных ДНК является их последующее фракционирование и очистка. Для фракционирования ДНК могут быть использованы самые разнообразные подходы. Например, в основе методов препаративной хроматографии лежит неодинаковое сродство различных по своей структуре молекул полинуклеотида к определенным обменникам и адсорбентам.

Одним из основных методов фракционирования в настоящее время является ультрацентрифугирование ДНК в градиенте плотности хлористого цезия, позволяющее разделять смесь разных молекул нативной ДНК на компоненты, различающиеся по нуклеотидному составу и конформации молекул. При помощи этого метода можно фракционировать также денатурированную и нативную ДНК, так как денатурированные молекулы ДНК имеют более высокую плотность. Сегодня способ ультрацентрифугирования ДНК в градиенте плотности хлористого

пезия в присутствии интеркалирующей краски широко используется для фракционирования плазмидных ДНК. Ковалентно-замкнутые циркулярные ДНК в отличие от линейных форм связываются с красителем в относительно небольших количествах и образуют с ним комплексы, имеющие сверхспирализованную структуру. В присутствии красителя плотность ковалентно-замкнутых ДНК составляет 1,60 г/см³, а плотность открытых циркулярных и линейных форм находится в пределах 1,56 г/см³. После центрифугирования при 35—40 тысячах оборотов в минуту градиенты анализируют при ультрафиолетовом освещении. При помощи этого метода нам удалось выделить и провести рестрикционный анализ плазмидных ДНК *Bac. thuringiensis* [8].

Во многих случаях для выделения и очистки плазмидных ДНК высокоэффективным оказывается метод ультрацентрифугирования в градиенте плотности сахарозы. Этот метод давно и успешно применяется для очистки и фракционирования различных биологических структур. Суть его состоит в линейном распределении молекул в преформированных градиентах плотности сахарозы в зависимости от плотности исследуемого материала, его молекулярного веса и конформационных характеристик ДНК. Так, при использовании щелочного градиента сахарозы первыми седиментируют ковалентно-замкнутые циркулярные ДНК, тогда как открытые циркулярные и линейные формы в тех же условиях практически не изменяют своего коэффициента седиментации и седиментируют значительно медленнее. Это объясняется тем, что две полинуклеотидные цепи ковалентно-замкнутой ДНК переплетены и при высоком значении pH не могут отделиться друг от друга, образуя единый клубок с более высоким коэффициентом седиментации. В то же время нити линейной и открыто-циркулярных молекул ДНК при подобной обработке расходятся и седиментируют более медленно. Данные, полученные нами при изучении физико-химических параметров ДНК плазмид биодеградациии нафталина и салицилата штамма *Pseudomonas putida*, также указывают на высокую эффективность описанного метода фракционирования циркулярных плазмидных ДНК и полностью согласуются с данными других авторов относительно распределения молекул ДНК с различной конформацией в нейтральных и щелочных градиентах сахарозы [15].

Следующим широко применяемым методом фракционирования ДНК, в частности плазмидных ДНК, является ионообменная хроматография. Для получения препаративных количеств фракций ДНК особое внимание в силу простоты и удобства заслуживают методы хроматографического разделения ДНК. Несмотря на ряд недостатков, хроматография ДНК получила широкое применение. Фракционирование на колонках с целлюлозной основой (ДЭАЭ—целлюлоза—эктола—целлюлоза) происходит как по молекулярному весу, так и по составу азотистых оснований. Денатурированные и низкомолекулярные ДНК элюируют с колонок первыми, в то время как другие фракции ДНК связываются с целлюлозой и вымываются значительно позже.

Наиболее успешно для фракционирования плазмидных ДНК с ковалентно-замкнутой циркулярной конформацией применяется метод фракционирования на кизельгуровых колонках с метилированным альбумином (МАК), разделение в которых происходит на основании молекулярного веса, нуклеотидного состава и вторичной структуры ДНК. В наших экспериментах с применением хроматографии ДНК на колонках с МАК удалось фракционировать и в дальнейшем электронномикроскопически идентифицировать ДНК плазмиды биодеградациии нафталина [1]. Последняя вымывалась с колонки 0,66 М фосфатным буфером и имела ковалентно-замкнутую циркулярную природу.

Циркулярные плазмидные ДНК с успехом фракционируются на колонках с нитроцеллюлозой, которая сорбирует денатурированные щелочью односпиральные молекулы ДНК, позволяя нативным ДНК элюировать в первых фракциях. Комано и Синсхеймер предложили фракционирование циркулярных ДНК проводить на бензоилированной и нафтолизированной ДЭАЭ-целлюлозе [16]. Этот обменник чувствителен к вторичной структуре молекул, и разделение зависит от относительного содержания односпиральных участков в нуклеиновой кислоте. Фракционирование циркулярных ковалентно-замкнутых плазмидных ДНК проводят также посредством хроматографии на колонках с гидроксипатитом (ГАП). Этот адсорбент устойчив в широком диапазоне рН (5,5—10,0) и температуры. Фракционирование ДНК на ГАП происходит при щадящих условиях. Нативная полимерная ДНК хорошо сорбируется на обменнике и элюирует в виде одного гомогенного пика. Разделение молекул ДНК на ГАП происходит строго по вторичной структуре ДНК. Позже было показано, что денатурированные молекулы фракционируются по нуклеотидному составу, а нативные — по молекулярному весу.

Используя аффинную хроматографию на колонке с карбоксиметил-ДНК-целлюлозой, из штамма *Pseudomonas putida* мы выделяли плазмидные ДНК, функции которых неизвестны, криптические плазмиды. Молекулярный вес этих небольших циркулярных ДНК варьировал в пределах 3—15 мД [7]. Нами также был разработан эффективный метод фракционирования циркулярных плазмидных ДНК путем гель-фильтрации тотального препарата депротенизированной ДНК или осветленных лизатов на колонке с сефарозой 4В. Метод позволил получить препаративные количества плазмидных ДНК *Bac. thuringiensis* [2, 3].

Еще одним и, по-видимому, самым популярным методом фракционирования циркулярных молекул ДНК является электрофорез ДНК в агарозных гелях. Нужно сказать, что ДНК эукариотических хромосом, хлоропластов и больших вирусов имеют молекулярный вес около 100 мД и выше. Такие ДНК обычно не разделяются электрофоретически при использовании стандартной концентрации агарозы (0,6—0,7%) и в то же время ДНК бактериофага с молекулярным весом около 500 мД прекрасно фракционируется в 0,1%-ном геле. Приведенный пример говорит о том, что данный метод практически не лимитирован размерами

исследуемых молекул. Метод позволяет совершенно четко идентифицировать все формы ДНК по их электрофоретической подвижности, конформационным типам и с той или иной степенью точности оценивать молекулярный вес их. Широкое применение метода обусловлено также тем, что сегодня он является практически единственным для проведения рестрикционного анализа ДНК и характеристики полученных фрагментов [5].

Таким образом, резюмируя вышеизложенное, можно сказать, что в последние 10—15 лет сделан большой скачок в разработке методов выделения и получения препаративных количеств очищенных плазмидных ДНК. Это объясняется бурным развитием молекулярной биологии и ее новой области, генетической инженерии, области, изучающей возможности и способы создания генетических структур и наследственно измененных организмов. В целом эта задача сводится к созданию *in vitro* молекул ДНК, посредством соединения фрагментов ДНК—рекомбинантных ДНК. Одним из компонентов рекомбинантной ДНК является «вектор», обеспечивающий механизм репликации и экспрессии. С этой точки зрения плазмиды являются наиболее оптимальными векторами, что в свою очередь указывает на первостепенность получения высокоочищенных плазмидных ДНК в препаративных количествах и изучения их физико-химических и биологических свойств. Эта проблема решается во многих лабораториях мира.

Институт экспериментальной биологии АН АрмССР

Поступило 30.VII 1980 г.

ՊԼԱԶՄԻԴԱՅԻՆ ԴՆԹ-ՆԵՐԻ ԱՆՋԱՏՄԱՆ ԵՎ ԲԱԺԱՆՄԱՆ ԺԱՄԱՆԱԿԱԿԻՑ ՄԵԹՈԴՆԵՐԸ

Ա. Ս. ԱԳԱԲԱՅԱՆ

Հոդվածում արվում է պլազմիդային ԴՆԹ-ների անջատման և մաքրման մեթոդներին նվիրված գրականության վերլուծությունը:

Բնկվում են մի շարք ժամանակակից բիրթիմիական և մոլեկուլյար-կենսաբանական մեթոդներ՝ ընդանակային պլազմիդային ԴՆԹ-ների անջատման և որոշման վերաբերյալ:

Բերվում են նաև բակտերիալ բջիջների լիդիսի տարբեր ձևերը, որոնք կախված են այնպիսի պայմաններից, ինչպիսիք են պլազմիդային ԴՆԹ-ների լուկալիզացիան, բջիջների մեջ, բակտերիաների ղգայնությունը տարբեր դե-տերգենտների, իոնային ուժերի, pH, ֆերմենտների, որոնք օժանդակում են ստանալու մաքսիմալ քանակի պլազմիդային ԴՆԹ-ներ:

CONTEMPORARY METHODS OF ISOLATION, PURIFICATION AND FRACTIONATING OF PLASMID DNA

A. S. AGABALIAN

The analysis of literature data concerning methods of isolation-purification and fractionating of plasmid DNA is presented in the paper.

Some up-to-date biochemical and molecular-biological methods of isolation and identification of covalently closed circular molecules of plasmid DNA have been analysed. Methods of ultracentrifugation in density gradients of CsCl and saccharose, agarose gel electrophoresis, fractionating of circular DNA by chromatography and gelfiltration have been considered.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агабян А. С., Захарян Р. А., Акопян С. М., Бакунц К. А., Израелян Ю. А., Азарян Н. Г. Микробиология, 1, 97, 1979.
2. Агабян А. С., Чарчоглян А. А., Бакунц К. А., Гаспарян Н. С., Захарян Р. А. Биолог. ж. Армении, 1, 8, 1978.
3. Захарян Р. А., Агабян А. С. III Всесоюз. симп. «Молекулярные механизмы генетических процессов», 87, М., 1976.
4. Захарян Р. А., Агабян А. С., Акопян С. М., Кочарян Ш. М., Боронин А. М. ДАН СССР, 232, 482, 1977.
5. Захарян Р. А., Агабян А. С., Чил-Акопян Л. А., Бакунц К. А., Татевосян П. Е., Африкян Э. К. ДАН АрмССР, 1, 42, 1976.
6. Захарян Р. А., Агабян А. С., Захарян Э. Г., Израелян Ю. А., Африкян Э. К. Генетика актиномицетов и бактерий, 249, Ереван, 1978.
7. Захарян Р. А., Агабян А. С., Акопян С. М., Гаспарян Н. С., Кочарян Ш. М. Биолог. ж. Армении, 8, 818, 1978.
8. Захарян Р. А., Израелян Ю. А., Агабян А. С., Татевосян П. Е., Акопян С. М., Африкян Э. К. Микробиология, 2, 226, 1979.
9. Cleweell D., Helinski D. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 62, 1159, 1969.
10. Duggleby C., Baylay S., Worsey M., Williams P., Broda P. J. Bacteriol, 130, 1274, 1977.
11. Fiers W., Sinsheimer R. J. Mol. Biol., 5, 227, 1978.
12. Guerri P., de Blance D., Falkow S. J. Bacteriol., 116, 1064, 1973.
13. Hansen J., Olsen R. J. Bacteriol., 135, 227, 1978.
14. Humphres G., Willshaw G., Anderson E. Biochem. Biophys. Acta, 383, 457, 1975.
15. Johnston J., Gunsauls J. Biochem. Biophys. Res. Commun, 75, 13, 1977.
16. Komano T., Sinsheimer R. Biochem. Biophys. Acta, 155, 295, 1968.
17. Miller J., Kline B. Abstr. Annu. Meet. Amer. Soc. Microbiol., Washington, 102, 1976.
18. Palchaudhuri S., Chakrabarty A. J. Bacteriol., 126, 410, 1976.
19. Zasloff M., Ginder G., Felsenfeld G. Nucl. Acids Res, 5, 1139, 1978.

ИЗУЧЕНИЕ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ АКТИВНОСТИ
ЭРОДИРОВАННЫХ ПОЧВ

А. Ш. ГАЛСТЯН, Б. Н. СИМОНЯН

Выявлены закономерности действия ферментов в различных типах почв в зависимости от степени их эродированности, характера эрозии и применяемых противоэрозионных мероприятий. Определены степени потерь питательных элементов и ферментов при эрозии почв.

Ключевые слова: эрозия почв, ферментативная активность.

Эрозия почв наносит огромный ущерб народному хозяйству нашей страны. В условиях горного пересеченного рельефа интенсивное развитие эрозионных процессов приводит к снижению плодородия почв и урожайности сельскохозяйственных культур [1, 2, 4—7, 17]. В условиях континентального климата нашей республики, сильной расчлененности рельефа, резкого колебания относительных высот и интенсивности ливневых осадков эрозионные процессы развиваются очень сильно и около 50% почв Армении эродированы [22]. Поэтому борьба с эрозией почв является одной из важнейших государственных задач в развитии сельскохозяйственного производства.

Для предотвращения смыва почв необходимо разностороннее исследование эрозионных процессов с целью противоэрозионной организации территории и применения комплекса почвозащитных мероприятий. Исследованиями установлено, что метод ферментативных реакций является точным и быстрым для диагностики эродированных почв, характеристики их биологической активности и выявления направления процессов в зависимости от характера эрозии [15, 16]. Многие вопросы ферментативной активности эродированных почв пока недостаточно изучены. Особый интерес представляет использование активности ферментов при классификации этих почв, установлении их эрозионноопасности, выявлении роли ферментов в процессах мобилизации питательных элементов, потери ферментов при различных степенях эрозии почв и восстановлении автономности генетических горизонтов при затухании эрозии. Изучение этих вопросов будет способствовать дифференцированному применению противоэрозионных мероприятий и эффективному использованию эродированных почв.

Материал и методика. Исследования проводили на различной степени эродированных горных бурых полупустынных, каштановых, черноземных, коричневых лесных опесчаненных, лугово-стенных и горно-луговых почвах Армении. Влияние противоэрозионных мероприятий на ферментативную активность почв изучали в почвенно-эрози-

онных опорных пунктах отдела эрозии почв НИИ почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР в Абовянском, Сисианском и Спитагском районах. Степень эродированности определяли на основании морфологических показателей по Соболеву [18] и содержания гумуса по Заславскому [12].

В пределах наиболее характерных в эрозионном отношении площадей закладывали ключевые разрезы и прикопки с учетом экспозиции и крутизны склонов. Для почвенно-биохимических исследований брали индивидуальные и смешанные образцы почв по генетическим горизонтам и послойно через каждые 10 и 20 см. Активность ферментов почв определяли по Галстяну [8, 9], гумус—по Тюрину, общий азот—по Кьельдалю, фосфор—по Гинзбург, калий—спеканием по Смиту, подвижный азот—по Тюрину и Кононовой, P_2O_5 —по Мачигину (в карбонатных почвах) и Арренусу (в бескарбонатных), K_2O —по Масловой. Результаты анализов подвергали математической обработке методом вариационной статистики [8, 11].

Результаты и обсуждение. Исследования показали, что эродированность почв можно изучать с помощью ферментативной активности, которая рассматривается в качестве диагностического показателя степени их смывости [14—16]. Установлено, что активность инвертазы, фосфатазы и дегидрогеназ в эродированных почвах изменяется в соответствии со степенью их смывости и находится в тесной связи между собой и с содержанием гумуса. Множественная корреляция между этими показателями для верхних слоев почв (0—20 см) составляет $R_4=0,92+0,06$ и для гумусового горизонта— $R_4=0,74+0,12$. С содержанием гумуса наиболее тесно связана активность инвертазы, которая является наиболее характерным показателем степени эродированности почв. Предложена градация, согласно которой к слабоэродированным относятся почвы, у которых активность инвертазы, по сравнению с неэродированной, уменьшается до 30, среднеэродированным—на 30—60 и сильноэродированным—более 60%.

Неэродированные целинные почвы отличаются целостностью генетических горизонтов, сравнительно высоким содержанием гумуса, поглощенных оснований и питательных элементов. При развитии эрозии уменьшается мощность генетических горизонтов, содержание гумуса, агрохимических и биохимических показателей (табл. 1). В слабоэродированной почве, по сравнению с неэродированной, потеря азота составляет 4,2, фосфора—22,8 и калия—40,5 т/га, в среднеэродированной соответственно 9,8, 56,1, 60,2, сильноэродированной—20, 92, 151 т/га.

Установлено, что неэродированные почвы различных генетических типов характеризуются определенным уровнем ферментативной активности, обусловленным растительным покровом, микрофлорой и почвенной фауной. В зависимости от особенностей почвообразования в пределах подтипов почв каждый генетический горизонт имеет определенную ферментативную активность, которая вниз по профилю снижается [8]. В результате смыва на дневную поверхность выходят нижележащие горизонты с относительно низкой ферментативной активностью. Поэтому эродированные почвы, лишённые верхних, богатых органическим веществом слоев, имеют более низкую ферментативную активность.

Таблица 1

Активность ферментов и содержание питательных веществ в эродированных
типичных черноземах (Талинский район)

Степень эродирован- ности, № разреза	Горизонты, глубина, см	%				Валовые запасы, т/га			Инвертаза, мг глюкозы	Фосфатаза, мг/р	Целлюлозаза, мг/Тэф	Уреазы, мг NH ₃	Каталаза, см ³ O ₂
		гумус	N	P	K	N	P	K					
Неэродирован- ный, 360	A ₁ 0-9	7,9	0,37	1,07	1,72	5,0	14,2	23,2	47,6	3,0	8,3	7,7	13,2
	A ₁ 9-20	7,2	0,28	1,05	1,76	4,6	17,3	29,0	33,4	2,3	6,1	6,6	8,4
	B ₁ 20-54	6,0	0,27	0,87	1,72	13,8	44,4	87,7	14,3	1,9	5,6	4,1	5,8
	B ₂ 54-80	2,0	0,13	0,74	1,45	5,1	28,9	56,6	7,6	1,3	1,0	2,6	2,3
	BC 80-105	1,3	0,07	0,62	0,70	2,6	23,3	26,3	0,3	1,0	0,0	0,5	1,4
Слабоэродиро- ванный, 361	A ₁ 0-11	7,0	0,31	0,87	1,72	5,1	14,4	28,4	37,7	2,6	4,0	4,1	11,6
	B ₁ 11-43	5,2	0,28	0,81	1,61	10,4	38,9	77,3	13,2	2,1	1,9	3,6	9,9
	B ₂ 43-71	2,6	0,18	0,81	1,11	7,6	34,0	46,6	3,9	1,4	0,8	3,1	3,2
	BC 71-96	1,1	0,10	0,48	0,80	3,8	18,0	30,0	1,5	0,3	0,4	2,1	1,6
Среднеэроди- рованный, 362	B ₁ 0-31	4,7	0,28	0,74	1,51	13,0	34,4	70,2	18,4	2,3	2,3	4,6	8,1
	B ₂ 31-54	2,2	0,15	0,57	1,31	5,2	19,7	45,2	4,9	1,4	0,4	4,4	4,4
	BC 54-80	1,2	0,08	0,48	1,21	3,1	17,9	47,2	1,1	0,4	0,4	2,8	1,0
Сильноэроди- рованный, 364	B ₂ 0-26	2,6	0,18	0,66	1,00	7,0	25,7	39,0	3,9	1,7	0,7	4,9	4,3
	BC 26-50	1,8	0,11	0,29	0,90	4,0	10,4	32,4	3,3	0,5	0,3	3,5	0,9

Смыв почвы приводит к безвозвратной потере ферментов, очень важных для биохимических процессов почв (табл. 2). Так, например, с 1 га слабоэродированных почв потеря инвертазы в среднем по всем типам составила 223, среднеэродированных — 371, а сильноэродированных — 627 катал [13]. На всей территории республики потеря составила 371 млн катал. Установлена также потеря каталазы, которая

Таблица 2

Потеря инвертазы по степени эродированности почв (в каталах)

Тип почвы	Слабоэродиро- ванные			Среднеэроди- рованные			Сильноэроди- рованные			Общая эро- дирован- ность почв	
	потеря			потеря			потеря			тыс. га	потеря, млн.
	тыс. га	из 1 га	всего, млн.	тыс. га	из 1 га	всего, млн.	тыс. га	из 1 га	всего, млн.		
Горно-луговые	70,0	400	28	34,2	704	24	19,7	948	19	123,9	71
Лугово-степные	91,2	370	34	59,7	556	33	24,0	803	19	174,9	86
Коричневые лесные	116,3	149	17	107,8	284	31	53,1	423	22	277,2	70
Черноземы и лугово- черноземные	150,0	214	32	72,9	452	33	23,3	643	15	246,2	80
Каптановые	80,4	116	9	106,8	259	28	59,0	347	20	246,2	57
Бурые полупустынные	38,0	54	2	30,5	116	4	8,6	170	1	77,1	7
Итого	545,9	223	122	411,9	371	153	187,7	627	96	1145,5	371

составила $48 \cdot 10^{10}$ катал. причем 60% ($28,6 \cdot 10^{10}$ катал) приходится на черноземные, лугово-черноземные и коричневые лесные почвы.

Выявлено, что неэродированные почвы имеют однородную ферментативную активность ($V=10-20\%$). Если на территории имеются почвы различной степени смытости, то вариация активности ферментов достигает 70%, а при одинаковой степени эродированности она сравнительно небольшая ($V=20-35\%$).

Рельеф местности (экспозиция, крутизна, форма склонов) играет важную роль в формировании поверхностного стока и смыва почв. Из этих факторов на ферментативную активность почв больше влияет экспозиция склона. На южных экспозициях ферментативная активность почв несколько ниже, чем на северных. Однако снижение ее в зависимости от степени эродированности почв на различных экспозициях происходит одинаково. В слабоэродированных почвах, по сравнению с неэродированной, снижение активности инвертазы составляет 20—30, среднеэродированных—39-53 и сильноэродированных—69-86%.

Интенсивность эрозионных процессов зависит также от крутизны склона, с увеличением которого возрастает смыв почвы и уменьшается ферментативная активность.

На ферментативную активность эродированных почв заметно влияет и форма склонов. Обыкновенные черноземы на выпуклой части склона сильнее подвержены эрозии, чем на вогнутой. Активность инвертазы здесь составляет $M=22,9 \pm 0,87$, $n=10$, $V=12,0\%$, что соответствует среднеэродированным черноземам, а на вогнутой—слабоэродированным ($M=31,9 \pm 2,72$, $n=10$, $V=27,0\%$). Коэффициент вариации активности инвертазы сравнительно высокий, так как на нижней части склона наблюдается намытость почвы, создающая большую пестроту.

При затухании процессов эрозии в почвах происходит постепенное повышение активности ферментов и восстановление плодородия. Амидазы и оксидоредуктазы действуют интенсивнее, чем карбогидразы, изменяется их соотношение, следовательно и направленность биохимических процессов. По-видимому, этим нужно объяснить тот факт, что в почвах с затухшими эрозионными процессами часто обнаруживается сравнительно высокое содержание подвижных питательных веществ. Повышение содержания подвижного азота происходит за счет расщепления азотсодержащих органических соединений под действием амидаз. В результате потенциальное плодородие эродированных почв снижается быстрее эффективного. Повышение степени подвижности азота в эродированных почвах указывает на необходимость регулярного внесения удобрений [5, 16, 20].

Большие потери активной части почвы при эрозии приводят к нарушению веками сформировавшегося в ней режима. В смытых почвах с затухшей эрозией биохимические процессы изменяются в направлении восстановления нарушенного равновесия, приближаясь

к таковым в зональных почвах (рис.). В эродированных разностях почв в связи с выходом на поверхность нижележащих горизонтов и включением их в активную сферу почвообразования наблюдается повышение биологической активности. По плодородию и биологической активности почвы этих горизонтов заметно отличаются от таковых неэродированной почвы и, по-видимому, их необходимо рассматривать как новообразованные генетические горизонты.

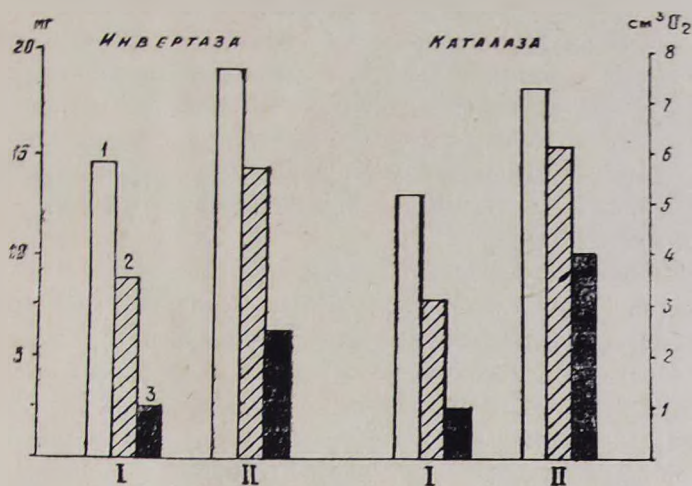


Рис. Активность ферментов чернозема в зависимости от степени и интенсивной эрозии. I—действующая, II—затухшая; почвы: 1—среднеэродированные, 2—сильноэродированные, 3—очень сильноэродированные.

Затухание эрозионных процессов в основном происходит под действием антропогенных факторов, среди которых решающую роль играют противоэрозионные агро-, лесо- и лугомелиоративные мероприятия [19, 21]. Установлено, что лугомелиоративные мероприятия значительно повышают ферментативную активность и плодородие эродированных каштановых почв. В среднеэродированных каштановых почвах под воздействием многолетних трав (житняк) при ежегодном внесении минеральных удобрений (12 лет) активность инвертазы и уреазы, а также их соотношение приблизились к уровню этих показателей в неэродированной почве [15]. Запрет выпаса пастбищ на среднеэродированных темно-каштановых почвах, особенно при ежегодном внесении минеральных удобрений, приводит к повышению активности ферментов до уровня зональных почв. Бессистемное использование пастбищ усиливает сток и смыв почвы, что приводит к снижению ферментативной активности и переходу среднеэродированных почв в сильноэродированные.

В регулировании поверхностного стока в целях предотвращения развития эрозии и получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур важное место занимают противоэрозионные агротехнические мероприятия. Правильный подбор сельскохозяйственных культур, их

чередование, размещение, удобрение и способы обработки почвы приводят к ослаблению эрозионных процессов на склоновых пашнях [4, 17, 21] и повышению ферментативной активности.

Исследования показали, что лесомелиоративные мероприятия способствуют полному прекращению эрозионных процессов, повышению плодородия почвы и ее биологической активности. Под лесными насаждениями активность ферментов в 1,5—2,0 раза выше, чем в контрольном варианте. Лесонасаждения положительно влияют также на ферментативную активность почв прилегающих к ним полей.

При предотвращении эрозии со временем формируется новый профиль почвы с автономными генетическими горизонтами, которые по биологической активности, физико-механическим свойствам и уровню плодородия приближаются к зональным. Следовательно, их не следует относить к эродированным вариантам, а необходимо рассматривать как новую стадию почвообразования, приводящую к формированию зональных почв.

Таким образом, эрозионные процессы почв можно изучить с помощью метода ферментативных реакций. Сравнительное изучение неэродированных и в различной степени эродированных почв показало, что активность отдельных ферментов можно использовать в качестве диагностического показателя степени их смывости. Установлены потери инвертазы, каталазы и питательных элементов в зависимости от степени эродированности почв. Ферментативная активность почв зависит от характера эрозии. В условиях затухшей эрозии наблюдаются повышение активности ферментов и усиление мобилизации подвижных питательных элементов. Активность ферментов показывает направленность биохимических процессов в эродированных почвах.

Институт почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР

Поступило 14.VII 1980 г.

ԷՐՈԶՈՑՎԱԾ ՀՈՂԵՐԻ ՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա. Շ. ԳԱԼՍՅԱՆ, Բ. Ն. ՍԵՄՈՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է տարբեր հողատիպերի ֆերմենտային ակտիվությունը՝ կապված նրանց էրոզացվածության աստիճանից, էրոզիոն պրոցեսների բնույթից և կիրառվող հակաէրոզիոն միջոցառումներից: Ֆերմենտների ակտիվությունը կարելի է օգտագործել որպես էրոզացված հողերի ախտորոշող գույցանիշ: Այն արտահայտում է կենսաքիմիական պրոցեսների ուղղությունը և նրա միջոցով կարելի է բացահայտել հողերի էրոզավտանդությունը: Հողվածում ցույց է տրված էրոզիայի հետևանքով հողից ակտիվ նյութերի և սննդային տարրերի հեռացման մակարդակը:

Regularities of enzymes effect in different types of soils depending on their erodiness, character of erosion and application of erosion-control measures have been revealed. The degrees of losses of nutrient elements and enzymes under soil erosion have been defined.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авунджян З. С. Сельское хозяйство Армении, 9, 1978.
2. Авунджян З. С. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 13, Ереван, 1978.
3. Агрохимические методы исследования почв. М., 1975.
4. Айрапетян Э. М., Аракелян А. Л., Григорян О. А., Багдасарян Дж. С. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 7, Ереван, 1973.
5. Айрапетян Э. М., Кардунян Э. А. Известия с.-х. наук МСХ АрмССР, 2, 1975.
6. Аладжян М. С. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 13, Ереван, 1978.
7. Аладжян М. С. Биолог. ж. Армении, 32, 7, 1979.
8. Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении, Ереван, 1974.
9. Галстян А. Ш. Почвоведение, 2, 1978.
10. Григорьев Г. И., Коновалова А. С. Тр. Горьковского сельскохозяйственного ин-та, 55, Горький, 1973.
11. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1965.
12. Заславский М. Н. Почвоведение, 10, 1969.
13. Номенклатура ферментов. М., 1979.
14. Симонян Б. Н., Галстян А. Ш. Биолог. ж. Армении, 27, 4, 1974.
15. Симонян Б. Н., Галстян А. Ш. Сб.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв, М., 1976.
16. Симонян Б. Н., Галстян А. Ш. Биолог. ж. Армении, 33, 3, 1980.
17. Симонян М. М. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 7, Ереван, 1973.
18. Соболев С. С. Защита почв от эрозии и повышение их плодородия. М., 1961.
19. Хачикян Л. А., Шур-Багдасарян Э. Ф., Симонян Б. Н. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 10, Ереван, 1975.
20. Шикун Н. К., Плотникова В. Т., Горбачев А. Е. Агрохимия, 4, 1972.
21. Шур-Багдасарян Э. Ф. Тр. ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, 7, Ереван, 1973.
22. Эдилян Р. А. Мат-лы первой межреспубликанской конф. по землеустройству Закавказских республик, Молдавской ССР и южных областей РСФСР по проблемам рационального использования земельных ресурсов и борьба с эрозией почв, Ереван, 1972.

К СРАВНИТЕЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ СПОНТАННОЙ АКТИВНОСТИ ГЛАДКОЙ МУСКУЛАТУРЫ НЕКОТОРЫХ ВИСЦЕРАЛЬНЫХ ОРГАНОВ

С. А. БАКУНЦ, К. В. КАЗАРЯН, А. С. ТИРАЯН

Методикой «сахарозного мостика» была исследована спонтанная биоэлектрическая активность изолированных препаратов различных отделов мочеточников морских свинок и крыс. Параметры биоэлектрической активности указанных препаратов сравнивались с *tacnia coli* морских свинок. Показано, что ритмичная зона мочеточника локализована в определенной области, в то время как в *tacnia coli* морской свинки каждый участок проявляет способность к генерации потенциала действия.

Ключевые слова: мочеточник, *tacnia coli*, спонтанная активность, пейсмекер.

Для гладкой мускулатуры некоторых висцеральных органов характерно наличие пейсмекеровой зоны, обуславливающей частоту возбудительно-сократительной деятельности всего органа. При этом в самой зоне пейсмекера отмечается ритмичная низкоамплитудная медленноволновая биоэлектрическая активность с характерной для данного пейсмекера частотой. Эта активность является локальным процессом и лежит в основе генерации потенциалов действия, распространяющихся с соответствующей скоростью и декрементом [2, 3, 6, 11, 12]. Имеются также данные о том, что в некоторых органах помимо основного водителя ритма есть и другие ритмогенные зоны, обладающие способностью к генерации потенциалов действия с определенной частотой. На сердечной мускулатуре показано, что подобныеводители ритма, расположенные в определенных участках проводящей системы, способны при угнетении основного, синоаурикулярного пейсмекера генерировать собственные потенциалы действия, обуславливающие возбудительно-сократительную деятельность сердечной мускулатуры в более низком ритме [4, 7].

В гладкой мускулатуре желудочно-кишечного тракта, наряду с наличием в ее дуоденальном отделе пейсмекеровой зоны, спонтанная ритмичная биоэлектрическая активность наблюдается также во всех остальных отделах кишечной трубки [11].

С этой точки зрения интересно изучить активность различных участков органа без влияния задающих ритм зон. Как известно, типичным примером гладкомышечного органа с отчетливо выраженным пейсмекером является мочеточниковый отдел верхних мочевых путей,

область пиелоуретерального соединения которого обладает способностью к спонтанной генерации ритма [1].

Использование методики «сахарозного мостика» позволяет проводить регистрацию биоэлектрической активности изолированного препарата из любой части рассматриваемого органа, свободного от воздействия близлежащих участков.

В настоящей работе, выполненной в условиях «сахарозного мостика», показано, что наряду с определенным ритмогенным участком в начальном отделе мочеточника имеются области мочеточников, не обладающие заметной спонтанной активностью. Полученные данные сопоставлены с результатами спонтанной активности мочеточников интактных животных. У последних по всей длине мочеточников наблюдаются распространяющиеся потенциалы действия. Сделаны также попытки сравнить параметры данной активности с таковыми *Iapia coli* морской свинки.

Материал и методика. Опыты проводились на изолированных полосках мочеточников морских свинок и крыс, выделенных из области пиелоуретерального соединения, а также на *Iapia coli* морской свинки. Толщина препаратов была около 0,5 мм, а длина—10—15 мм. После изоляции препараты выдерживались в нормальном растворе Кребса при температуре 36—37° в течение одного часа, после чего помещались в соответствующие камеры «сахарозного мостика», сконструированного по Бергеру и Барру [9].

Через все отсеки сахарозной камеры протекали растворы с постоянной скоростью. Нормальный раствор Кребса, протекающий через средний отсек, имел следующий состав: NaCl—120,4; KCl—5,9; NaHCO₃—15,5; MgCl₂—1,2; NaH₂PO₄—1,2; глюкоза—1,5; CaCl₂—2,5 мМ на литр дистиллированной воды. Растворы сахарозы и хлористого калия были изотоничны нормальному раствору Кребса. Все тестируемые растворы поддерживались при постоянной температуре около 36°.

Мембранные потенциалы отводились хлорсеребряными электродами.

Биоэлектрическая активность пейсмекеровой зоны мочеточников интактных животных регистрировались в острых опытах у наркотизированных нембуталом животных монополярно, путем трансренального подхода к указанной зоне. Потенциалы действия этих же мочеточников отводились от более дистальных отделов биполярным отведением [1].

Результаты и обсуждение. В наших исследованиях лишь небольшая часть изолированных препаратов (около 10%), выделенных из начального отдела мочеточника, обладала выраженной медленноволновой спонтанной активностью. Этот факт, по-видимому, следует объяснить сложностью изоляции мышечных полосок из указанной области, а также определенной травмой при процедуре выделения. Коннор и соавторы [12] отмечают, что при изучении в условиях «сахарозного мостика» полоски двенадцатиперстной кишки спонтанную медленноволновую активность проявляют около 20% препаратов.

При регистрации пейсмекеровой активности мочеточников крысы и морской свинки наблюдались медленные изменения мембранного потенциала (рис. 1, А1, Б1). При этом заметно, что медленноволновые колебания пейсмекерового отдела мочеточников крыс обладают более частым ритмом по сравнению с таковым морских свинок. Так, у крыс

частота колебаний составляет в среднем 15, а у морских свинок—в среднем 10 колебаний в мин. На рисунке представлены также кривые, полученные при регистрации биоэлектрической активности средних отделов мочеточников (рис. 1, А2, Б2). Как видим, эти области мочеточников как у крыс, так и у морских свинок не проявляют спонтанной активности.

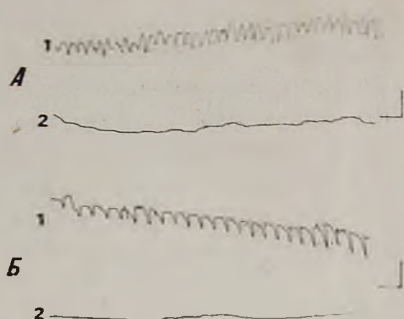


Рис. 1. Регистрация биоэлектрической активности изолированных препаратов мочеточника крысы и морской свинки. А1, Б1—из пейсмекеровой области мочеточников крыс и морских свинок. А2, Б2—из средних отделов мочеточников крыс и морских свинок. Калибровка: 1 мв, 10 сек.

Нами исследовалась также активность мышечных полосок мочеточников, выделенных из околопузырной области. В большинстве случаев эти участки в условиях методики «сахарозного мостика» также не проявляли спонтанной активности, лишь в нескольких опытах были зарегистрированы аритмичные, низкоамплитудные, весьма непостоянные колебания.

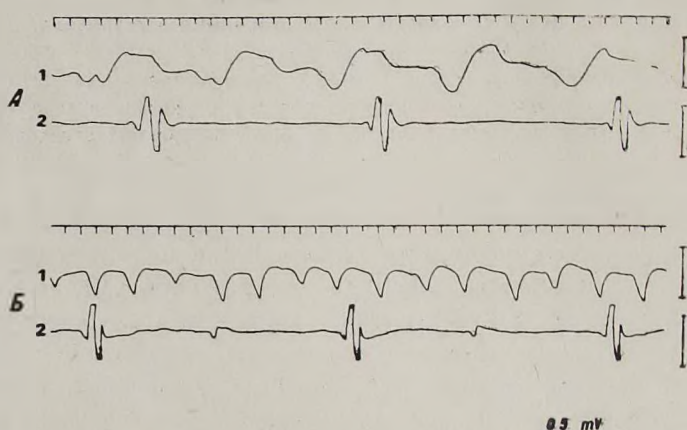


Рис. 2. Медленноволновая и спайковая биоэлектрическая активность пейсмекеровых участков и средних отделов intactных мочеточников морских свинок и крыс. А—морская свинка, Б—крыса. Калибровка: 0,5 мв, 1 сек.

На intactных органах показано, что медленноволновые колебания имеют место лишь на небольшом участке мочеточника, в его начальном отделе (рис. 2, А1, Б1), а на всех остальных участках органа

наблюдаются лишь распространяющиеся потенциалы действия (рис. 2, А2, Б2). При этом также отмечается различие в частотах медленно-волновых колебаний у морских свинок и крыс: у морских свинок частота колебаний пейсмекерного отдела мочеточника составляет в среднем 8, а у крыс — в среднем 22 колебания в мин.

Таким образом, сравнение спонтанной активности изолированных препаратов мочеточников морских свинок и крыс с таковыми на целых животных позволяет заключить, что в мочеточнике водители ритма локализованы лишь в области пиелоуретерального соединения, а остальные участки мочеточника воспринимают возникающую из этой зоны активность.

Эти данные совпадают с результатами Шуба и соавторов [5, 10], которые в своих исследованиях на изолированных препаратах установили, что средняя часть мочеточника в нормальном растворе Кребса не обладает спонтанной активностью и отвечает лишь на стимуляцию. Подтверждением наших данных может служить также факт холодового угнетения пейсмекера мочеточника, вследствие которого угнетается активность по всему органу [1].

Нами была зарегистрирована также спонтанная активность *taenia coli* морской свинки (рис. 3). В отличие от мочеточников 80% этих препаратов показывали спонтанную активность, которая регистрировалась в различных участках и проявлялась в виде разрядов потенциалов действия.

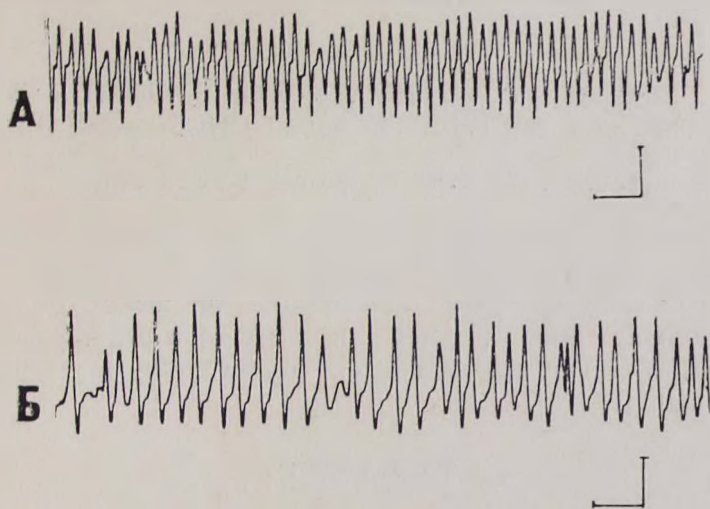


Рис. 3. Спонтанная биоэлектрическая активность изолированных препаратов *taenia coli* морских свинок. Калибровка: 1 мв, 10 сек.

На рис. 3 представлены два типа спонтанной активности, причем заметно, что они различаются как по амплитуде, так и по частоте. При этом с уменьшением частоты увеличивается амплитуда. Такая активность присуща любой области *taenia coli*.

Представленные экспериментальные данные показывают определенные различия в функциональных свойствах гладкой мускулатуры кишечной трубки и мочеточников. В частности, показаны ведущее значение пейсмекеровой зоны мочеточника для деятельности всего органа, а также отсутствие зоны эктопического водителя ритма в его остальных участках. В отличие от этого возбuditельно-сократительная деятельность кишечника, имеющего также пейсмекеровую зону в его дуоденальном участке, проявляет спонтанную ритмичную активность во всех остальных отделах кишечной трубки.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР

Поступило 4.VIII 1980 г.

ԸՆԴԵՐԱՅԻՆ ՈՐՈՇ ՕՐԳԱՆՆԵՐԻ ՀԱՐԹ ՄԿԱՆՆԵՐԻ ԻՆՔՆԱՔՈՒՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՀԱՄԵՄԱՏԱԿԱՆ ԳՆԱՀԱՏՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ս. Ա. ԲԱԿՈՒՆՅ, Բ. Վ. ՀԱՋԱՐՅԱՆ, Ա. Ս. ՏԻՐԱՅԱՆ

Սախարոզային կամրջակի մեթոդով ուսումնասիրվել է ծովախոզուկների և առնետների միզածորանների տարբեր մասերի մեկուսացված պրեպարատների բիոէլեկտրիկ ակտիվությունը, որը համեմատվել է ծովախոզուկների հաստ աղիքի հարթ մկանների հետ: Ցույց է տրված, որ միզածորանի ռիթմիկ զոնան օջախը գտնվում է միայն մեկ որոշակի հատվածում, մինչդեռ ծովախոզուկների հաստ աղիքի հարթ մկանների ամեն մի հատված ընդունակ է առաջացնել գործողության պոտենցիալներ:

ON THE COMPARATIVE ESTIMATION OF SMOOTH MUSCLE SPONTANEOUS ACTIVITY OF SOME VISCERAL ORGANS

R. A. BAKUNTZ, K. W. KASARIAN, A. S. TIRAYAN

The spontaneous bioelectrical activity of the isolated segments of ureters of rat and guinea-pig in comparison with the activity of guinea-pig *taenia coli* has been studied using sucrose-gap method. It has been shown that rhythmic region of ureter is localized in a definite part while in *taenia coli* of guinea pig each region has an ability to generate an action potential.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бакунц С. А. Вопросы физиологии мочеточников. Л., 1970.
2. Бакунц С. А. В сб.: Нейро-гуморальные основы повышения воспроизводительной функции сельскохозяйственных животных и механизмы регуляторной деятельности мозга. Ереван, 1978.
3. Богач П. Г., Решодько Л. В. Алгоритмические и автоматные модели гладких мышц. Киев, 1979.
4. Гоффман Б., Крейнфильд П. Электрофизиология сердца. М., 1962.

5. Кочемасова Н. Г., Шуба М. Ф. Физиолог. журн. СССР, 3, 1972.
6. Папазова М. Электрофизиологическое изучение моторной деятельности желудка. София, 1970.
7. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., 1967.
8. Bennet M. R., Burnstock G. J. Physiology, 183, 1966.
9. Berger W., Barr L. J. Appl. Physiology, 26, 3, 1969.
10. Bury V., Shuba M. In: "Physiology of Smooth Muscle", Raven Press, New York, 1976.
11. Büthring E. Physiology Rev., 42, 3, Suppl 5, 1962.
12. Connor J. A., Prosser L., Weems W. A. J. Physiology, 240, 3, 1974.

ОБ УЧАСТИИ СТРИОПАЛЛИДАРНОЙ СИСТЕМЫ В АДАПТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ*

А. А. ГАРИБЯН, К. Н. ГЕВОРКЯН, Ж. С. САРКИСЯН,
 И. Р. МАДАТОВА, Л. С. ГАМБАРЯН

На кошках и белых крысах в различных методических условиях изучались последствия билатерального повреждения палео- и неостриатума, а также красного ядра на высшие интегративные функции мозга.

Можно заключить, что паллидум, хвостатое ядро и скорлупа принимают участие в оперативной памяти животных, а следовательно, и в афферентном синтезе.

Ключевые слова: хвостатое ядро, бледный шар, стриопаллидарная система, оперативная память.

Еще в 1930 г. И. П. Павлов писал, что «высшая нервная деятельность складывается из деятельности больших полушарий и ближайших подкорковых узлов, представляя собой обобщенную деятельность этих двух важнейших отделов центральной нервной системы» [15].

Это высказывание И. П. Павлова легло в основу исследований участия подкорковых узлов в интегративной деятельности мозга.

Включившись в разработку указанной проблемы, мы в различных вариантах экспериментов методом электролитического разрушения, а в некоторых случаях и функционального (химического) исключения стриопаллидарных структур (бледного шара, скорлупы и хвостатого ядра) изучали их роль и удельное значение в механизмах обучения, памяти и поведения [3, 4, 6, 7, 16].

Материал и методика. Опыты проводили на 80 половозрелых кошках и 70 белых крысах. Разрушение изучаемых структур осуществлялось под наркозом электролитически по координатам стереотаксических атласов мозга кошки [25] и крысы [24]. Результаты опытов верифицировались морфологически и обрабатывались статистически.

У подопытных кошек изучались условные рефлексы на натуральный и искусственный раздражитель.

Условные рефлексы на натуральный раздражитель вырабатывались в специальной камере, на одной из стенок которой снаружи была смонтирована кормушка. Кошка, помещенная в камеру, могла через прозрачное плексигласовое окно (подвижную перегородку) видеть пищу (кусочек мяса), положенную в кормушку. Стремясь захватить ее, она ударяла лапой по прозрачному окошечку, толкала, царапала его. При совершении этих движений кошка случайно ударяла лапой о педаль, расположенную ниже плексигласового окна на внутренней стороне камеры. Удар о педаль сопровождался

* Доклад на XII съезде Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова, Алма-Ата, 1979.

автоматическим подъемом плексигласовой перегородки. Через открывшееся отверстие кошка протягивала лапу и захватывала пищу—кусочек мяса [3].

Условные рефлексы на искусственные раздражители (звонок, метроном) вырабатывали в специальной камере [3], снабженной двумя кормушками, вмонтированными в левую и правую стенки камеры. У каждой из них располагалась педаль, нажатием на которую животное автоматически получало пищу. Подопытные кошки обучались на один сигнал (метроном) подбегать к левой кормушке и нажимать на педаль, на другой (звонок)—к правой. Условные сигналы подавались с различной частотой и последовательностью во избежание образования стереотипа. Во всех экспериментах учитывались скорость выработки рефлексов, их латентный период и процент точности выбора стороны подкрепления.

Условные рефлексы у крыс изучались в специальном лабиринте по ранее описанной методике [8].

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что билатеральное неполное разрушение бледного шара у кошек приводило к угнетению всех функций животного. На 15—18-й день восстанавливались пищевые безусловные рефлексы. Однако условная реакция на натуральный раздражитель (вкус мяса) еще отсутствовала. Она восстанавливалась после 18—25 проб, но осуществлялась с латентным периодом в два и более раза большим, чем до операции. Подобная картина наблюдалась и в отношении «времени условной двигательной реакции», т. е. времени, в течение которого осуществлялся двигательный акт (нажим на педаль, протягивание лапы и захват пищи).

Несколько иная картина наблюдалась при изучении условных рефлексов на искусственные раздражители (метроном, звонок) в ситуации с выбором стороны подкрепления. Опыты показали, что как при одностороннем, так и двустороннем неполном разрушении бледного шара условные рефлексы, выработанные до операции, полностью исчезали, и для их восстановления требовалось 25—55 сочетаний сигнала с пищевым подкреплением. Однако восстановившиеся условные рефлексы не всегда завершались правильным выбором стороны подкрепления. Даже в течение 1,5—3 месяцев наблюдения реакция выбора осуществлялась правильно только в 70% случаев, в остальных 30% случаев животные путали правую и левую стороны подкрепления. Наряду с нарушением реакции выбора у животных заметно удлинялся латентный период (с 2,5—3 сек до операции до 7,5—9 сек после нее).

При полном разрушении бледного шара не удавалось ни восстановить, ни выработать условные рефлексы на искусственные раздражители [3].

Такая же картина наблюдалась и в случае функционального выключения паллидума введением в его структуру малых доз хлористого калия (0,01—0,015 мл 10% раствора) [16].

Можно полагать, что столь серьезные нарушения мозговой функции после повреждения бледного шара или его функционального выключения обусловлены несколькими причинами. Одной из них является то, что бледный шар, который на определенных этапах эволюции (у низших позвоночных) играет ведущую роль в адаптивном поведении животных, не полностью утрачивает эту функцию у высших позвоноч-

ных [14]. Доказательством такого допущения являются сравнительно-анатомические данные Карамяна [11], которые дают основание заключить, что «даже у приматов, у которых неокортикальные структуры уже играют решающую роль в интегративной деятельности, стриатальные образования не утрачивают своего значения в аналитико-синтетической деятельности мозга».

Основанием для такого допущения могут служить также морфологические и электрофизиологические данные о наличии обширных двусторонних связей нео- и палеостриатума со всеми отделами коры головного мозга и подкорковых образований [5, 9, 10, 16, 17, 26, 28]. Более того, по имеющимся данным, бледный шар оказывает тонизирующее и модулирующее влияние на активность коры головного мозга [16, 17, 19]. А по мнению Хасслера [27], паллидум является структурой, относящейся к ростральному продолжению активирующей ретикулярной формации ствола мозга.

Естественно возникал вопрос: только ли паллидум принимает участие в высших интегративных функциях или такое же участие принимают и другие образования стриарного комплекса? Постановка такого вопроса закономерна, ибо палеостриатум (паллидум) представляет собой узловой пункт, через посредство которого неостриатум (хвостатое ядро и скорлупа) вступают в контакт со всей остальной нервной системой [22, 26, 28]. Но поскольку это так, правомерно допустить, что эффекты разрушения паллидума частично могут быть вызваны деструкцией упомянутых путей неостриатума.

Для ответа на поставленный вопрос нами были проведены соответствующие эксперименты, в которых изучалась роль как хвостатого ядра, так и скорлупы в высших интегративных функциях мозга.

Опыты проводились на кошках в таких же методических условиях, как и при изучении роли паллидума в условнорефлекторной деятельности. На один сигнал (звонок) животные обучались подходить к правой кормушке и нажимом на педаль получать пищу, на другой (метроном)—к левой.

Билатеральное повреждение путамена приводило к нарушениям, близко напоминающим таковые при повреждении паллидума [4]. Так как паллидум и путамен расположены близко и при повреждении одного из них неизбежно задевается другой, мы сосредоточили внимание на хвостатом ядре (ХЯ), повреждение которого можно производить более или менее изолированно.

Опыты показали, что электролитическое повреждение головки хвостатого ядра на одной стороне приводило к полной дезинтеграции условнорефлекторной деятельности кошек. Это выражалось в том, что животные усиленно перебегали от одной кормушки к другой безотносительно к действию пищевых сигналов и часто нажимали на педаль. Такие частые маятникообразные движения, напоминающие поведение лоботомированных собак [20], постепенно уступали место появлению двигательной целенаправленной реакции сначала на один, затем на другой условный сигнал (конец второй недели после операции). На

третьей неделе при продолжающейся высокой межсигнальной активности кошки с односторонним повреждением хвостатого ядра уже начинали реагировать на условные раздражители (звонок, метроном), однако наблюдалось большое число ошибок в выборе стороны подкрепления. По мере тренировки несколько улучшалась условнорефлекторная деятельность, однако при этом оказывались удлиненными почти вдвое латентные периоды (с 2,5 сек дооперационного уровня до 4,7 сек после операции), а реакция выбора стороны подкрепления осуществлялась только в 60% случаев. Дальнейшая тренировка животных мало сказывалась на латенции и точности выбора стороны подкрепления.

Получив эти данные, мы произвели разрушение ХЯ второй стороны. У кошек, взятых в опыт после исчезновения острых послеоперационных явлений, наблюдалась повышенная двигательная активность, но она была не выше той, которую мы наблюдали после первой операции. Вероятно, в связи с гиперактивностью животных латентные периоды двигательных условных реакций у них оказывались несколько короче исходных величин (т. е. после первой операции). Они в среднем равнялись 3,4 сек. Что же касается реакции выбора стороны подкрепления, то животные после билатерального повреждения ХЯ продолжали в 60—65% случаев правильно выбирать левую или правую кормушку, в остальных 35—40% путали стороны подкрепления. Тренировка животных в течение 2—2,5 месяцев не вносила существенных изменений в их поведение.

Приведенные данные позволяют думать, что неостриатум, как и палеостриатум, имеет отношение к высшим интегративным функциям мозга.

Однако для окончательного заключения необходимо было доказать, что результаты наших опытов являются специфическими последствиями повреждения паллидума, путамена и хвостатого ядра, а не мозговой ткани как таковой.

В специальных опытах мы могли убедиться, что травма сама по себе не дает таких нарушений, которые описаны выше. Так, у кошек, обученных на один сигнал подбегать к левой кормушке и нажимать на педаль, а на другой—к правой, билатеральное разрушение красного ядра приводило к появлению ошибок в выборе стороны подкрепления в начальном периоде экспериментов, к тому же в малых процентах случаев (4—18%). Однако эти нарушения носили кратковременный, быстропроходящий характер. Через две недели после операции у рубротомированных животных трудно было обнаружить какие-либо отклонения в условнорефлекторной деятельности. В то же время у кошек с повреждением нео- и палеостриатума дефекты в реакциях выбора стороны подкрепления стойко держались и после 2—2,5 месяцев.

Данные, полученные нами, а также факты, описанные другими исследователями [2, 11, 13, 17—19 и др.], дают основание коренным образом пересмотреть представления о нео- и палеостриатуме, как образований, обладающих только экстрапирамидными функциями и рас-

сма­тривать их как звенья в корково-подкорковой интегрирующей системе. В связи с этим уместно напомнить, что еще Розвольд и сот­руд. [22, 30] на кошках, Розвольд и Дельгадо [29] на обезьянах показали, что определенным зонам лобной коры функционально эквипотенциальны определенные участки хвостатого ядра. Показано, что разрушение латерального поля лобной коры или связанной с ней передне-дорзальной зоны головки ХЯ приводит к идентичным нарушениям.

Так, животные, обученные реакциям отсроченного чередования (когда они должны были вспомнить место, где получали пищу во время предыдущей пробы и выбрать позицию, противоположную этой для получения следующей порции пищи), утрачивали этот навык как после каудатотомии, так и после лоботомии.

В лаборатории Карамяна, Малюковой [12] было показано, что если у крыс, обученных подниматься по лестнице с нижней полки на вторую и, подтягивая передними лапами за шнур, поднимать лестницу и ставить между второй и третьей полками, чтобы взобраться туда за пищей, произвести каудатотомию, то они лишаются всего приобретенного навыка. Однако по истечении 2 и более недель они начинают уже самостоятельно залезать на вторую полку, но, поднявшись туда, «забывают» поднять лестницу, чтобы залезть на третью полку. Лишь спустя 1–2 месяца (в зависимости от степени повреждения головки ХЯ) у большинства крыс восстанавливается весь комплекс навыка.

В целом, как приведенные данные Розвольда и Дельгадо [29] и Малюковой [12] опытов с повреждением ХЯ, так и наши данные с повреждением нео- и палеостриатума, позволяют рассматривать описанные нарушения как результат дезорганизации у животных оперативной или рабочей памяти. Под последней мы понимаем такую деятельность, когда в процессе целенаправленного поведения животным необходимо осуществлять считывание (извлечение) и компарацию следовой информации из аппарата памяти и интеграцию последней с обстановочной сигнализацией для программирования поведения, отличного от уже совер­шенного.

Правильность наших рассуждений, как нам кажется, находит подтверждение и в специальной серии экспериментов на крысах.

Животных (крыс) обучали проходить по длинному коридору, в котором на одинаковом расстоянии друг от друга подвешивались три подвижные шторки с изображением треугольника, креста и квадрата [8]. За шторкой с квадратом крысы получали пищу. Каждый раз животные, преодолевая три шторки с визуальными сигналами, фиксировали в памяти три последовательные энграммы этих раздражителей. Удельное значение каждого из них как пищевого сигнала определялось близостью к подкреплению. Наибольшую значимость приобретал квадрат.

Когда животные в 10 опытах безошибочно пробирались по коридору с тремя шторками, мы экстренно изменяли ситуацию эксперимента. Теперь перед животными помещались все три сигнала—треугольник, крест и квадрат. Животным предоставлялась возможность самим решать, какой из раздражителей выбрать. Наиболее «оптимальной» считалась реакция, когда крысы выбирали квадрат, ибо за последним, по условиям эксперимента, следовало пищевое подкрепление. Когда же крыса выбирала крест, ей приходилось преодолевать две шторки, а при выборе треугольника они, как

и в исходном опыте, преодолевали все три шторки с изображением треугольника, креста и квадрата [8].

При первом же предъявлении крысам всех трех раздражителей один из них сразу, другие через ряд «проб и ошибок» выбирали шторку с изображением квадрата. Третьи нуждались в специальной тренировке, чтобы достигнуть критерия оптимальности.

Когда же все крысы в 100% проб начинали выбирать шторку с изображением квадрата, у части из них (первая группа) производили билатеральное электролитическое разрушение паллидума, у другой (вторая группа) — каудотомия. У третьей группы крыс производилось повреждение красного ядра с обеих сторон. У четвертой группы (контроль) производилась псевдооперация (делался разрез кожи, трепанация черепа, введение электродов, но без электрокоагуляции мозговой ткани).

Опыты показали [8], что у животных первой и второй групп повреждение палео- и неостриатума приводит к нарушению процесса выбора наиболее оптимального пищевого сигнала — квадрата. После каудо- и паллидотомии животные на все визуальные сигналы реагировали пищевой реакцией, но правильность выбора квадрата уже не составляла 100%, как до операции. Выбор при повреждении паллидума оптимального сигнала колебался в пределах 40—45%, а при повреждении ХЯ — 45—80%.

Повреждение же красного ядра и псевдооперация [8] не сказывались на реакции выбора оптимального по значимости пищевого сигнала (квадрата).

Таким образом, результаты опытов на крысах подтверждают наше общее заключение, что нео- и палеостриатум играют важную роль в механизмах оперативной памяти животных, а следовательно, и в селекции, компарации и интеграции сенсорной информации в стадии афферентного синтеза [1]. Ибо, как указывает П. К. Анохин [1] «афферентный синтез был бы невозможным, если бы совокупность обстановочных и пусковых раздражений не была тесно связана с прошлым опытом животного, отложенным в аппаратах его памяти».

Институт зоологии АН АрмССР

Поступило 4.VIII 1980 г.

ՀԱՐՄԱՐՎՈՂԱԿԱՆ ՎԱՐՔԱԳԵՈՒՄ ՍՏՐԻՈՊԱԼԻԳՈՒՄԻ ՄԱՍՆԱԿՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա. Ա. ՂԱՐԻՅԱՆ, Կ. Ն. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ, Ժ. Ս. ՍԱՐԳՍՅԱՆ,
Ի. Ռ. ՄԱԴԱԹՈՂԱՆ, Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ

Կատունների և սպիտակ առնետների մոտ տարբեր մեթոդական պայմաններում ուսումնասիրվել են պալեո-և նեոստրիատումի երկկողմանի, ինչպես նաև՝ կարմիր կորիզի երկկողմանի վնասման ազդեցությունը ուղեղի բարձրագույն ինտեգրատիվ ֆունկցիայի վրա:

Ստացված տվյալները թույլ են տալիս եղրակացնել, որ պալիդումը, պոչավոր կորիզը և կճեպը մասնակցում են կենդանիների օպերատիվ հիշողության պրոցեսին:

THE ROLE OF THE STRIOPALLIDAR SYSTEM IN ADAPTIVE BEHAVIOUR

A. A. GARIBIAN, K. N. GEVORKIAN, J. S. SARKISIAN,
I. R. MADATOVA, L. S. GAMBARIAN

The effect of bilateral damages of paleo- and neostriatum, as well as the Nucleus ruber on the highest integrative cerebral function has been studied in cats and white rats under different methodic conditions.

The data obtained allow to conclude that the Pallidum, the Nucleus caudatus and the Putamen take part in the animal operative memory.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.
2. Арушанян Э. Б., Отеллин В. А. Хвостатое ядро. Л., 1976.
3. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 22, 3, 435—442, 1972.
4. Гамбарян Л. С., Казарян А. Г., Гарибян А. А. Журн. высш. нервн. деят., 25, 5, 953—961, 1975.
5. Гамбарян Л. С., Казарян Л. Г., Саркисян Ж. С., Гарибян А. А. Физiol. журн. СССР, 62, 4, 481—489, 1976.
6. Гамбарян Л. С., Саркисян Ж. С., Баяндуров В. Н. Журн. высш. нервн. деят., 28, 3, 580—588, 1978.
7. Гарибян А. А., Гехт К. Биол. ж. Армении, 29, 2, 85—89, 1976.
8. Гарибян А. А., Казарян Г. М., Геворкян К. Н., Гамбарян М. Л. Биол. ж. Армении, 33, 8, 829—834, 1980.
9. Ионтов А. С., Гранстрем Э. Э., Отеллин В. А., Макаров Ф. Н. Очерки по морфологии связей центральной нервной системы. Л., 1972.
10. Казарян Г. М., Гарибян А. А., Казарян Л. Г., Гамбарян Л. С. Физiol. журн. СССР, 64, 4, 425—434, 1978.
11. Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976.
12. Малукова И. В. XXIV Всесоюз. совещ. по проблемам ВНД. Тез. докл., 284, М., 1974.
13. Олешко Н. Н. Журн. высш. нервн. деят., 14, 5, 847—856, 1964.
14. Орбели Л. А. Избр. тр., 1, М.—Л., АН СССР, 1961.
15. Павлов И. П. Полн. собр. соч., изд. 2-е, 3, кн. 2, М., 1951.
16. Саркисян Ж. С., Казарян Л. Г., Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Журн. высш. нервн. деят., 26, 2, 325—332, 1976.
17. Суворов Н. Ф. В сб.: Стриопаллидарная система. 3—13, Л., 1973.
18. Толкунов Б. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. Л., 1978.
19. Черкес В. А., Луханина Е. П. Нейрофизиология, 4, 2, 141—143, 1972.
20. Шумилина А. И. В сб.: Проблемы высш. нервн. деят., 561—627, 1949.
21. Battig K., Rostvold H. E., Mishkin M. J. Comp. Physiol. Psychol., 55, 453—463, 1962.
22. Debby-Brown D. The Basal Ganglia and their relation to disorders of movement, Oxford Univ. Press, 1962.
23. Divak I. Physiol. and Behav., 8, 519—522, 1972.
24. Groot J. de. The Rat forebrain in stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.
25. Jasper H., Ajmone-Marsan C. A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, 1954.

26. *Jung R., Hassler R.* Handbook of Physiology. Neurophysiology, American Physiological Society. Washington D. C., II, 863—927, 1960.
27. *Hassler R.* Frontiers in Brain Research. Columbia Univ. Press, New York, 242—285, 1962.
28. *Laursen A. M.* Acta physiol. Scand., suppl. 59, 211, 1—106, 1963.
29. *Rosvold H. E., Delgado J. M. R.* J. Comp. Physiol. Psychol., 49, 365--372, 1956.
30. *Rosvold H. E., Szwarcbart M. K.* In: The Frontal Grahular Cortex and Behavior. Edsà J. M. Warren, K. Akert. 1—5, 1964.

УДК [577.12:616—006]:59

ДЕЙСТВИЕ ИНГИБИТОРОВ НА ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ СПЕКТР
ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ ПЕЧЕНИ ПРИ
ОПУХОЛЕОБРАЗОВАНИИ

А. В. НЕРКАРЯН, Г. А. ПАНОСЯН

Исследовано действие различных доз актиномина D, пуromина и циклогексимида на изоферментный спектр лактатдегидрогеназы печени крыс и мышей при развитии карциносаркомы Уокера и асцитной карциномы Эрлиха.

Ингибиторы предотвращают изменения в изоферментном спектре ЛДГ, индуцируемые опухолевыми клетками. Предполагается наличие связи между наблюдаемыми изменениями и нарушением регуляции синтеза фермента de novo.

Ключевые слова: ингибиторы, изоферменты, лактатдегидрогеназа

Вопрос о биохимических нарушениях, возникающих в тканях, отдаленных от органов, пораженных неопластическим процессом, занимает особое место в проблеме ранней диагностики и при изучении механизмов возникновения опухоли. Нами при исследовании изоферментных спектров лактатдегидрогеназы (ЛДГ) различных тканей мышей и крыс в процессе развития опухоли были получены данные, указывающие на нарушение регуляции синтеза фермента в этих тканях [1, 2]. Было показано, что изменения в изоферментном спектре ЛДГ появляются уже в первые часы после введения опухолевых клеток. Подобный эффект вызывают лишь нативные опухолевые клетки или гомогенат печени.

С целью выяснения природы отмеченных выше изменений нами было исследовано действие некоторых ингибиторов на изоферментный спектр ЛДГ печени крыс и мышей после введения им опухолевых клеток.

Материал и методика. Опыты проводились на белых беспородных мышах массой 25—30 г и крысах массой 100—120 г. В работе были использованы препараты актиномина D фирмы Reanal, пуromина и циклогексимида фирмы Serva. Ингибиторы вводили дважды, за час до введения опухолевых клеток и за час до декапитации. Мышам вводили внутривенно различные концентрации пуromина, циклогексимида и актиномина D, а крысам—только раствор актиномина D. Мышей забивали через 12 ч после введения опухолевых клеток, а крыс—через 24 часа. Перевивку опухолей, получение ЛДГ-активных тканевых экстрактов, электрофоретическое разделение изоферментов и определение активности ЛДГ проводили методами, описанными ранее [1, 2].

Результаты и обсуждение. Отмеченное ранее уменьшение величины отношения М:Н в печени мышей через 6—12 ч после введения кле-

ток асцитной карциномы Эрлиха с 20:1 в норме до 3:1 и появление дополнительных фракций в изоферментном спектре ЛДГ печени крыс через 20 ч после введения клеток карциносаркомы Уокера, возможно, связаны с изменениями, происходящими на уровне генома, и с последующим синтезом белка *de novo*. Для проверки справедливости этого предположения нами было исследовано действие на изоферментный спектр ЛДГ печени крыс и мышей таких ингибиторов транскрипции и трансляции, как актиномицин D, пурамицин и циклогексимид.

Введение мышам 70 мг/кг (35×2) пурамицина приводит к уменьшению изменений, вызываемых клетками асцитной карциномы Эрлиха, но не предотвращает их, тогда как доза 200 мг/кг полностью ингибирует действие опухолевых клеток (табл. 1).

Таблица 1
Действие пурамицина на изоферментный спектр ЛДГ печени мышей. М±m

	И ₁	И ₃ М ₁	И ₂ М ₂	И ₁ М ₃	М ₁	И, %
Н	0,93±0,1	1,77±0,3	5,61±0,9	11,12±1,1	80,57±2,2	7,8
О	6,08±0,5	12,35±1,5	17,36±0,7	28,20±1,8	36,01±1,5	31,1
П1	1,07±0,2	2,64±0,8	6,11±0,8	9,87±1,4	80,46±2,8	8,6
П1+О	1,18±0,1	8,79±0,6	17,39±1,1	28,08±0,7	44,56±0,7	23,5
П2	0,51±0,03	1,65±0,1	3,97±0,2	14,04±0,5	79,83±1,6	7,2
П2+О	0,12±0,01	0,80±0,1	5,89±0,4	16,05±1,3	77,14±2,5	7,7

Н—норма, О—введение опухолевых клеток, П—пурамицина, П+О—пурамицина и опухолевых клеток, П1 и П2—70 мг/кг и 200 мг/кг пурамицина соответственно.

Эффект циклогексимида также зависит от дозы. Малые дозы, 1 мг/кг, вызывают некоторое увеличение содержания И-субъединиц, изменение соотношения содержания М- и И-субъединиц. Увеличение дозы до 4,4 мг/кг приводит к частичному ингибированию действия опухолевых клеток. Обработка дозой 16 мг/кг полностью снимает этот эффект (табл. 2).

Таблица 2
Действие циклогексимида на изоферментный спектр ЛДГ печени мышей, М±m

	И ₁	И ₃ М ₁	И ₂ М ₂	И ₁ М ₃	М ₁	И, %
Ц1	0,20	2,70±0,5	8,60±0,8	30,90±1,0	57,60±1,4	14,3
Ц1+О	0	1,49±0,1	14,72±1,1	35,57±1,8	48,22±3,1	17,4
Ц2	1,09±0,1	3,73±0,4	5,65±0,8	9,82±1,6	79,71±3,3	9,2
Ц2+О	2,65±0,1	7,48±0,7	14,72±0,6	29,58±1,9	45,58±1,2	23,0
Ц3	0,27	0,92±0,1	4,75±0,3	15,02±1,5	79,04±1,7	7,1
Ц3+О	0,40	1,98±0,1	7,74±0,3	17,19±2,1	72,69±2,5	10,1

Ц—введение циклогексимида, Ц+О—циклогексимида и опухолевых клеток, Ц1, Ц2 и Ц3—1, 4,4 и 16 мг/кг циклогексимида соответственно.

Известно, что малые дозы (до 1 мг/кг) циклогексимида вызывают увеличение синтеза всех РНК печени крыс через 30—60 мин после введения [5, 6].

Не исключено, что наблюдаемый нами эффект (Ц1, табл. 2) связан со стимулирующим действием этой дозы.

Для исследования действия актиномицина D на печень мышей были использованы две дозы, 1,5 и 4 мг/кг. Введение в течение 12 ч по 0,3 мг/кг актиномицина D, всего 1,5 мг/кг (дозы, достаточной для подавления синтеза рибосомных РНК [4]), не снимало действия опухолевых клеток на печень мышей. Большая же доза ингибитора (4 мг/кг), полностью блокирующая синтез всех РНК, предотвращала изменения в изоферментном спектре ЛДГ печени, наблюдаемые после введения мышам опухолевых клеток (табл. 3).

Таблица 3

Действие актиномицина D на изоферментный спектр ЛДГ печени мышей, $M \pm m$

Изоферменты	AMD 1	AMD 1+O	AMD 2	AMD 2+O
H ₄	1,48±0,1	1,38±0,3	1,56±0,2	1,25±0,1
H ₃ M ₁	2,79±0,2	6,21±0,6	2,08±0,1	3,75±0,5
H ₂ M ₂	5,15±0,1	17,01±1,1	4,43±0,4	5,36±0,7
H ₁ M ₃	9,12±0,8	28,93±1,4	9,17±0,9	7,43±0,5
M ₄	81,46±2,6	46,47±1,2	82,76±1,1	82,21±1,7
H, %	8,4	21,8	7,6	7,9

AMD—введение актиномицина D, AMD+O—актиномицина D и опухолевых клеток, AMD1 и AMD2—1,5 мг/кг и 4 мг/кг актиномицина D соответственно.

При исследовании изоферментного спектра ЛДГ печени крыс в процессе развития карциносаркомы Уокера нами были обнаружены дополнительные фракции [2], появление которых через 20 ч после введения опухолевых клеток и в первые дни может быть связано либо с син-

Таблица 4

Действие актиномицина D на изоферментный спектр ЛДГ печени крыс, $M \pm m$

Изоферменты	H	O	AMD	AMD+O
H ₄ (I)		1,19±0,2		
H ₄	1,98±0,2	6,89±1,0	1,51±0,2	2,08±0,1
H ₄ (II)		3,47±0,6		
H ₃ M ₁ (I)		3,25±0,7		
H ₃ M ₁	7,60±1,0	11,78±1,2	8,31±0,9	7,64±1,3
H ₂ M ₂	20,55±1,2	16,72±1,2	17,12±1,3	17,37±1,5
H ₁ M ₃ (I)		16,60±1,2		
H ₁ M ₃	36,27±1,9	19,60±2,6	38,05±1,5	37,84±1,0
M ₄	33,60±2,2	20,36±1,9	35,01±1,8	35,07±1,2
H, %	27,0	40,2	25,6	26,0

H—норма, O—второй день после введения опухолевых клеток, AMD—30 мг/кг актиномицина D, AMD+O—актиномицина и опухолевых клетки.

тезом нового типа Н-субъединиц, индуцированного какими-то факторами, обнаруженными в опухолях [3], либо с конформационными изменениями нормальной Н-субъединицы, приводящими к изменению заряда молекулы, под действием тех же факторов. Все дополнительные фракции обнаруживаются на второй день. Исчезновение их после введения актиномицина D (табл. 4) указывает на индукцию опухолевыми клетками изменений на уровне генома.

Таким образом, полученные данные позволяют предположить, что введение клеток асцитной карциномы Эрлиха и карциносаркомы Уокера вызывает нарушение генетической регуляции синтеза ЛДГ.

Ереванский государственный университет,
кафедра биофизики

Поступило 22.VII 1980 г.

ԻՆՀԻԲԻՏՈՐՆԵՐԻ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԼՅԱՐԴԻ ԼԱԿՏԱՏԵԶԻԴՐՈՂԵՆԱԶԻ ԻՋՈՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԿԱԶՄԻ ՎՐԱ՝ ՈՒՌՈՒՅՔԱԳՈՅԱՑՄԱՆ ԸՆԹԱՅՔՈՒՄ

Ա. Վ. ՆԵՐԿԱՐԱՐՅԱՆ, Դ. Հ. ՓԱՆՈՍՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են ակտինոմիցին D-ի, պուրոմիցինի և ցիկլոհեքսիմիդի տարբեր դոզաների ազդեցությունը առնետների և մկների լյարդի լակտատ-դեհիդրոգենազի (ԼԴՀ) իզոֆերմենտային կազմի վրա՝ Ուոկերի կարցինոսարկոմայի և էլիխի ափսոսային կարցինոմայի դարգացման ընթացքում:

Ինհիբիտորները կանխում են ԼԴՀ-ի իզոֆերմենտային կազմի փոփոխությունները (H-ենթամիավորի քանակի ավելացում, լրացուցիչ ֆրակցիաների երևան գալը), որոնք ինդուկցում են ուռուցքային բջիջները:

Ուսումնասիրությունների արդյունքները հնարավորություն են տալիս ենթադրել դիտվող փոփոխությունների և ֆերմենտի de novo սինթեզի կարգավորման խախտման միջև կապի առկայություն:

THE EFFECT OF INHIBITORS ON LIVER LACTATE DEHYDROGENASE ISOENZYME PATTERN UNDER CARCINOGENESIS

A. V. NERKARARIAN, G. H. PANOSYAN

The effect of different doses of actinomycin D, puromycin and cycloheximide on isoenzyme pattern of lactate dehydrogenase (LDH) in mice and rats liver under development of Walker carcinosarcoma and Ehrlich ascites carcinoma has been investigated. The inhibitors prevent changes of LDH isoenzymes pattern (the increase of quantity of H-subunits, appearance of additional fractions) induced by tumor cells. The presence of connection between the observed changes and the breach of regulation of de novo enzyme synthesis has been assumed.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Неркарян А. В., Паносян Г. А. Биолог. ж. Армении, 32, 4, 337, 1979.
2. Неркарян А. В., Паносян Г. А. Биолог. ж. Армении, 32, 11, 1098, 1979.
3. Шапог В. С. Биохимические аспекты опухолевого роста, М., 1975.
4. Шапог В. С., Алехина Р. П., Забойкин М. М., Лихтенштейн А. В. Вестн. АМН СССР, 3, 64, 1977.
5. Goldblatt P. J., Archer J., Eastwood C. Lab. Invest., 33, 2, 117, 1975.
6. Rizzo A. J., Webb T. S. Biochim. Biophys. Acta, 195, 106, 1969.

НАСЛЕДОВАНИЕ САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ВНУТРИВИДОВЫХ ГИБРИДОВ *LYCOPERSICON HIRSUTUM*

А. М. АГАДЖАНЯН

Изучены гибриды F_2 и F_3 , полученные от скрещивания самосовместимой формы *glabratum* дикого вида *L. hirsutum* с самонесовместимой формой того же вида—*hirsutum*. Часть растений в поколении F_2 оказалась самофертильной. Преобладающая часть растений F_2 и все проанализированные растения F_3 были самостерильными. Предполагается, что пыльца, продуцируемая гетерозиготными растениями $S_1 S_1$, имеет единую реакцию, т. е. пыльцевые зерна с аллелем S_1 и S_1 обладают равной возможностью принимать участие в самооплодотворении. Возможно также, что при самооплодотворении гетерозигот $S_1 S_1$ будет функционировать только пыльца с фактором S_1 . Допускается, кроме того, что определенную роль в проявлении реакции самосовместимости—самонесовместимости играет инбридинг.

Ключевые слова: внутривидовые гибриды, самосовместимость, наследование.

Нами ранее [2] было показано, что внутривидовые гибриды F_1 между двумя ботаническими формами *L. hirsutum*—*f. glabratum* и *f. hirsutum* во многих случаях оказываются самосовместимыми. Обычно самосовместимыми при гибридизации самофертильных форм с самостерильными бывают только гибриды, которые возможно получать в обоих направлениях скрещивания. К числу видов, которые проявляют двустороннюю совместимость с близкородственными самонесовместимыми видами и формами, относятся *Nicotiana langsdorfii* [6], *Antirrhinum majus* [10, 11], *Papaver alpinum* [7], *Licium chinense* [12], *Solanum verrucosum* [4, 8, 14], *Solanum pennellii* [9]. В данном случае речь идет о формах, проявляющих одностороннюю несовместимость между собой. В настоящей статье приводятся результаты изучения признака самофертильности-самостерильности у внутривидовых гибридов F_2 и F_3 *L. hirsutum*.

Материал и методика. Опыты проводились в 1975—1977 и 1979 гг. Изучались гибриды F_2 комбинаций скрещивания *glabratum* пр. 7924×*hirsutum* 2021 и *glabratum* пр. 7924×*hirsutum*, пр. 7732 и гибриды F_3 —только первой комбинации. Самосовместимость растений определялась путем искусственного самоопыления заранее взятых под изолятор цветков. Искусственное самоопыление проводилось ввиду падучинного расположения пестиков. В конце вегетации подсчитывались плоды на растениях. Взято некоторое количество плодов для подсчета в них числа семян. Фертильность пыльцы определялась индивидуально у каждого растения на временных препаратах, окрашенных ацетокармином.

Результаты и обсуждение. Гибриды второго поколения. По комбинации *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* 2021 гибриды второго поколения изучались в 1975, 1976 и 1979 гг. В 1975 г. исследовано потомство двух самосовместимых растений F_1 (растения 4 и 21). F_2 получено как из семян от искусственного самоопыления, так и из семян от свободного опыления. В целом в F_2 наблюдается заметное понижение плодообразования и появление большого числа самонесовместимых растений. В F_2 , полученном от искусственного самоопыления, на самосовместимость проверено 16 растений (из 17-ти). Из них реакцию самосовместимости проявили только 6. У самосовместимых растений среднее число семян в плодах от самоопыления составило 16,7 (5,0—26,0), а от естественного опыления—41,5 (25,2—62,4). Следует отметить, что самонесовместимые растения обычно бывают малоурожайными. В F_2 от естественного опыления было еще меньше самофертильных растений (из 15-ти проанализированных растений только 3 дали плоды от самоопыления, из которых достоверно самосовместимыми были 2).

В 1976 г. было изучено потомство клона 4, полученное как из семян от искусственного самоопыления, так и естественного опыления. Из семян от искусственного самоопыления выращено 22 растения, из которых 18 было проверено на самосовместимость. 9 растений образовали плоды от искусственного самоопыления. Все 9 растений, по-видимому, самофертильны (из которых 7, давших от 6,8 до 34,7 семян на плод, явно самофертильны, в то время как при естественном опылении этих растений получено 36,5—99,5 семян на плод). Самостерильные растения в основном или бесплодны, или малоурожайны. Совершенно бесплодны 4 непроанализированных растения. Они, вероятно, также самостерильны. Среднее число плодов у самофертильных растений составляло 144,8, а у самостерильных—31,2.

В потомстве из семян от естественного опыления самосовместимость определена у 20-ти растений из 21. Самофертильными оказались 11 растений (9,7—53,1 семян на плод). Остальные 9 растений самостерильны. По-видимому, самостерильно также непроверенное растение, завязавшее всего 1 плод от естественного опыления. Среднее число плодов у самофертильных растений составило 147,7, у самостерильных—60,6.

В 1979 г. изучено потомство 7-ми самосовместимых растений F_1 . F_2 получено только из семян от искусственного самоопыления растений первого поколения. По всем гибридным семьям на самосовместимость проверено 102 растения (из 126). От искусственного самоопыления плоды завязало 41 растение. Осемененность плодов находилась в пределах 0—53,4 семян на плод. Поэтому не все эти растения можно считать самофертильными. Некоторые из них, имеющие бессемянные плоды, а также плоды, содержащие единичные семена, должны быть отнесены к псевдосамофертильным растениям.

Для отнесения растений к самосовместимым или самонесовместимым вычислено в процентах отношение числа семян на плод при само-

опылении к числу семян при естественном опылении (процент самофертильности). К самосовместимым отнесены те растения, которые дали 10 и более процентов самофертильности. (Отметим, что в 1975—1976 гг. почти для всех растений критерием самосовместимости считалась самофертильность более 10%). Таких растений было 26. Однако сделаны некоторые исключения. Как самосовместимое принято одно растение, которое имело всего 7% самофертильности, но отличалось довольно высоким показателем завязываемости плодов при самоопылении (6 от 9 цветков), дав 110 плодов при естественном опылении. В группу самосовместимых включены также 6 частично самофертильных растений, которые при естественном опылении или оказались совершенно бесплодными (2 растения), или образовали малое число плодов (1, 2, 12 и 15), в результате чего у этих растений отсутствует показатель осемененности плодов при естественном опылении. Эти растения (№ 58₈, 62₉, 64₂₂, 64₂₅, 64₃₂, 68₁₂), однако, дали некоторое количество плодов (4,5—50,0%) и семян (4—24 шт. на плод) при искусственном самоопылении. Итого, следовательно, 33 самосовместимых растения. Среднее число семян на плод у 27-ми растений при самоопылении составило 16,0, в то время как при естественном опылении тех же растений — 36,6.

61 растение F₂ было совершенно бесплодно при искусственном самоопылении. Они составили группу полностью самостерильных растений. В группу самостерильных следует включить также 8 псевдосамофертильных растений. Кроме того, есть основание полагать (отсутствие плодов или слабое плодообразование), что значительная часть не проанализированных растений также является самонесовместимой.

Между группами растений обнаруживаются серьезные различия по продуктивности (табл. 1). Самосовместимые растения характеризуются довольно высоким уровнем плодообразования при естественном опылении (кроме двух совершенно бесплодных растений, которые, однако, завязали по одному плоду при самоопылении — от 15 цветков № 62₉ и от 22 цветков № 68₁₂; плоды содержали соответственно 24 и 7 семян). Между тем самонесовместимые растения в основном или совершенно бесплодны, или образовали небольшое число плодов. Исключения составляют семьи № 57 и № 66, где обнаружено достаточно хорошее плодообразование при свободном цветении. Наименьшей продуктивностью отличались растения, не проанализированные на самосовместимость.

Таким образом, подавляющее большинство растений F₂ проявляет реакцию самостерильности. Необходимо отметить, что самостерильные растения в целом обладали довольно высоким уровнем фертильности пыльцы. Следует поэтому полагать, что неспособность к самооплодотворению не вызвана стерильностью собственной пыльцы, а является результатом самонгибирования. Из растений, показавших реакцию самонесовместимости при искусственном самоопылении, фертильность пыльцы определена у 42-х. Из них у 5-ти растений (все по № 66) она составляла 0,3—30%, у 12-ти растений (8 из них относятся к № 66) —

Распределение растений *F. glabratum* вр. 7924Xiniscium 2021 по признаку самофертильности—самостерильности. 1979 г. Таблица 1

Номера семей	Всего по семье					Самофертильные растения					Самостерильные растения					Неангазированные растения				
	Число плодов на исходном растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растение	Число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растение	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растение	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растение			
57	15	6	2	1060	176,7±87,2	2	0	750	375,0	4	2	310	77,5	0	—	—	—			
58	28	13	8	290	22,3±11,7	2	0	212	106,0	9	6	78	8,7	2	2	0	0,0			
60	92	10	0	385	38,5±14,0	5	0	273	54,6	4	0	89	22,3	1	0	23	23,0			
62	127	9	6	29	3,2±1,9	2	1	6	3,0	6	4	23	3,8	1	1	0	0,0			
64	238	35	10	1611	46,0±14,9	12	0	1373	114,4	10	3	65	6,5	13	7	173	13,3			
66	336	40	6	2253	56,3±10,2	6	0	374	62,3	28	4	1835	65,5	6	2	44	7,3			
68	385	13	4	98	7,5±2,8	4	1	52	13,0	8	3	44	5,5	1	0	2	2,0			
Всего	126	36	—	50,1±12,2	33	2	—	104,0±41,4	69	22	—	27,1±13,0	24	12	—	7,6±3,9	—			

30—60%, у 25-ти—60—98%. Фертильность пыльцы установлена также у 7-ми растений, которые не образовали плодов и семян при обычном принудительном самоопылении, но в табл. 1 отнесены в группу неанализированных растений. У этих растений фертильность составляла: 7,6; 23,0; 28,2; 41,6; 42,5; 64,0 и 88,0% соответственно. Фертильность пыльцы у 20-ти изученных самосовместимых растений составляла 55—97% (преимущественно более 80%).

В 1977 г. было изучено второе поколение гибридов *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* вр. 7732. Как было отмечено ранее [2], в F_1 только 1 растение этой комбинации дало плоды и семена от самоопыления. Изучено потомство этого растения от искусственного самоопыления и свободного цветения. В F_2 , полученном от самоопыления, проанализировано 3 растения, из которых только одно оказалось самосовместимым (от естественного опыления завязало 48 плодов). Два самостерильных растения при свободном цветении завязали по одному плоду. В F_2 от естественного опыления изучено 13 растений. Реакция самосовместимости отмечалась у одного растения, давшего от свободного цветения 156 плодов. 7 растений от искусственного самоопыления не образовали ни одного плода (среднее число плодов по этим растениям при естественном опылении составляет 9,7). На 5-ти растениях искусственное самоопыление не проведено, так как взятые под изолятор бутоны к этому моменту опали не раскрывшись. При естественном опылении эти растения оказались совершенно бесплодными. По-видимому, они также должны быть отнесены в группу самостерильных. Среднее число плодов на растении по семье в целом составляло 17,2. Отметим, что эта комбинация характеризовалась невысокой продуктивностью также в F_1 [2].

Гибриды третьего поколения. Гибриды F_3 изучены только по комбинации *glabratum* вр. 7924×*hirsutum* 2021 (1979 г.). Все растения F_3 получены от искусственного самоопыления отдельных растений F_2 одной семьи (№ 67), являющейся в свою очередь потомством клона 4. Гибриды F_3 заметно уступают F_2 по мощности развития и плодообразованию. Однако встречаются и достаточно многоплодные растения, например, в семье № 80. Самостерильны все проанализированные растения F_3 (табл. 2). Вероятно, неанализированные растения также проявили бы реакцию самостерильности. В пользу этого предположения говорит очень слабая продуктивность их. Отметим, что самонесовместимость, по крайней мере для большинства растений, не обусловлена стерильностью собственной пыльцы, так как преобладающая часть растений имела довольно высокий уровень фертильности пыльцы. Например, из 31 растения F_3 , изученного по этому признаку, 4 растения имели фертильность пыльцы 14—32%, 4—43—53%, а 23—66—96%.

Чем объяснить самофертильность F_1 в комбинации *glabratum*×*hirsutum* и возникновение в F_2 , наряду с самосовместимыми, и самонесовместимых растений? Чем, наконец, объяснить, полную самонесовместимость F_3 ? Считается, что у гибридов S_1S_2 , родители которых проявляют

Номера семей	Всего по семье					Самостерильные растения				Неанализированные растения			
	Число плодов на исследуемом растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении	число растений	из них без плодов	всего плодов	среднее число плодов на растении
71	70	5	4	4	0,8±0,8	5	4	4	0,8	0	—	—	—
73	200	3	0	96	32,0±27,9	3	0	96	32,0	0	—	—	—
76	54	3	2	2	0,7±0,7	3	2	2	0,7	0	—	—	—
78	80	10	5	5	5,2±2,5	8	5	45	5,6	2	0	7	3,5
80	570	19	6	1250	65,8±20,3	7	0	1065	152,1	12	6	185	15,4
Всего	40	17	—	—	20,9±14,0	26	11	—	38,2±28,5	14	6	—	9,5±5,9

двустороннюю совместимость, при самооплодотворении функциональна только пыльца, несущая S_f аллель [4, 5, 9, 12 и др.]. В соответствии с этим все потомство должно быть самофертильным, так как образуются генотипы $S_i S_f$ и $S_f S_i$ в равном количестве. Однако между *glabratum* и *hirsutum*, как известно, имеет место односторонняя скрещиваемость. Ввиду этого предполагается, что самосовместимость полученных гибридов (*glabratum* $\times$ *hirsutum*) может быть связана с взаимодействием s -аллелей. Вероятно, у этих гибридов усиление S_f -аллеля в пыльце или (и) ослабление S_i -аллеля в пестике в состоянии привести к эффекту самосовместимости [2]. Повышение самосовместимости по сравнению с отвергающим родителем ранее обнаружено у межвидовых гибридов *esculentum* $\times$ *hirsutum* и *esculentum* $\times$ *glabratum* [1].

Все растения F_2 , полученные от искусственного самоопыления самофертильных особей F_1 , должны быть самосовместимыми (при условии, что функциональна только пыльца S_f). Самофертильные растения F_2 , давшие начало поколению F_3 , могли иметь генотип $S_i S_f$ или $S_f S_i$. Очевидно, что оба генотипа при самооплодотворении должны привести к возникновению самофертильного потомства.

Однако полученные отношения и в F_2 , и в F_3 не соответствуют ожидаемым. Возможно, под влиянием S_f -аллеля в самооплодотворении принимает участие также пыльца с фактором S_i . Иначе говоря, пыльца гибридов *glabratum* $\times$ *hirsutum* показывает единую реакцию. Это значит, что пыльца с аллелями S_i и S_f имеет равную возможность принимать участие в самооплодотворении. В случае самооплодотворения F_1 и той и другой пылью в поколении F_2 на три самофертильных особи должна быть одна самостерильная. На самом же деле растения F_2 преимущественно самостерильные. Расщепление в F_2 гибридов *glabratum* $\times$ *hirsutum* на самосовместимые и самонесовместимые обна-

ружено также в опытах Мартина [13]. В наших опытах всего изучено 217 растений F_2 . Из них на самосовместимость проверено 182 растения. Из этого количества самосовместимыми были 63 растения, а самонесовместимыми—119. Значительную часть из 35-ти неанализированных растений, по-видимому, также следует относить к самостерильным. Основанием для этого служит то обстоятельство, что подобно многим самонесовместимым растениям неанализированные были бесплодны или малоурожайны. Считается, что слабая урожайность самонесовместимых растений здесь обусловлена относительной бедностью используемых выборок различными аллелями самонесовместимости (S_i).

Если даже допустить, что в самооплодотворении F_1 в основном участвует только S_i -пыльца, то и тогда количество самонесовместимых растений не должно быть больше половины. В действительности же мы обнаруживаем значительный избыток класса самостерильных растений в F_2 , а в F_3 все растения оказываются самостерильными. Возможно, что в F_2 — F_3 не все S_i -несущие растения обязательно оказываются самофертильными. Предполагается, что в определении уровня самосовместимости—самонесовместимости кроме локуса S участвует также остальной генотип гибридов. Допускается, что гибридные растения, имеющие в своем генотипе больше генетического материала *hirsutum*, будут проявлять реакцию самонесовместимости. Очевидно, определенную роль в проявлении реакции самосовместимости—самонесовместимости играет также инбридинг. Можно сказать, что F_2 соответствует первому инбредному поколению, а F_3 —второму. Депрессия инбридинга ранее обнаружена у *glabratum* [3], а *hirsutum* в основном вообще полностью самостериллен и, значит, относится к аутбредным формам. Понятно, что самоопыление гибридов *glabratum*×*hirsutum* приведет к более сильной инбредной депрессии, чем у *glabratum*. Гомогенизация гибридов по рецессивным генам под действием инбридинга, в особенности тех экземпляров, которые генотипически ближе к *L. hirsutum*, будет обуславливать падение плодообразования при естественном опылении и особенно при самоопылении. В результате часть гибридных растений, обладающих аллелем самофертильности S_i , будет проявлять эффект самостерильности. Следует поэтому предположить, что значительное численное превосходство самостерильных растений над самофертильными может иметь место и в случае, когда при самооплодотворении гетерозиготы S_iS_i будет функционировать только пыльца с фактором S_i .

Вследствие указанных причин полученные отношения самофертильных растений к самостерильным будут отклоняться от теоретически ожидаемых.

ԻՆՔՆԱՀԱՄԱՏԵՂԵԼԻՈՒԹՅԱՆ ԺԱՌԱՆԳՈՒՄԸ
LYCOPERSICON HIRSUTUM -Ի ՆԵՐՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ՀԻՔՐԻԳՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ա. Մ. ԱՂԱՋԱՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են վայրի տեսակ *L. hirsutum*-ի ինքնահամատեղելի և ինքնաանհամատեղելի ձևերի խաչաձևումից ստացված հիբրիդների երկրորդ և երրորդ սերունդները: F_2 սերնդում բույսերի մի մասը ինքնաֆերտիլ էին: F_2 -ի բույսերի մեծ մասը և F_3 սերնդում անալիզված բոլոր բույսերը ինքնաստերիլ էին: Ենթադրվում է, որ S_iS_f հետերոզիգոտ բույսերի կողմից արտադրվող ծաղկափոշին ունի միատեսակ ռեակցիա, այսինքն S_i և S_f փոշենհատիկները հավասար հնարավորությոն ունեն մասնակցելու ինքնաբեղմնավորմանը: Հնարավոր է նաև, որ S_iS_f հետերոզիգոտների ինքնաբեղմնավորման պրոցեսում կարող է մասնակցել միայն S_f ֆակտորով փոշին: Ենթադրվում է, որ ինքնահամատեղելիության-ինքնաանհամատեղելիության ռեակցիայի արտահայտման մեջ որոշակի դեր ունի նաև ինբրիդինգը:

TSE INHERITANCE OF SELE-COMPATIBILITY IN INTRASPECIFIC
HYBRIDS *LYCOPERSICON HIRSUTUM*

A. M. AGHADJANIAN

F_2 and F_3 hybrids received from crossing between two forms of wild species *L. hirsutum*-self-compatible *glabratum* and self-incompatible *hirsutum* has been studied. A part of plants in F_2 generation has turned to be self-fertile. A prevalent part of F_2 plants and all analysed plant of F_3 have been self-sterile. It is supposed that pollens of heterozygous plants S_iS_f have similar reaction, i. e. the pollen grains with S_i and S_f alleles have equal possibility to participate in self-fertilization. It is possible that under self-fertilization of heterozygotes S_iS_f only the pollen with S_f -factor is functioning. It is supposed that a definite role in self-compatibility-self-incompatibility reaction plays inbreeding.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении. В печати.
3. Навасардян Е. М., Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 8, 862—868, 1978.
4. Abdalla M. M. F. Vulagen van Landbouw kundige Onderracinge, 748, 213, 1970.
5. Abdalla M. M. F., Hermesen J. G. Th. Euphytica, 21, 1, 32—47, 1972.
6. East E. M. Genetics, 4, 341—345, 1919.
7. Faberge A. C. J. Genet., 46, 125—129, 1944.
8. Grun P., Radlowe. Heredity, 16, 2, 137—143, 1961.
9. Hardon J. J. Genetics, 57, 4, 795—808, 1967.
10. Harrisen B. J., Darby L. A. Nature, 176, 982, 1955.
11. Herrmann H. Biol. Zbl., 92, 6, 773—777, 1973.
12. Lewis D., Grove L. K. J. Heredity, 12, 2, 233—256, 1958.
13. Martin F. W. Genetics, 50, 3, 459—469, 1964.
14. Pandey K. K. Amer. J. Bot., 49, 874—882, 1962.

РЕФЕРАТ

УДК 612.821.6

ВЛИЯНИЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ ХВОСТАТЫХ ЯДЕР НА
ФОРМИРОВАНИЕ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОГО
ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

К. Ц. ГЕВОРКЯН

Хвостатое ядро принимает непосредственное участие в регуляции двигательной активности и в высших интегративных функциях мозга. В литературе накопилось много фактов относительно участия его в условнорефлекторной деятельности, однако роль его до конца не выяснена. В данной работе изучалось влияние электролитического билатерального повреждения хвостатых ядер на выработку и сохранность условных двигательных пищевых рефлексов с выбором стороны подкрепления у кошек.

Условные рефлексы вырабатывались на 12 кошках по методике, разработанной Л. С. Гамбаряном с соавт. Результаты опытов верифицировались морфологически и обрабатывались статистически.

Опыты показали, что билатеральное повреждение хвостатого ядра приводит к глубоким нарушениям в условнорефлекторной деятельности животных. Это выражается в том, что у облученных животных после операции происходит полная дезинтеграция условнорефлекторной деятельности. Правильный выбор стороны пищевого подкрепления на условные сигналы страдает на 35—40%, латентные периоды условных реакций возрастают примерно вдвое. Происходит усиление межсигнальной активности. У животных на фоне общей повышенной двигательной активности наблюдается автоматизм в выполнении условной реакции.

Повреждение хвостатого ядра сказывается также на выработке условного рефлекса. По сравнению с интактными животными скорость выработки у оперированных возрастает примерно втрое. Правильный выбор стороны подкрепления достигает лишь 53,2% через 2—2,5 месяца обучения.

Полученные данные позволяют предположить, что сохранность хвостатых ядер необходима для осуществления сложных форм условнорефлекторной деятельности и адаптивного поведения животных.

8 с. Табл. 2. Библиогр. 20 назв.

Институт зоологии АН АрмССР

Поступило 19.IV 1980 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИИ

РЕФЕРАТ

УДК 543.70

ГИСТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСТНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СЕМЕННИКОВ У ПОЛУТОНКОРУННЫХ БАРАНОВ НОВОГО ТИПА

В. Е. КАДІЛОВ

Исходя из того, что имеются породные различия во времени наступления половой зрелости баранов, мы поставили перед собой задачу изучить развитие гистостроения семенников у полутонкорунных баранов нового типа, разводимых в условиях Ширакской зоны республики, с целью определения срока наступления их половозрелости и возможности раннего использования

Материал из семенников, полученный в результате кастрации новорожденных, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8-месячных баранчиков, подвергался обработке по общепринятой гистологической методике.

Семенник у новорожденных баранчиков покрыт белочной оболочкой, состоящей по периферии из плотно расположенных коллагеновых волокон, которые в глубьлежащих слоях располагаются более рыхло.

Строма семенника состоит из рыхлой и, частично, из ретикулярной соединительной ткани. У новорожденных баранчиков остов семенника хорошо выражен и соотношение стромы к паренхиме составляет 1,4:1.

Основную массу клеток извитых семенных канальцев составляют опорные—сустентоциты, имеющие базальное расположение. Цитоплазма сустентоцитов в виде нежной мелкозернистой сети полностью заполняет просвет канальца. В центре канальцев располагаются первичные сперматогонии, которые характеризуются заметной анизоморфией. Диаметр извитых семенных канальцев у новорожденных баранчиков равен 33,6 мкм.

До трехмесячного возраста существенных изменений в гистоструктуре семенников не наблюдалось.

В трехмесячном возрасте основная масса сперматогоний имеет базальное расположение. Клетки Лейдига встречаются редко. К четырехмесячному возрасту диаметр канальцев увеличивается до 57,2 мкм, соотношение стромы к паренхиме уже в пользу последней 1:2,1. Сертолиевые клетки приобретают свою типичную форму. Появляется просвет в канальцах. Стенка канальцев становится двурядной.

У пятимесечных баранчиков все каналы имеют просвет, и в них наблюдается формирование сперматоцитов 1 порядка и их переход в сперматоциты 2 порядка. В шестимесячном возрасте процесс сперматогенеза достигает стадии формирования сперматозоидов, однако их количество еще не велико. Каналы диаметром 129 мкм плотно прилегают друг к другу, окружены узкими прослойками соединительной ткани. У баранчиков семимесячного возраста характерным является то, что во всех каналах протекает интенсивный сперматогенез, который завершается формированием большого количества сперматозоидов. Диаметр семенных канальцев равен 137,7 мкм.

Таким образом, наши исследования показали, что к семенному возрасту полутонкорунные баранчики нового типа имеют вполне развитые семенники с активно протекающим завершенным сперматогенезом, что подтверждает возможность их раннего использования.

8 с., илл., библиогр. 8 назв.

Арм. научно-исследовательский институт
животноводства и ветеринарии

Поступило 1.IX 1980 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИННИТИ

РЕФЕРАТ

УДК 595.772

МОРФОЛОГИЯ ГРУДИ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ РОДОВ
СЛЕПНЕЙ (DIPTERA, TABANIDAE).

А. Е. ТЕРТЕРЯН

Изучались структуры эндоскелета и отчасти экзоскелета у 13 палеарктических родов слепней: р.р *Pangonius* Latr. *Silvius* Mg., *Nemorius* Rond., *Chrysops* Mg., *Dasyramphus* End., *Philipomyia* Ols., *Nannorhynchus* Ols., *Haematopota* Mg., *Therioplectes* Zell, *Hybomitra* End., *Atylotus* O. S., *Tabanus* L., *Heptatoma* Mg.

Впервые в сравнительно-морфологическом плане рассматриваются структуры торакса слепней, в частности его эндоскелет. Приводятся данные о внешней морфологии переднегруди, среднегруди и заднегруди. Особенно подробно разбирается внутренняя структура эндоскелета торакса (на переднегруди: грудная фрагма, ее дорсальные и вентральные склериты, пробазистернум со склеритами, простернальный апофиз с придатками; на среднегруди: мезоплевральные апофизы, базальная аподема; на заднегруди: строение фурки). В статье каждый род в отдельности подробно характеризуется по структурам эндоскелета. В результате исследования мы пришли к следующим выводам. Форма пробазистернума у рода *Pangonius* округлая (базистернум небольшой, базистернеллум разделен на две части). Склеротизация пробазистернума у этого рода распространяется по краям пластинки; сходных примеров среди других групп слепней нет. Наибольшие структурные отличия отмечаются в эндоскелете переднеспинки рода *Heptatoma*. По ряду признаков этот род также резко обособляется от других палеарктических родов слепней. В морфологии эндоскелета переднегруди родов *Silvius*, *Nemorius*, *Chrysops* (относительно более продвинутых группах по сравнению с р. *Pangonius*) обнаружено сращение прекоксального склерита с передне-боковыми краями пробазистернума. Имеются отличия и в строении верхнего склерита пробазистернума. Все это заставляет нас думать о неоднородности трибы *Chrysopsini*. Разбирается также морфология склеритов переднегруди у родов, входящих в подсемейство *Tabaninae*. В разных группах этого подсемейства отмечается неодинаковое строение эндосклеритов, входящих в комплекс пробазистернума.

В сравнительных целях было предпринято изучение строения эндоскелета у 4-х семейств двукрылых, близкородственных сем. *Tabanidae*: *Athericidae*, *Stratiomyidae*, *Xylophagidae*, *Rhagionidae*, которые по совокупности признаков объединяются в надсемейство *Tabanidea*. У этих семейств обнаруживается сходство со слепнями в строении передней фрагмы переднегруди. Мезостернальные апофизы среднегруди (с двумя полостями каждая) и форма фурки заднегруди удивительно сближают слепни с семейством *Athericidae*. По другим важным признакам вышеупомянутые семейства значительно отстоят от семейства *Tabanidae*.

Мы рассмотрели также строение хоботка ротового аппарата слепней. Выявлены различия в их строении, расположении и количестве склеротизированных структур у отдельных групп.

63 с. Табл. 1. Илл. 26. Библиогр. 11 назв.

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 2.IX 1980 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИННИТИ

РЕФЕРАТ

УДК 581.12

ОБ АМИНОКИСЛОТНОМ СОСТАВЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН
РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ТОМАТА

Г. А. ГРИГОРЯН

Период репродуктивного развития характеризуется резкими сдвигами в накоплении пластических веществ в различных органах растений. В этой связи важную роль приобретает изучение качественного и количественного состава свободных аминокислот в плодах и семенах, поскольку эти показатели могут быть существенными в определении сортовых особенностей растений. Учитывая это обстоятельство, изучалось качество и содержание свободных аминокислот в красных плодах, а также семенах томатов в связи с ранне- или позднеспелостью растений.

Объектом исследований служили раннеспелый сорт Аракс-322, среднеспелый Масис-202 и позднеспелый Штамбовый-152.

Исследования выявили идентичный набор свободных аминокислот в плодах Аракс-322 и Масис-202. В плодах же позднеспелого Штамбовый-152 установлено наличие еще одной аминокислоты (триптофана).

Количество указанных соединений превалировало в плодах Аракс-322, а самые низкие показатели были выявлены у позднеспелого Штамбовый-152 (на 14% ниже по сравнению с Аракс-322 и на 12,2% ниже, чем у Масис-202).

Большой набор свободных аминокислот был обнаружен в семенах изученных сортов томата. К тому же качественный состав этих соединений был почти аналогичен таковым у плодов. С другой стороны ранне- или позднеспелость почти не играли роли в их качественном составе. В противоположность этому сортовая разнокачественность выявлялась в количестве аминокислот в семенах. Теперь уже наименьшая их сумма обнаруживалась у раннеспелого сорта Аракс-322, наибольшая—у позднеспелого Штамбовый-152.

Проведенные исследования позволяют заключить, что одним из характерных признаков ранне-, средне- или позднеспелости томатов является в основном количество свободных аминокислот в плодах и семенах. Что касается качественного их состава, то этот показатель мало меняется в сортовом разрезе. Кроме того, он почти одинаков как для плодов, так и для семян растений томатов.

7 с., 2 табл., библиогр. 16 назв.

Республиканская селекционно-семеноводческая станция
овощных и бахчевых культур МСХ АрмССР

Поступило 2.IX 1980 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИННИТИ