

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Издаётся с 1919 года
Айастані кенсабанакан андес,
выходит 12 раз в год
на армянском и русском языках

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

Խմբագրական խորհուրդ՝ Ն. Ն. Ակրամովսկի, Վ. Շ. Աղաբաբյան, Հ. Ս. Ավետյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (խորհրդի նախագահ), Գ. Ն. Բաբայան, Ս. Ա. Բակունց, Ա. Լ. Քախաթյան, Պ. Ա. Խուրշուդյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, Լ. Լ. Հովսեփյան, Լ. Ս. Ղամբարյան, Ա. Ա. Մաթևոսյան, Մ. Խ. Չալիխյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ե. 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. Мовсесян.

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

Առ 407

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆՐԱՅ

Հիմնադրվել է 1946 թ.

Հրատարակվում է տարեկան 12 անգամ

Հատոր XXXV, № 8

ԵՐԵՎԱՆ

Օգոստոս, 1982 թ.

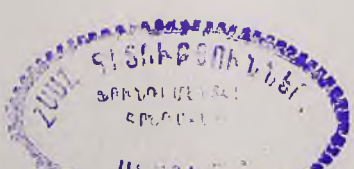
Բ Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Թ Յ ՈՒ Ն

Փորձառական

Տետրաէդրոն-Բաբայան Դ. Ն., Սիմոնյան Ս. Ա. Աստղածաղիկների սեպտորիոզների հարուցիչների տեսական կազմը	601
Արաւանյան Ս. Ս., Գալոյան Ա. Ա. Անոթայայնի C նեյրոհորմոնի ադրենոկորտիկոնը առնետների սրտի պարարտ բշիշները վրա	606
Հակոբյան Ժ. Ի., Աբրամով Ռ. Ե. Մի շղթայանոց նուկլեինային թթուների սպեցիֆիկ նուկլեազների սուբստրատային սպեցիֆիկության ուսումնասիրության որոշ հարցեր Ստեփանյան Լ. Հ. Կատեխոլամինների պարունակությունը և մոնոամինօքսիդազայի ակտիվությունը գլխուղեղի սինապտոսոմներում ԿՆՀ տարբեր ֆունկցիոնալ վիճակներում	611
Գևորգյան Ժ. Ս., Հովհաննիսյան Ա. Ս., Ֆատալովա Ի. Ռ. ԱՏՑ-ի ադրենոկորտիկոնը մի շարք Լ-ամինաթթուներից ամիակի և գլուկոզայի առաջացման վրա երկկամի կեղևային շերտում մալեինաթթվային ախտահարման դեպքում	621
Դավթյան Մ. Ա., Աղաջանյան Ա. Խ., Գասպարյան Խ. Գ. Արզիւնազայի և պրոլինի բիոսինթեզի ֆերմենտների փոխադարձ կապը անձրեղորդի Lumbricus terrestris տեսակի ռեգեներացիայի ժամանակ	626
Պողոսյան Կ. Ս., Հարությունյան Է. Ա., Սկյարովա Ի. Ա. Խաղողի Սպիտակ Արաքսների և ներկենի սորտերի պոտենցիալ և պրակտիկ պտղաբերությունը	631
Մարտիրոսյան Ս. Ա., Մարգարյան Ա. Ա., Դանիելյան Ա. Գ. Ազոտային փոխանակությունը ծիրանենու մոտ	636
Բաղդասյան Ա. Ն., Գալստյան Ա. Շ. Լեռնա-անտառային հողերի ֆերմենտային բնութագիրը	640
Աբրահամյան Ս. Ա., Բաղդասյան Ն. Ն. Հողերի ֆերմենտային ակտիվությունը և հումիւնաթթուների փոխհարաբերությունը	645
Դրիգաշյան Կ. Վ. Մանր մետաղների ադրենոկորտիկոնը հողի ֆերմենտների ակտիվության վրա	649
Արազյան Ս. Մ. Հանքային պարարտանյութերի արդյունավետությունը կարտոֆիլի վրա՝ Արարատյան հարթավայրի մելիորացված աղուտ ալկալի հողերի պայմաններում	653
Սաղաթելյան Ա. Ա., Ֆայվաշ Գ. Մ. Մեղրիի և Շիրակի ֆլորաների ցեղային սպեկտրները և աշխարհագրական էլեմենտները	656
Ղազարյան Վ. Վ., Զաֆարյան Ս. Հ., Հովհաննիսյան Լ. Ն. Ազոտային և ֆոսֆորային միացությունների ածխաջրերի սեզոնային դինամիկան ինտրոդուկցված ծառատեսակների արմատներում	661
Դավթյան Լ. Լ. Սևանի ավազանի սովորական և ձյան դաշտամկների մորֆոֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունները	667

Համառոտ հաղորդումներ

Ռունիսյան Գ. Հ., Մելիքյան Ա. Մ. Mg իոնների ադրենոկորտիկոն ուղեղի թթվային ֆոսֆատազայի վրա	678
Ղամբարյան Պ. Պ., Թադևադյան Ա. Գ., Ղամբարյան Կ. Պ. Ֆլորիստիկական հայտնաբերումներ Սևանա լճի ավազանից	679



СОДЕРЖАНИЕ

Экспериментальные

Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Симонян С. А. Видовой состав возбудителей септориозов астр	601
Абрамян С. С., Галоян А. А. Воздействие коронарорасширяющего нейrogормона С на тучные клетки сердца крыс	606
Акопян Ж. И., Абрамов Р. Е. Некоторые вопросы изучения субстратной специфичности нуклеаз, гидролизующих одонитевые полинуклеотиды	611
Степанян Л. А. Содержание катехоламинов и активность моноаминоксидазы в синапсоммах головного мозга при различных функциональных состояниях ЦНС	621
Геворкян Ж. С., Оганесян А. С., Фаталова И. Р. Влияние АТФ на образование аммиака и глюкозы из ряда L-аминокислот в корковом слое почек при их поражении малеиновой кислотой	626
Давтян М. А., Агаджанян А. Х., Гаспарян Х. Г. Взаимосвязь аргиназы и ферментов биосинтеза пролина кишечника при регенерации дождевого червя <i>Lumbricus terrestris</i>	631
Погосян К. С., Арутюнян Э. А., Склярова И. А. Потенциальная и практическая плодоносность гинограда Спитак Араксени и Неркени	636
Марутян С. А., Маргарян А. А., Даниелян С. Г. Изменение обмена азотистых соединений у абрикоса	640
Баграмян А. Н., Галстян А. Ш. Ферментативная характеристика горных лесных почв	645
Абрамян С. А., Бадалян Е. Н. Ферментативная активность и соотношение гумусовых кислот почв	649
Григорян К. В. Влияние ионов тяжелых металлов на активность ферментов почв	653
Аразян С. М. Эффективность минеральных удобрений под картофель на мелиорированных солонцах-солончаках Араратской равнины	656
Сагателян А. А., Файзуш Г. М. Родовые спектры и географические элементы флор Мегри и Ширака	661
Казарян В. В., Закарян С. О., Оганесян Л. Н. О сезонной динамике углеводов азотистых и фосфорных соединений в корнях древесных интродуцентов	667
Давтян Л. Л. Морфофизиологические особенности снежной и обыкновенной полевков Севанского бассейна	672

Краткие сообщения

Бунятян Г. Г., Меликян А. М. Действие ионов Mg на кислую фосфатазу мозга	678
Гамбарян П. П., Барсамян А. Г., Гамбарян К. П. Флористические находки в бассейне озера Севан	679

ACADEMY OF SCIENCES OF THE ARMENIAN SSR BIOLOGICAL JOURNAL OF ARMENIA

Founded in 1946

Volume XXXV, № 8

YEREVAN

12 issues per year

August, 1982

C O N T E N T S

E x p e r i m e n t a l

<i>Teterukhova-Babayan D. N., Simonian S. A.</i> Species of <i>Septoria</i> on <i>Aster L</i> and <i>Callistephus Cass.</i>	601
<i>Abramian S. S., Galoyan A. A.</i> The Influence of the Coronarodilative Neurohormone "C" on Mast Cells of the Rat's Heart	606
<i>Akopian J. I., Abramov R. E.</i> Some Problems of Study of Substrate Specificity of Single-Strand Nucleases	611
<i>Stepanian L. H.</i> Catecholamine Content and Monoaminooxidase in the Brain Sinaptosomes at Different Functional States of the Central Nervous System	621
<i>Gevorkian J. S., Oganesian A. S., Fatalova I. R.</i> The Effect of ATP on the Production of Ammonia and Glucose from Some L-aminoacids in Renal Cortex upon its Damage by Maleic Acid	626
<i>Davtian M. A., Agadjanian A. Kh., Gasparian Kh. G.</i> Reciprocity of Arginase and Enzymes of Proline Biosynthesis in the Intestines during [Earthworm <i>Lumbricus terrestris</i> Regeneration	631
<i>Pogosian K. S., Harutyunian E. A., Sklyarova I. A.</i> Potential and Practical Fertility of Spitak Arakseny and Nerkeny Vine Variety	636
<i>Marutian S. A., Margarian A. A., Daniellian S. G.</i> Nitrogen Interchange in Apricot Trees	640
<i>Bagramian A. N., Galstian A. Sh.</i> The Fermentative Diagnosis of Mountainous Forest Soils	645
<i>Abramian S. A., Badalian Ye. N.</i> Fermentative Activity and Correlation of Soil Humus Acids	649
<i>Grigorian K. V.</i> The Influence of Heavy Metals on the Activity of Soil Ferments	653
<i>Arazian S. M.</i> The Effectiveness of Mineral Fertilizers on the Potatoes of the Reclaimed Solonetz-Solonchaks of the Ararat Plain	656
<i>Sagatelian A. A., Fajvush G. M.</i> The Comparative Analysis of Meghri and Shirag Floras (the generical spectra and geographical elements)	661
<i>Kazartan V. V., Zakharian S. O., Hovanesian L. N.</i> On the Seasonal Dynamics of Carbo-hydrates, Nitrogen and Phosphorus Combinations in the Roots of Wood Introductions	667
<i>Davtian L. L.</i> Morphophysiological Peculiarities of Snow and Common Vole of the Lake Sevan Basin	672

Short Communications

<i>Bunatian G. G., Melikian A. M.</i> The Effect of Mg Ions on the Brain Acid Phosphatase	678
<i>Gambarian P. P., Barsamian A. G., Gambarian E. P.</i> Floral Finds of the Lake Sevan Basin	679

УДК 582.28

ВИДОВОЙ СОСТАВ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ СЕПТОРИОЗОВ АСТР

Д. Н. ТЕТЕРЕВНИКОВА-БАБАЯН, С. А. СИМОНЯН

На представителях астр до сих пор известно 8 видов *Septoria*, из них в СССР встречается 7 видов, а 3 распространены в Армении; в ботанических садах и парках чаще всего встречается и вредит вид *S. tharpiana* (Tharp.) Trotter, а также *S. astericola* Ell. et Ev. Составлен ключ для определения видов *Septoria* на этих растениях, основанный на характере вызываемых ими на листьях пятен и на особенностях строения их конидий.

Ключевые слова: астры, септориоз

В результате многолетней работы по изучению микрофлоры Армянской ССР, а также при детальном просмотре видов *Septoria* на астрах в крупнейших микологических гербариях СССР и по литературным данным установлено, что на них до настоящего времени выявлено 8 возбудителей септориозов. Из них 7 видов отмечены также и в СССР и 3 — в Армянской ССР. Все эти виды довольно близки по своей морфологии, но отличаются по приуроченности к родам *Aster* и *Callistephus*, по окраске и форме пятен, вызываемых ими на листьях и по некоторым особенностям строения конидий. Нами составлен ключ для определения всех 8 видов *Septoria* на астрах и приведены их дополненные и исправленные описания и рисунки конидий.

Ключ для определения видов *Septoria* на астрах.

A. На видах *Aster* L.

- I. Пятна кофейного цвета с коричневой каймой *S. astericola* Ell. et Ev.
- II. Пятна темно-пурпуровые или пурпурово-бурые
 - а) конидии от тонко- до толстоцилиндрических, длиной от 100 мкм и больше, со многими перегородками *S. asterina* Tharp.
 - б) конидии от тонконитевидных до тонкоцилиндрических, длина не достигает 100 мкм и сильно варьирует, перегородок нет *S. atro-purpurea* Peck.
- III. Пятна бурые, черно-бурые или охряные
 - а) конидии утончающиеся к концам
 - 1. конидии тонкоцилиндрические *S. asterum* Moesz et Smarods
 - 2. конидии нитевидные *S. tatarica* Syd.
 - б) конидии с закругленными концами

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. конидии нитевидные, длина их
100 мкм и больше | <i>S. tharpiana</i> (Tharp.) Trotter |
| 2. конидии цилиндрические, дли-
ной до 50 мкм | <i>S. punicea</i> Peck. |
| Б. На видах <i>Callistephus</i> Cass. | <i>S. callistephi</i> Glover |

Данные по отдельным видам *Septoria* на астрах

S. astericola Ell. et Ev.— Journ. of Myc., 1889, 150; [12] X, 1892, 371; [11], 1917; 98.

Пятна круглые или овальные, 3—5 мм в диаметре, иногда сливаются, с кофейной каймой. Пикниды редкорассеянные на верхней поверхности листа, шаровидные, диам. 55—125 мкм, погруженные, потом прорываются выпуклым устьищем, бурые, с оболочкой плектенхиматического строения. Конидии—тонконитевидные, прямые или изогнутые, без перегородок или с неясными, некоторые—с каплями жира, с закругленными концами, 20—45×1—1,5 мкм. (рис 1.).

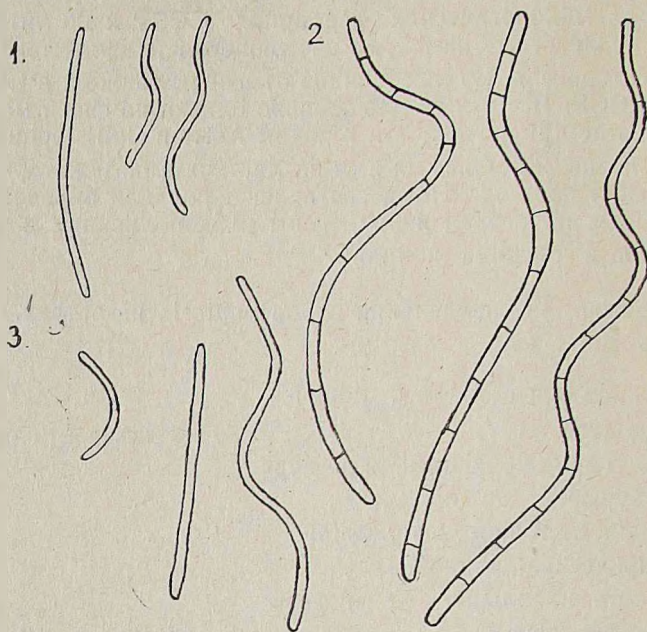


Рис. 1. Конидии видов *Septoria*, распространенных на астрах в СССР: 1. *Septoria astericola* Ell. et Ev.; 2. *S. asterina* Tharp.; 3. *S. atro-purpurea* Peck.

Распространение в СССР: на *Aster amelloides* Bess., *A. ibericum* Bieb., *A. novi-belgii* L., *A. scaber* Thunb., *Aster* sp.— РСФСР: Липецк, Воронежск., Уссурийск. обл., Приморск. кр., Северо-Осетинск., Кабардино-Балкарск. АССР; Украинская, Армянская, Молдавская ССР [1, 4, 5, 7—10] (герб. БИН и ВИЗР).

Общее распространение: Румыния, СССР, Япония, США.

S. asterina Tharp. — Mycologia, IX, 1917: 122; [12], XXV, 1931 414; [2], 1948: 196.

Пятна угловатые, темно-пурпуровые, в центре серовато-коричневые, диам. до 1,5 мм, иногда сливаются и охватывают целые листочки. Пик-

ниды на обеих поверхностях листа, рассеянные, полупогруженные, грушевидные или конусовидные, черные, с маленьким круглым устьищем и оболочкой из плектенхиматической ткани, размер пикнид $130-220 \times 110-175$ мкм. Конидии толстые, червеобразно или волнисто-изогнутые, с закругленными концами, со многими перегородками, $100-120 \times 2-5$ мкм.

Распространение в СССР: на *A. drummondii* Lindl. ex Hook, *A. lautoreanus* (Deb.) Franch., *Aster* sp.—РСФСР: Амурск. обл., Приморск. кр. [3]; Эстонская ССР [2].

Общее распространение: СССР, США.

S. atro-purpurea Peck.—33 Rpt. N. I., St. Mus., 25; [12], III, 1884:549; [5], V, 1971:506.

Пятна кругловатые, пурпурово-бурые, в центре бледнее, иногда сливаются. Пикниды на верхней поверхности листа сгруппированы в центре пятна, полупогруженные, шаровидные с небольшим устьищем, с оболочкой невятной структуры. Конидии нитевидные или тонкоцилиндрические, варьирующей длины, прямые или изогнутые, без перегородок, с закругленными концами, $16,5-75 \times 1-2$ мкм, выходят из пикнид белыми усиками.

Распространение в СССР: на *Aster* sp.—Украинская ССР [5].

Общее распространение: СССР, Румыния, США.

S. asterum Moesz et Smarods—[12], XXIV, 1926: 61.

Пятна редкорассеянные, угловатые, ограниченные жилками, не зональные, диам. $1-2$ мм, при слиянии до 7 мм, бурые без каймы. Пикниды на верхней поверхности, полупогруженные, вздутые, с тонкой оболочкой плектенхиматического строения, бурые, шаровидные, диам. $67-83$ мкм с небольшим выпуклым устьищем. Конидии тонкоцилиндрические, прямые или изогнутые, с утонченными концами, без капель, с 3 перегородками, $32-42 \times 2$ мкм. (рис. 2).

Распространение в СССР: на *A. novae-angliae* L.—Латв. ССР (герб. БИН).

Общее распространение: Венгрия, СССР.

S. tatarica Syd.—Ann. Mycol., XII, 1914; 167.

Пятна бурые, круглые, сплошные, без каймы. Пикниды на верхней поверхности, скученные, мелкие, темно-коричневые. Конидии нитевидные, слабоизогнутые, с утончающимися концами, $22-40 \times 1$ мкм.

В СССР не обнаружен, отмечен в США на *A. tataricum* L. (l. c.).

S. tharplana (Tharp.) Trotter—[12], XXV, 1931:414.

Syn.: *S. angularis* Tharp.—Mycologia, IX, 1917:121.

Пятна угловатые, ограниченные жилками, потом бледнеющие. Пикниды на верхней поверхности листа, бледно-бурые, рассеянные, грушевидные, полупогруженные, прорываются черным устьищем, с плектенхиматической оболочкой. Конидии цилиндрические, изогнутые, с закругленными концами, с несколькими перегородками и капельками жира, зеленоватые, $35-50 \times 2-3$ мкм.

Распространение в СССР: на *A. drummondii* Lindl. ex Hook, *A. ibericum* Bleb., *Aster* sp.—РСФСР: Мурманск. обл., Эстонск. ССР [2, 3].

Общее распространение: СССР США.

S. punicei Peck.— 38 Rpt., N. I. St. Mus., 7; [12], X, 1892:371.

Пятна неопределенной формы, 4—8 мм, буро-черные или охряно-коричневые. Пикниды на нижней поверхности листа, рассеянные, полупогруженные, шаровидные, с оболочкой невнятного строения, с маленьким выпуклым устьцем, бурые. Конидии нитевидные, гибкие, без перегородок, с закругленными концами, $100-110 \times 1-1,5$ мкм.

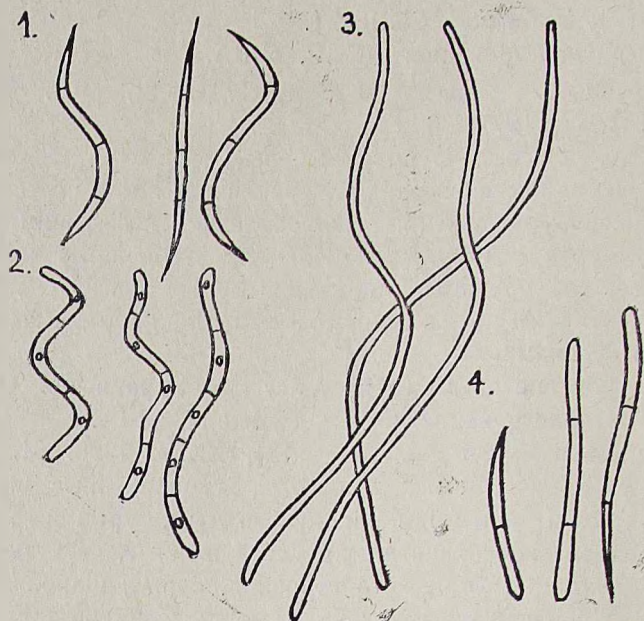


Рис. 2. Конидии видов *Septoria*, распространенных на астрах в СССР:

1. *S. asterum* Moesz. et Smarods; 2. *S. tharplana* (Tharp.) Trott;

3. *S. punicei* Peck; 4. *S. callistephi* Gloyer.

Распространение в СССР: на *A. dahuricum* Benth. et Baber — Киргизская ССР [6].

Общее распространение: СССР, США.

На видах *Callistephus* Cass,

S. callistephi Gloyer — *Phytopathology* XI, 1, 1921:50.

Пятна охряные, округлые или угловатые, овальные, без каймы, диам. 0,5—1 см, часто сливаются, охватывая большие участки листа. Пикниды на верхней поверхности листа, группой в центре пятна, погруженные, прорываются круглым устьцем диам. 10—15 мкм, шаровидные, диам. 80—110 мкм, с бурой плектенхиматической оболочкой. Конидии цилиндрические, слабоизогнутые, с закругленными концами (у некоторых один приострен), с 1—2 перегородками, $27-50 \times 2-3$ мкм.

Распространение в СССР на *Callistephus chinensis* Nees. — Армянская ССР (Симонян).

Общее распространение: Румыния, Франция, СССР, Япония, США.

Ереванский государственный университет,
Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 12.IV.1982 г.

ԱՍՏՂԱԾԱՂԻԿՆԵՐԻ ՍԵՊՏՈՐԻՈՋՆԵՐԻ ՀԱՐՈՒՑԻՉՆԵՐԻ
ՏԵՍԱԿԱՅԻՆ ԿԱԶՄԸ

Դ. Ն. ՏԵՏԵՐԵՎՆԻԿՈՎԱ-ԲԱԲԱՅԱՆ, Ս. Ա. ՍԻՄՈՆԻԱՆ

Հայկական ՍՍՀ միկոֆլորայի բազմամյա ուսումնասիրության արդյունքների, Սովետական Միության խոշորագույն հերբարիումներում առկա՝ աստղածաղիկների մակաբույծ *Septoria* սնկի տեսակների և գրական տվյալների համադրությամբ հաստատված է, որ առայժմ հայտնի է 8 տեսակ, որից՝ 7 արձանագրված է Սովետական Միությունում, 3՝ Հայկական ՍՍՀ-ում:

Բուսաբանական այգիներում և զբոսայգիներում ավելի հաճախ հանդիպում և վնասում է *Septoria tharpiana* (Tharp) Trotter և *S. astericola* Ell. et Ev.: Կազմվել է այդ բույսերին վարակող *Septoria* տեսակները որոշելու բանալի՝ հիմնված տերևների վրա առաջացած բծավորությունների բնույթի և կոնիդիումների կառուցվածքի առանձնահատկությունների վրա:

Հոդվածում բերվում են *Septoria* ցեղի քննարկվող բոլոր տեսակների մանրամասն նկարագրությունները:

SPECIES OF SEPTORIA ON ASTER L.
AND CALLISTEPHUS CASS

D. N. TETEREVNIKOVA-BABAYAN, S. A. SIMONIAN

Long-standing mycofloristical investigations in the Armenian SSR, detailed studies of all the *Septoria*-species on *Aster* and *Callistephus* preserved in the herbariums of the USSR as well as the examination of the data from literature showed that 8 species of this genus are up to now registered on these plants. 7 of these species in the USSR and 3 in Armenia are enregistered, where the most harmful species in Botanical gardens and parks are found.

A key for identification of *Septoria* species occurring in *Aster* is composed using as the criteria for its construction the specialisation of *Septoria* species to different host plants, the nature and disposition of spots caused by the pathogens on leaves and particularities of the conidia morphology. Detailed complemented descriptions of all the discussed species are given.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бабаян Д. Н., Савинцева З. Д. Уч. записки Ереванского госуниверситета. Серия естеств. наук, вып. 3, 1972.
2. Марланд А. Х. Критический обзор рода *Septoria* применительно к флоре Эстонии. Тарту, 1948.
3. Нелен Е. С. Определитель пикнидиальных грибов Дальнего Востока. 1973 (рукопись, с разрешения автора).
4. Николаев М. И., Алферова В. Н. Микология и фитопатология, 5, 5, Л., 1971.
5. Определитель грибов Украины (на укр. яз.). Киев, 3, 1971.
6. Поспелов А. Г., Запрометов Н. Г., Домашова А. А. Грибная флора Киргизской ССР, Фрунзе, 1957.

7. Попушой И. С., Милько А. А. Уч. записки Кишиневского университета. Кишинев 23, 1, 1956.
8. Симонян С. А. Паразитные грибы на растениях ботанических садов и парков Армянской ССР. Ереван, 1965.
9. Симонян С. А. Микофлора ботанических садов и дендропарков Армянской ССР. Ереван, 1981.
10. Тетереаникова-Бабян Д. Н. Обзор грибов из рода *Septoria* на культурных и дикорастущих растениях Армянской ССР. Ереван, 1962.
11. Ячевский А. А. Определитель грибов. II, С—Петербург, 1917.
12. Saccardo P. A. Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. 10, 1892, 24 1926, 25, 1931.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 616.12—091.811

ВОЗДЕЙСТВИЕ КОРОНАРОРАСШИРЯЮЩЕГО НЕЙРОГОРМОНА С НА ТУЧНЫЕ КЛЕТКИ СЕРДЦА КРЫС

С. С. АБРАМЯН, А. А. ГАЛОЯН

Нейрогормон С вызывает увеличение числа тучных клеток в ткани сердца, усиливает процесс их дегрануляции. Предполагается участие последних в обнаруженном ранее сосудорасширяющем эффекте нейрогормона С благодаря наличию в гранулах этих клеток гистамина—активного вазодилататора и гепарина—регулятора проницаемости сосудов.

Ключевые слова: нейрогормон С, тучные клетки.

Нашими предыдущими исследованиями [1,10] установлено, что нейрогормон С, впервые выделенный в 1962 г. из гипоталамонейрогипофизарной системы различных млекопитающих [2], расширяет просвет капилляров миокарда и интрамуральных нервных ганглиев сердца крыс, увеличивает число функционирующих капилляров, приходящихся на единицу площади среза сердца. Такое же сосудорасширяющее действие он оказывает и на наркотизированных крыс, однако, как было замечено нами в опытах, под действием наркоза нарушаются какие-то регуляторные механизмы, связанные с адаптивными функциями сердца.

Известно, что в сердечных компенсаторно-адаптационных процессах, а также в местном механизме управления кровотоком активная роль принадлежит тучным клеткам [5,8]. Они оказывают наибольшее влияние на систему микроциркуляции [13]. Естественно, нас заинтересовала реакция тучных клеток сердца ненаркотизированных и наркотизированных крыс на введение в организм животного нейрогормона С.

Материал и методика. Исследования проведены на 40 нелинейных белых лабораторных крысах-самцах массой 120—150 г. Из них обследованы 20 крыс под гексеналовым наркозом (из расчета 16 мг на 100 г массы животного), 20—без наркоза. В каждой из этих двух серий животные подразделялись на три группы: нормальные, контрольные и экспериментальные. Группа нормальных крыс никаких инъекций не получала; контрольным животным за 30 мин до умерщвления (декапитацией) внутривенно

вводили физиологический раствор из расчета 0,5/100 г; группе экспериментальных крыс за 30 и 60 мин до умерщвления также внутривенно вводили нейрогормон С из расчета 0,5 мл/100 г, что соответствует 400 миллиединицам (за миллиединицу (МЕД) активности нейрогормона С принимают активность нейрогормона, ингибирующего 1 МЕД 3',5'-АМФ-фосфодиэстеразы гомогената мозга крыс в 1 мин).

Кусочки ткани из области основания сердца быстро промывали в холодном физиологическом растворе и фиксировали смесью Буэна в течение 48 ч, затем отмывали в часто сменяемых спиртах возрастающей крепости, обезживляли и заливали в парафин, после чего готовили серийные срезы толщиной 6 мкм. Тучные клетки на срезах выявляли ранее примененным для этих целей в нашей лаборатории [11] гистохимическим методом Гомори [9] с окрашиванием срезов хромовым гематоксилином и доокраской основным фуксином, или же окрашиванием срезов азури-эозином, а также метиловым синим. Для подсчета количества тучных клеток выбирали срезы примерно одинаковой площади (32—36 мм²) с одновременно видимыми в них нервными ганглиями, участками миокарда и крупными сосудами. Подсчет количества тучных клеток производили на каждом 4—5-м срезе; подсчитывали их общее количество, а также их количество отдельно в области нервных ганглиев, вокруг крупных сосудов и у капилляров. Одновременно вели подсчет дегранулированных тучных клеток. Статистическая обработка полученных результатов произведена с учетом изменчивости признака в пределах организма по методике Катинаса и др. [7]; достоверность результатов определена по общеизвестной методике [12]. Результаты подсчета обобщены в приведенной ниже таблице: в ней среднеарифметические данные для каждой группы крыс достоверны: $T_{\text{выч.}} > T_{\text{табл.}}$ при уровне значимости 0, 001—0,005.

Результаты и обсуждение. Тучные клетки сердца крыс обладают выраженной базофильной зернистостью в цитоплазме. Они преимущественно овальной формы, но встречаются и округлые, лопастевидные и конусовидные (рис., 1). Ядра клеток в основном округлой формы с небольшим количеством хроматина, в большинстве случаев занимают центральное положение в клетке.

У ненаркотизированных крыс в норме тучные клетки чаще—59,6% от всего их количества—встречаются в области интрамуральных нервных ганглиев, примыкая иногда непосредственно к нейронам. Среди мышечных волокон (у капилляров) они встречаются значительно реже—18,8%; вокруг крупных сосудов—21,6% (табл.).

У контрольных крыс по сравнению с нормой наблюдается незначительное уменьшение количества тучных клеток, обозначается некоторый сдвиг в их распределении; окраска их усиливается, гомогенно закрывая всю клетку и стирая четкие до этого очертания ядра.

Под воздействием нейрогормона С общее количество тучных клеток увеличивается примерно вдвое в первые 30 мин после введения, а затем, к 60-й мин, несколько уменьшается по сравнению с предыдущим сроком. Окраска клеток еще более усиливается, наблюдается четкая грануляция; гранулы заполняют весь объем клетки, тесно примыкая друг к другу, при этом нередко очертания клетки становятся нечеткими, извилистыми из-за гранул, примыкающих к мембране. На этом общем фоне реакция клеток в разных отделах сердца на воздействие нейрогормона С неодинакова. Количественные изменения у них в области нервных ганглиев практически аналогичны общим изменениям; вокруг крупных сосудов они слабо реагируют на воздействие нейрогормона; количество их у капилляров продолжает увеличиваться и после 30-й мин воздействия и к 60-й мин достигает 268% от нормы, при этом процентное

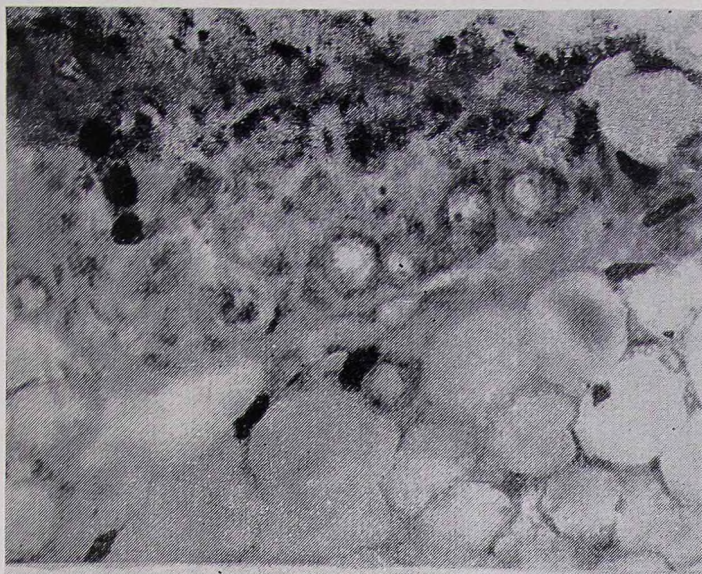
Тучные клетки сердца крыс в условиях воздействия нейрогормона С

Условия опыта		Среднее число тучных клеток на 1 срезе				Из общего числа количество де-гранулированных клеток
		всего	в том числе:			
			в области нервных ганглиев	вокруг крупных сосудов	у капилляров	
Ненаркотизированные крысы						
Н о р м а 4 крысы		65,6±2,2	39,1±3,6	14,2±1,6	12,3±1,8	15,6±2,1
Контроль 4 крысы		58,9±3,4	40,6±2,2	8,0±1,2	10,3±1,1	12,5±1,7
Изменения по сравнению с нормой, ± %		-10,2	+3,8	-43,7	-16,3	-19,9
Достоверность изменения		P < 0,2	P < 0,2	P < 0,025	P < 0,4	P > 0,4
Воздействие С	30 мин 6 крыс	124,8±9,4	87,4±8,6	16,4±1,3	21,0±1,9	43,5±3,6
	Изменения по сравнению с нормой, ± %	+90,2	+123,5	+15,5	+70,7	+178,8
	Достоверность изменения	P > 0,005	P > 0,005	P < 0,2	P < 0,075	P > 0,001
	60 мин 6 крыс	110,8±6,5	63,4±3,6	14,4±0,9	33,0±3,2	39,3±1,9
Воздействие С	Изменения по сравнению с нормой, ± %	+68,9	+62,1	+1,4	+168,3	+151,9
	Достоверность изменения	P < 0,001	P > 0,005	P < 0,5	P < 0,001	P > 0,001
Наркотизированные крысы						
Н о р м а 4 крысы		50,2±2,2	37,6±2,1	1,4±0,2	11,2±0,6	8,0±0,9
Контроль 4 крысы		79,4±2,9	68,6±2,7	6,4±0,3	4,4±0,7	11,6±0,8
Изменения по сравнению с нормой, ± %		+58,2	+82,4	+327,1	-60,7	+45,0
Достоверность изменения		P < 0,001	P < 0,001	P > 0,001	P < 0,001	P < 0,025
Воздействие С	30 мин 6 крыс	110,4±6,3	92,1±3,9	6,1±0,7	12,2±1,8	31,5±1,8
	Изменения по сравнению с нормой, ± %	+119,9	+144,9	+325,7	+8,9	+293,8
	Достоверность изменения	P > 0,001	P > 0,001	P > 0,001	P > 0,5	P > 0,001
	60 мин 6 крыс	136,5±3,2	93,5±2,1	12,5±0,8	30,5±1,7	50,8±2,7
Воздействие С	Изменения по сравнению с нормой, ± %	+171,9	+148,7	+792,9	+172,3	+535,0
	Достоверность изменения	P > 0,001	P > 0,001	P > 0,001	P > 0,001	P > 0,001

содержание их в общем количестве (доля) значительно повышается.

У наркотизированных крыс в норме несколько иное распределение тучных клеток на рассматриваемых участках сердца. У контрольных животных количество их увеличивается незначительно, а под воздействием нейрогормона С—довольно интенсивно.

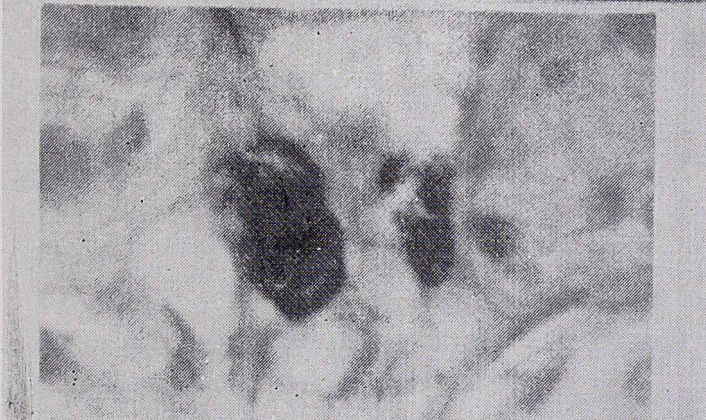
Нейрогормон С параллельно с увеличением количества тучных клеток усиливает и процесс их дегрануляции. Весьма примечательна



1



2



3

Рис. Тучные клетки в срезах сердца крыс: 1. Из области интрамуральных первичных ганглиев. Окраска азур-эозином; ок—гамаль $\times 1,7$; об. $\times 25$. 2. Дегранулированные. Хромовый гематокселин по Гомори; ок. $\times 10$; об. $\times 100$. 3. Дегранулированные; четко наблюдается вакуолизация в клетке. Хромовый гематокселин по Гомори; ок. $\times 10$; об. $\times 100$.

картина дегрануляции: В одних случаях клетка дегранулирует без увеличения своих размеров (рис., 2), в других—разбухает, вакуолизируется; вакуолизация чаще всего начинается с ее периферии (рис., 3).

У ненаркотизированных крыс в норме дегранулирует 23,1% всех тучных клеток, в контроле—21,1%, после введения нейrogормона С—уже одна треть всех клеток. У наркотизированных крыс в норме и контроле дегранулирует сравнительно меньшая часть тучных клеток—14—16, через 30 мин после введения нейrogормона—28,1, а на 60-й мин—более 37% всех тучных клеток.

С выходом гранул из тучных клеток при их дегрануляции, видимо, связано участие тучных клеток в местных механизмах управления кровотоком и проницаемостью капилляров.

У ненаркотизированных крыс, в отличие от наркотизированных, через 60 мин после введения нейrogормона С наблюдается тенденция к нормализации количества тучных клеток, в том числе и дегранулированных, что коррелирует с полученными нами ранее данными о диаметре и количестве функционирующих капилляров в миокарде [1,10]: в серии экспериментов на ненаркотизированных крысах в первые 30 мин после введения нейrogормона увеличение кровотока происходит за счет резкого расширения просвета капилляров с одновременным нарастанием числа функционирующих капилляров, затем они несколько суживаются, проявляя тенденцию к нормализации, а число функционирующих капилляров на единицу площади среза продолжает увеличиваться. У наркотизированных крыс и диаметр, и число функционирующих капилляров продолжают увеличиваться на протяжении всего эксперимента.

Наблюдаемое нами увеличение количества тучных клеток и усиление процесса их дегрануляции под воздействием нейrogормона С, несомненно, ведет к увеличению содержания гистамина, так как известно [20], что между этими двумя процессами существует строгая корреляция.

Экспериментально доказано, что высвобождение гистамина в самых больших количествах (более чем 80%) может и не вызывать изменений в проницаемости капилляров [17], так как освободившийся гистамин тут же инактивируется с участием известных в литературе трех разных ферментов: ацетилирующего фермента, диаминооксидазы и метилирующего фермента [19].

Содержание свободного гистамина быстро уменьшается: после одного оборота крови в общем кровообращении содержание гистамина в ней уменьшается на 50—70% [16].

Мы допускаем также, что регулирующее действие на коронарное кровообращение нейrogормон С оказывает и посредством гепарина, высвобождающегося из тучной клетки при ее дегрануляции. Гепарин, как известно, участвует в механизмах адаптации и защиты за счет уменьшения сосудистой проницаемости [4,6], обеспечивает равновесность системы свертывание—антисвертывание крови [14].

Механизм коронарорасширяющего действия нейrogормона С связывают также с циклическим 3',5'—АМФ. Галоян с соавтор. [3] наблю-

дали повышение уровня цАМФ в сердце под воздействием нейрогормона С путем ингибирования активности 3',5'—АМФ фосфодиэстеразы.

В зависимости от энзиматического аппарата в разных клетках механизмы регулирования уровня цАМФ аминами, гормонами и фармакологическими соединениями различны. В числе указанных агентов уровень цАМФ повышает и гистамин [15,18].

Таким образом, можно полагать, что в механизме коронарорасширяющего эффекта нейрогормона С кроме гистамина участвуют цАМФ и гепарин.

Приведенные нами данные, естественно, не отражают всего многообразия действия нейрогормона С на коронарный кровоток. Установить тонкие взаимосвязи в этом широком диапазоне функций нейрогормона С, расшифровать сложный механизм его действия—задача наших дальнейших исследований.

Институт биохимии АН Армянской ССР

Поступило 19.IV 1982 г.

ԱՆԹԱԼԱՅԻՆՔ Տ ՆԵՅՐՈՀՈՐՄՈՆԻ ԱԶԻՅՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՌՆՑՏՆԵՐԻ ՍՐՏԻ ՊԱՐԱՐՏ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՎՐԱ

ԱՐՐԱՀԱՄՅԱՆ Ա. Ս., ԳԱԼՅԱՆ Ա. Ա.

Ցույց է տրված, որ հիպոթալամիկ Տ նեյրոհորմոնը առնետներին ներերակային ներարկումից 30 և 60 րոպե անց սրտի հյուսվածքում ավելացնում է պարարտ բջիջների ընդհանուր քանակը, ինչպես նաև արագացնում է նրանցից հատիկների արտազատման պրոցեսը: Ենթադրվում է, որ պարարտ բջիջները նպաստում են սրտի ներպատային նյարդային հանգույցների և սրտամկանի մազանոթների քանակի ավելացմանը և վերջիններիս տրամագծի լայնացմանը Տ նեյրոհորմոնի ազդեցության տակ պարարտ բջիջներից արտազատված հիստամինի (որպես անոթալայնիչ նյութ) և հեպարինի (որպես անոթների թափանցելիության կարգավորիչ) շնորհիվ:

THE INFLUENCE OF THE CORONARODILATATIVE NEUROHORMONE "C" ON MAST CELLS OF THE RAT'S HEART

S. S. ABRAMIAN, A. A. GALOYAN

The hypothalamic neurohormone "C" increases the quantity of mast cells and intensifies the process of their degranulation after 30 and 60 min of its intravenous injection. It is supposed that under the action of the neurohormone "C" the mast cells participate in the increase of the quantity of functional capillaries and the expansion of their diameter in rat's heart as demonstrated in our previous papers. The participation of histamine (as a vasodilatator) and heparine (as a regulator of the vessel's permeability) releasing from the degranulated mast cells is also suggested.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абрамян С. С., Ростомян М. А., Галоян А. А. Кровообращение, 8, 2, 12—17, 1975.

2. Галоян А. А. Докл. АН Арм. ССР, 34, 3, 109—111, 1962.
3. Галоян А. А., Гурвиц Б. Я., Погосян М. А. Вopr. биохим. мозга, 11, 89—96, 1976.
4. Горизонтова М. П. Тез. 2-й всесоюзн. конф. по микроциркуляции, М., 39—40, 1977.
5. Мелешин С. В., Плейшаков В. П. Научн. тр. Новосибирского мед. ин-та, 75, 59—61, 1974.
6. Назаров Г. Ф. Тез. 2-й всесоюзн. конф. по микроциркуляции 164—165, М., 1977.
7. Катинас Г. С., Булгак В. И. и др. Архив АГЭ, 9, 97—104, 1969.
8. Мелешин С. В., Иркин И. В. и др. Научн. тр. Новосибирского мед. ин-та, 75, 55—59, 1974.
9. Пирс Э. Гистохимия. Теоретическая и прикладная. М., 1962.
10. Ростомян М. А., Абрамян С. С., Галоян А. А. Кровообращение, 10, 4, 3—7, 1977.
11. Ростомян М. А., Галоян А. А. Биол. ж. Армении, 24, 1, 24—30, 1971.
12. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков, 324, М., 1963.
13. Чернух А. М., Александров П. Н., Алексеев О. В. Микроциркуляция, 456, М., 1975.
14. Шурип С. П. Мат-лы 3-го Всесоюзн. совещ. по соединит. ткани, Новосибирск, 17—25, 1968.
15. Skolnick P., Huang M. et al. J. Neurochem., 21, 1, 237—240, 1973.
16. Ćirstea M., Grünspan M. J. Physiol., Paris, 51, 4, 771—785, 1959.
17. Johnson F. R., Moran H. C. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med., 123, 886—889, 1966.
18. Rall T. W., Gilman A. G. Neurosci. Res. Progr. Bull., 8, 267—279, 1970.
9. Schayer R. M. J. Biol. Chem., 199, 1, 245—250, 1952.
0. Schayer R. W. Am. J. Physiol., 186, 2, 199—202, 1956.

«Биол. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 577.155.2

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СУБСТРАТНОЙ СПЕЦИФИЧНОСТИ НУКЛЕАЗ, ГИДРОЛИЗУЮЩИХ ОДНОНИТЕВЫЕ ПОЛИНУКЛЕОТИДЫ

Ж. И. АКОПЯН, Р. Е. АБРАМОВ

Обсуждаются некоторые вопросы субстратной специфичности нуклеаз; гидролизующих одонитевые молекулы нуклеиновых кислот, в частности, влияние условий гидролиза на специфичность этих ферментов.

Ключевые слова: ДНaza, нуклеаза, эндонуклеаза.

В предыдущем сообщении [4] нами были представлены данные о субстратной специфичности нуклеаз из различных биологических объектов, преимущественно гидролизующих одонитевые полинуклеотиды. В настоящем обзоре мы попытаемся обобщить результаты, полученные рядом авторов, которые использовали для выделения специфических нуклеаз другие биологические источники.

В 1977 году Томилиным и др. была описана нуклеаза из *M. luteus*, которая избирательно действует на депурицированные участки молекулы ДНК и не проявляет заметной активности по отношению к молекуле нативной ДНК. Фермент (АП—эндонуклеаза II) избирательно вызывает одонитевые разрывы в двухтяжевой или одотяжевой ДНК,

содержащей апуриновые участки, индуцированные нагреванием при слабощелочном значении pH. Он неактивен по отношению к нативной или УФ-облученной ДНК, ионы магния в концентрации 0,002 М не стимулируют его активности и вызывают разрывы 3'-ОН—5'-PO₄—концевыми группами с 5' конца апуриновых участков [5].

Рядом авторов в 1968 году были описаны эндонуклеазы из экстрактов *M. luteus*, индуцирующие однотяжевые разрывы в ДНК, метилированной метилметансульфонатом, и в депуринизированной ДНК [31]. В тех же экстрактах были обнаружены эндонуклеазы, узнающие повреждения в УФ-облученных ДНК [31]. Одна из УФ-эндонуклеаз обладает АП-эндонуклеазной активностью [24]. Этот фермент вызывает 3'-ОН—5'-PO₄—однотяжевые разрывы с 5'-конца от пиримидиновых димеров или апуриновых участков. Показано, что АП-эндонуклеазная активность принадлежит ферменту (АП=эндонуклеазе II), который связывается с ДЕАЕ—целлюлозой при pH 7,5 и элюируется градиентом NaCl в концентрации 0,1—0,2 М. По всем своим свойствам этот фермент идентичен эндонуклеазе II из *E. coli* и АП-эндонуклеазе из клеток тимуса теленка [10,24].

Хефлихом и др. показана способность эндонуклеазы SI из *Aspergillus* удалять тиминсодержащие димеры из УФ-облученной (H³) ДНК фибробластов кожи человека (лимфобластоидная линия NC 37). Под действием нуклеазы SI происходит удаление пиримидиновых тиминсодержащих димеров из состава УФ-облученной человеческой (H³) ДНК, предварительно меченной (H³) тимидином. Однако эффективное удаление этих димеров с помощью нуклеазы SI происходило только при длительной инкубации (8 ч) с относительно высокой концентрацией фермента и на таком уровне УФ-облучения, который обеспечивал образование пиримидиновых димеров в (H³) ДНК порядка 1 на 100—300 пар оснований. Показано также, что удаление образованных димеров обычно происходит в результате атаки нити ДНК без индукции двунитевых разрывов [18].

Экстракты из *M. luteus* практически не содержат эндонуклеазной активности по отношению к нативной ДНК, если анализ проводить в присутствии ЭДТА, но добавление ионов магния стимулирует активность неспецифических нуклеаз. Очищенные препараты АП-эндонуклеазы II не содержат активности нуклеаз, гидролизующих нативную ДНК фага T4, даже в присутствии 0,022M MgCl₂.

Описан другой фермент, по субстратной специфичности напоминающий эндонуклеазу II из той же *M. luteus*, который активен в отношении депуринизированной, алкилированной, арилированной и ариламилированной молекул ДНК [17]. Фермент не действует на нативную ДНК, но вызывает односторонние разрывы в ее молекуле, содержащей апуриновые, апиримидиновые участки, образовавшиеся в результате нагревания или подкисления ДНК, обработанная канцерогенами, становится чувствительной к действию эндонуклеазы. Сравнение количества образующихся под действием эндонуклеазы односторонних разрывов с числом щелочнолабильных, т. е. апуриновых участков ДНК PM2, модифицированной канцерогенами, показало, что число разрывов при-

близительно в 2 раза больше количества апуриновых участков. Авторы предполагают, что полученный препарат эндонуклеазы либо узнает как апуриновые участки, так и модифицированные основания ДНК, либо содержит еще ДНК-гликозидазную активность. Пиримидиновые димеры не являются субстратами эндонуклеазы, а количество однонитевых разрывов, которые фермент индуцирует в УФ-облученной ДНК РМ2, в 5 раз превышает количество щелочнолабильных участков. По-видимому, эндонуклеаза узнает некоторые минорные продукты фотоповрежденной ДНК, например, 5,6-насыщенные пиримидиновые основания [17].

Капланом и др. обнаружена сходная нуклеаза, которая активна в отношении метилметансульфонатобогатенной и депуризированной ДНК [20]. Описана и другая эндонуклеаза из *M. luteus* [13], по субстратной специфичности сходная с нуклеазой, описанной Гехтом и Томилиным [5,17]. Однако эндонуклеаза, описанная Гехтом и др., отличается от вышеперечисленных отсутствием активности в отношении пиримидиновых димеров. Она отличается от γ -эндонуклеазы способностью проявлять активность в отношении депуризированной ДНК и по своим свойствам кажется идентичной ферменту, описанному Томилиным и др. [17].

Из супернатантной фракции гибридных дрожжей *Saccharomyces fragilis* $\times$ *Saccharomyces dobzhanskii* выделена эндонуклеаза II, которая по своим каталитическим свойствам очень напоминает нуклеазу из *N. crassa* [23]. Она атакует денатурированную ДНК и дрожжевую рРНК приблизительно с одинаковой скоростью. Условия, оптимальные для гидролитического расщепления РНК, способствуют максимальной деградации и денатурированной молекулы ДНК. Действие этой нуклеазы II на полирибонуклеотиды исключительно эндонуклеазного типа. Большинство продуктов реакции ферментативного превращения гомополимеров ди- и тринуклеотиды, имеющие 5'-концевые фосфомоноэфирные группы. Образование мононуклеотидов очень незначительно. Поли-А и поли-У расщепляются на блоки, состоящие из малых олигонуклеотидов, имеющих 5'-концевые фосфомоноэфирные группы. Распределение этих олигонуклеотидов не случайно и, как показали авторы, зависит от строения субстрата. Гидролиз коротких цепей протекает медленнее, чем гидролиз длинных. Эта нуклеаза не специфична по отношению к основаниям полинуклеотидов. По данным авторов, фермент, по-видимому, специфичен по отношению к полинуклеотидам, имеющим беспорядочное спиралевидное строение. Ди-, тринитевые и спаренные структуры не лучшие субстраты эндонуклеазы II из гибридных дрожжей. Поли-А, поли-У и поли-И гидролизуются со значительно большей скоростью, чем поли-Ц, тРНК и рРНК. Фермент гидролизует денатурированную ДНК и рРНК с одинаковой скоростью. Высокополимерная нативная ДНК *E. coli* практически не гидролизуеться этим ферментом [23]. Хроматографические исследования продуктов гидролиза на ДЕАЕ-целлюлозе выявили три пика: в первом обнаруживаются нуклеозид-5'-фосфаты (3—10%), во втором—динуклеотид-5'-фосфаты (около 50%), в третьем—тринуклеотиды (около 40%). Отсюда следует, что ди- и тринуклеотиды относительно резистентны к действию нуклеазы из

тибридных дрожжей. Частичное расщепление гомополимеров, имеющее место при различных условиях инкубации фермента с субстратами, показало, что из поли-А образуется множество (рА) гомологов, начиная с динуклеотида. Дальнейшее расщепление с большим количеством единиц фермента и увеличение времени инкубации приводят к накоплению ди- и тринуклеотидов с образованием ограниченного количества мононуклеотидов. Это позволяет предположить, что фосфодиэфирные связи, примыкающие к одному из двух концов олигонуклеотида, экстремально резистентны к расщеплению [23]. Показано, что фермент не специфичен к нуклеозидному окружению расщепляемого участка. Скорость гидролиза поли-Ц была неожиданно малой. Поли-И гидролизруется значительно быстрее, чем поли-У, где, как известно, отсутствует вторичная структура (беспорядочная спираль). Авторы считают, что это может быть результатом совместного эффекта рН среды, температуры, ионной силы, структуры и пространственного расположения нуклеотида в растворе. Детальными исследованиями показано, что ферментный препарат полностью свободен от неспецифической фосфодиэстеразной активности и содержит только следовую активность щелочной фосфатазы, которая при определенных условиях инкубации полностью ингибируется [23].

Эта нуклеаза по субстратной специфичности резко отличается от нуклеаз, описанных Даннером и др., Отакой и др., так как последние гидролизуют РНК до нуклеозид-3'-монофосфатов [9,26]. Однако по ряду специфических свойств нуклеаза из дрожжевых экстрактов напоминает ферменты из ядер клеток печени [19], *Asotobacter agilis* [30].

Накао и др. показали, что нуклеаза, которая расщепляет как ДНК, так и РНК на 5'-концевые фосфатные олигонуклеотиды, имеется также в *Rhodotorula glutinis* [25].

Описана новая нуклеаза из отечественного препарата амилоризина ПХ10, полученного из грибов *Aspergillus oryzae*, она напоминает по своей субстратной специфичности нуклеазу SI, свободную от неспецифической ДНазной активности, и практически не расщепляет гибридную молекулу (H³) ДНК/РНК (табл.). Характерной чертой этой нуклеазы

Т а б л и ц а

Неспецифическая ДНазная активность на этапах очистки нуклеазы
из амилоризина ПХ10

Этапы очистки	Поглощение кислоторастворимой фракции при 260 нм	Активность	Удельная активность
Экстракция	1,8	78560	0,08
Нагревание до 65°	0,122	8360	0,017
Фракционирование сульфатом аммония	0,028	500	0,02
Хроматография на ДЕАЕ-целлюлозе	0,007	0	0
Контроль	0,007	0	0

является ее способность катализировать гидролитическое расщепление поли-А со скоростью, равной половине скорости гидролиза денатурированной молекулы ДНК. Фермент способен расщеплять фосфодиэфирную

связь динуклеотида рТрГ с образованием тимидиновых мононуклеозидфосфатов [1—3].

Одновременно в гибридных дрожжевых экстрактах описана другая нуклеаза I, очень сходная с нуклеазой II [23]. Различия между ними незначительны: их отличают разная степень ингибирования некоторыми соединениями, способность ионов магния восстанавливать активность фермента и, наконец, степень заряда белковой молекулы [23]. Биологическая значимость этих нуклеаз в супернатанте не известна, однако, как показал анализ конечных продуктов гидролиза, препарат нуклеазы II может быть использован для получения олигонуклеотидов с 5'-фосфомоноэфирной связью без значительного загрязнения другими типами олигонуклеотидов. По специфичности действия на участке субстрата с беспорядочной структурой нуклеаза II из гибридных дрожжей аналогична нуклеазе, выделенной из почек барана [21]. Последняя неспецифична по отношению к основаниям и сахарной половине субстратов. Исследование гидролиза полинуклеотидов и полинуклеотидных комплексов, включающих сополимеры, показало, что фермент может атаковать только бесструктурные области нуклеиновых кислот. Конечными продуктами гидролиза являются олигонуклеотиды, большинство которых—тетраммеры с 5'-фосфатным концом [21]. Хотя поли-Г не является субстратом этой нуклеазы, что обусловлено, по-видимому, особенностью его структурной организации, тем не менее комплексный полимер (УГ) в соотношении 2:1 расщепляется ферментом с достаточно высокой скоростью. Нативная ДНК полностью резистентна к действию фермента. Показано, что все молекулы тРНК могут служить субстратами нуклеазы. Это противоречит характеру некоторых эндонуклеаз, таких, как полинуклеотидфосфорилаза, которая при низкой температуре атакует только некоторые молекулы тРНК, тогда как остальные молекулы тРНК резистентны к действию нуклеазы. Предпочтение фермента бесструктурным областям субстрата делает его идеальным для изучения механизмов репликации ДНК и расположения петель в sРНК [21].

Из органов млекопитающих (мозг ягненка) получена эндонуклеаза, специфически гидролизующая денатурированную нагреванием ДНК. Очищенный фермент проявляет незначительную активность в отношении нативной ДНК [16]. Дополнительные данные о специфичности денатурированной ДНК в качестве субстрата были получены центрифугированием в градиенте CsCl и трансформацией *B. subtilis*. Частично денатурированная ДНК из *B. natto* проявила две зоны в градиенте CsCl. После обработки ферментом обнаружена одна зона, соответствующая нативной молекуле ДНК, хотя термическая денатурация ДНК из *B. subtilis* выявила наличие небольшой трансформированной ферментативной активности. Очищенный ферментный препарат не гидролизовал нативную ДНК даже при 13-часовой инкубации. Олигонуклеотиды составляли большую часть образованных конечных продуктов реакции. Средняя длина нуклеотидной цепи этой фракции составляла 5—14 остатков. Продуктами фосфодиэстеразы мозга ягненка

ка являются 5-олигонуклеотиды, а участком ферментативного гидролиза служит 3'-гидроксильный участок диэфирной связи.

Интересные данные были получены Дальтоном. Путем тиол-ди-сульфидного обмена получен гибридный фермент ДНАза/РНАза [8]. ДНАза и РНАза в отдельности были предварительно тиолированы в соответствующих условиях. Очищенный гибридный фермент содержит по одной молекуле ДНАзы и РНАзы и гидролизует ДНК и РНК со скоростями, равными 75 и 40% от исходных скоростей каждого из ферментов. Соответствующая РНК-цепь в ДНК/РНК-гибриде гидролизует ДНАзой/РНАзой, в то время как исходная РНАза ее практически не расщепляет. Ингибитор РНАз из плаценты человека угнетает гибридный фермент на 50% при концентрации, в 20 раз превышающей ту, которая требуется для ингибирования исходного фермента в той же степени [8]: Описана нуклеаза, выделенная из другого биологического объекта — пшеницы [22], которая со значительной скоростью катализирует расщепление денатурированных молекул ДНК и РНК до кислоторастворимых продуктов реакции, а также гидролизует 3'-моонуклеотиды. Показано, что нативная ДНК расщепляется в определенных участках с выходом больших дуплексных фрагментов ДНК. Нуклеаза характеризуется эндонуклеазным типом реакции в отношении денатурированной молекулы ДНК и проявляет преимущественно экзонуклеазную активность к молекуле РНК. Продуцированные моонуклеотиды имеют 5'-фосфомоноэфирные группы. Фермент предпочитательнее гидролизует 3'-фосфоэфирные связи адениловой кислоты, затем тимидиловой и цитидиловой кислот в ДНК и рибогомополимерах соответственно. Фосфоэфирные связи, образованные цитидиловой и особенно гуаниловой кислотами, относительно резистентны к действию фермента, выделенного из пшеницы. 3'-нуклеотидазная активность фермента при значениях pH 5,0 к различным моонуклеотидам также различна: нуклеотиды, содержащие аденин, гидролизуются ферментом значительно быстрее, а в ряду нуклеотидов — тимин (урацил) > цитозин > гуанин — активность понижается. Нуклеаза из пшеницы не действует на 5'-АМФ, бис-п-нитрофенилфосфат, 5'-п-нитрофениладенилат и 5'-нитрофенилтимидилат. Показан очень низкий уровень гидролиза п-нитрофенилфосфата и 3'-п-нитрофенилтимидилата. По своим свойствам расщеплять денатурированную ДНК, РНК и 3'-АМФ фермент из пшеницы подобен нуклеазе из фасоли [22].

Описана нуклеаза из *B. subtilis* (штамм Marburg 168 T1), которая преимущественно деградирует одонитевые ДНК и УФ-облученную денатурированную ДНК, тогда как препараты нативной и УФ-облученной двунитевой ДНК практически не разрушаются за 30 мин (инкубация при температуре 37° переводит в кислоторастворимую фракцию 2% ДНК). Анализ продуктов деградации одонитевой молекулы ДНК показал, что описанный фермент является эндонуклеазой [14].

Среди разных видов рода *Penicillium* обнаружено широкое распространение нуклеаз двух типов — нуклеазы Р1 и неспецифической РНАзы [11]. Неспецифическая РНАза гидролизует РНК до 3'-моонуклеотидов через промежуточное образование 2', 3'-циклических нуклеотидов. Ско-

рость этого процесса уменьшается в ряду $A \geq C \geq U \geq G$. Установлено, что в клетках, выращенных на среде с пшеничными отрубями, нуклеаза P1 представлена в виде комплекса с малоноталоктаном.

Одной из наиболее специфических по отношению к однонитевым цепям нуклеиновых кислот нуклеаз является нуклеаза S1 [6, 34, 35]. В результате очистки экстрактов мицелля Asp. oryzae было обнаружено два пика активности, способных деградировать денатурированную молекулу ДНК. Нуклеазы, соответствующие этим пикам, обозначены как S1 и S2. При исследовании рибонуклеазной активности также было обнаружено два пика: один идентифицирован как рибонуклеаза T2 (К. Ф. 3.1.4.8), другой как T1 (К. Ф. 3.1.4.8) [27].

Показано, что нуклеаза S1 гидролизует денатурированную ДНК на 100%, слабо гидролизует нативную ДНК (10%) и еще слабее — бис-п-нитрофенилфосфат (5%). Исследовано также действие нуклеазы S1 на молекулу частично денатурированной ДНК. Показана определенная зависимость между температурой денатурации субстрата и степенью его гидролиза (время денатурации постоянно и равно 10 мин). По данным Андо, препарат свободен от нуклеазной активности к нативной ДНК или содержит ее следовые количества [6]. Конечными продуктами гидролиза денатурированной ДНК являются 5'-моонуклеотиды и олигонуклеотиды. Нуклеаза S1 специфична по отношению к субстратам с различным составом и строением. А-богатые L-нити мышинной ДНК гидролизуются полнее, чем Т-богатые H-нити при pH 4,0. (A+C)-богатые L-нити ДНК морской свинки гидролизуются быстрее, чем (T+G)-богатые H-нити при pH 4,0—4,9. Нуклеаза S1 может также эффективно гидролизовать денатурированную нагреванием ДНК из *M. lysodeikticus* с содержанием ГЦ пар, равным 72% [32]. Результаты исследования указывают на слабое действие на молекулу двунитовой ДНК; после обработки нуклеазой S1 в кислоторастворимую фракцию переходит 20% материала. Показано также, что нуклеаза S1 расщепляет перемещенные петли в участках расположения 7S-инициирующих фрагментов, но не расщепляет родительский матричный тяж, комплементарный 7S фрагменту. Конечный продукт представляет собой циркулярную молекулу, содержащую минимум два разрыва, локализованных внутри участка, соответствующего смещенным петлям. Известно, что нуклеаза S1 переводит кольцевую ДНК в линейную суперспирализованную форму. Механизм действия фермента на кольцевую ДНК не совсем ясен. Существуют противоречивые мнения. Так, например, Уолдек и др. утверждают, что кольцевая молекула ДНК обезьяньего вируса SV 40 ковалентно замкнута и ослаблена и подвергается действию нуклеазы в одном месте, но участок разрезания на кольце является случайным; по утверждению авторов, действие нуклеазы S1 на кольцевую ДНК аналогично таковому первого типа ферментов рестрикции [36]. Другая точка зрения заключается в том, что кольцевая молекула ДНК из полиомы ковалентно замкнута, но не ослаблена и гидролизует нуклеазой S1 не случайно, а специфически, на определенном участке молекулы субстрата; авторы допускают, что участок действия нуклеазы S1 на молекуле ДНК является АТ-богатой областью, которая частично

денатурирована и вследствие этого, по-видимому, чувствительна к действию нуклеазы SI [12]. Обнаружено также, что нуклеаза SI специфична в отношении однонитевых молекул нуклеиновых кислот и образует разрывы в определенных участках кольцевых вирусных ДНК-интермедиатов, полученных от опухолевых клеток линий Т6 через один день после инфекции вирусом опухолей птиц. Однако в том случае, когда кольцевые ДНК предварительно обрабатывались рестриктазой, нуклеаза SI не проявляла активности на специфическом для нее участке. Последний, как установлено, находится в непосредственной близости от участка связывания затравочной тРНК. Генетическими и биохимическими методами показано, что нуклеаза SI обладает «откусывающим» свойством, она как бы «откусывает» концы дуплексной молекулы ДНК в ходе реакции, причем длина фрагментов, образовавшихся при этом, сильно варьирует [28].

При анализе скорости седиментации продуктов гидролиза молекулы ДНК бактериофага Т5 (двунитевая ДНК), которая имеет 4 однонитевых участка в определенных позициях, выявлено, что фермент может расщеплять участки на нити, противоположной петлям в двунитевой ДНК, вызывать сайт-специфическую фрагментацию ДНК при соответствующих условиях [29]. Показано также, что фермент узнает изменения в β -структуре, происходящие в результате действия малых доз УФ-облучения. Кроме того, нуклеаза SI расщепляет обе нити кольцевой ковалентно замкнутой суперспирализованной ДНК, вызывая образование линейной дуплексной молекулы, свободной от внутренних однонитевых участков [12,29]. В этих экспериментах в качестве субстратов были использованы ДНК вируса SV 40 и пилоры. Нуклеаза SI может расщеплять нить, противоположную нити с разрывом в цепи [15]. Сайт-специфическое расщепление в большой степени зависит от концентрации NaCl и температуры реакции. Однако это еще не значит, что в этих условиях происходит уменьшение ферментативной активности. Предполагается, что природная молекула фага Т5 содержит нестойкие к гидролизу однонитевые области, которые узнаются и разрезаются нуклеазой SI. Такое нестойкое плавление возможно при наличии однонитевого участка, где кооперативная стабилизация двуспиральности соседних пар оснований ослабевает. Разрыв сам по себе еще не достаточен для разрезания противоположной нити нуклеазой SI, необходима частично денатурированная двуспиральность. Авторы предполагают, что их препарат нуклеазы SI загрязнен незначительным количеством экзонуклеазной активности и фермент действует только после превращения разрывов в бреши (пропуски), хотя это служит доказательством того, что продукты расщепления циркулярной суперспирализованной ДНК SV40 [7] препаратом нуклеазы SI идентичны таковым в экспериментах Вогта при исследовании субстратной специфичности нуклеазы SI из того же биологического объекта—*Aspergillus oryzae* [34]. Фермент неспецифичен к последовательности оснований. 93% расщепленных продуктов денатурированных молекул ДНК тимуса теленка является 5'-дезоксирибомонуклеотидами всех 4-х оснований.

Однако эти эксперименты были проведены с избытком фермента и не дали полной информации относительно скорости реакции. Для выяснения вопроса о предпочтительном отношении фермента к различным гомологам нуклеотидных последовательностей Вогт исследовал изменение скорости реакции в зависимости от скорости гидролиза четырех рибонуклеотидных гомополимеров в качестве субстратов [34]. В стандартной реакционной среде при значении рН 4,6 и при 45° поли-У деградировал с такой же скоростью, что и денатурированная молекула ДНК, в то же время скорость гидролиза поли-гЦ равнялась 5% этой скорости. Фермент практически (0,1% от скорости деградации денатурированной нагреванием молекулы ДНК) не действовал на поли-гА и поли-гГ. Однако эти результаты полностью не отражают субстратной специфичности нуклеазы к последовательности оснований в нуклеотидной цепи, поскольку поли-Ц, поли-А и поли-Г имеют выраженную вторичную структуру при использованных значениях рН среды и ионной силе стандартной реакционной смеси. Два полимера—поли гЦ и поли-гА,—как известно, проявляют значительную зависимость вторичной структуры от значений рН, используемых для выявления оптимальной скорости реакции нуклеазы. При рН 6,4, где нуклеаза проявляет лишь 5% активности, выявляемой при рН 4,6, эти полимеры образуют почти беспорядочную спираль, обнаруженную гипохромными измерениями [34]. Действительно, при этих значениях рН кислоторастворимость, вызванная действием нуклеазы на эти два полимера, соответственно равна приблизительно 30 и 50% скорости гидролиза денатурированной молекулы ДНК при рН 6,4. Относительные скорости расщепления поли-У и поли-Г, с другой стороны, не изменяются при значениях рН как 4,6, так и 6,4. Таким образом, по-видимому, активность нуклеазы SI неспецифична к встречающимся последовательностям в участках ферментативного расщепления в зависимости от рН инкубированной среды.

Вогт применил более чувствительный метод—метод щелочной седиментации: меченую нативную молекулу ДНК фага λ инкубировал с нуклеазой SI. Хотя препарат фаговой ДНК не был полностью свободен от способности образовывать одностебельные разрывы, основной пик на седиментограмме, по-видимому, не принадлежит продуктам гидролиза этих участков. По сравнению с параллельно инкубированным субстратом, содержащим ту же фаговую ДНК, но денатурированную нагреванием, нуклеаза переводит 96% метки в кислоторастворимую фракцию. В присутствии 0,05 М NaCl, вместо 0,3 М NaCl, нуклеаза наносит один разрыв в каждой из двух интактных нитей ДНК фага λ . Менее очищенная фракция нуклеазы (фракция после ДЕАЕ-целлюлозной хроматографии α -амилазного экстракта) наносит 20—30 разрывов в нативной молекуле ДНК фага λ при описанных условиях.

Исследования показали, что нуклеаза SI не атакует РНК/ДНК гибриды, образованные гибридизацией (H^3) d ТТТР-меченой ДНК, синтезированной *in vitro* обратной транскриптазой частично разрушенных миелобластов птичьего вируса с 70 s РНК миелобластов птичьего вируса [33]. Продукт плавления разводили в Cs_2SO_4 и центрифугиро-

вали до уравнивания отдельных РНК и ДНК. Пик РНК, содержащий осажденную РНК и 30% из подсчитанных ДНК, был диализован и затем инкубирован с нуклеазой. Более чем 90% радиоактивности было резистентно к действию нуклеазы SI, тогда как та же фракция, денатурированная нагреванием, почти полностью подвергалась нуклеазному расщеплению.

Институт экспериментальной
биологии АН Армянской ССР

Поступило 11.XII 1981 г.

**ՄԻ ՇՂԹԱՅԱՆՈՑ ՆՈՒԿԼԵՆԱՅԻՆ ԹԹՈՒՆՆԵՐԻ ՍՊԵՑԻՖԻԿ
ՆՈՒԿԼԵԱԶՆԵՐԻ ՍՈՒԲՍՏՐԱՏԱՅԻՆ ՍՊԵՑԻՖԻԿՈՒԹՅԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՈՐՈՇ ՀԱՐՑԵՐ**

Ժ. Ի. ՀԱԿՈԲՅԱՆ, Ռ. Ե. ԱԲՐԱՄՈՎ

Տվյալ աշխատանքում քննարկվում են մի շղթայանոց նուկլեինային թթուների հիդրոլիզող նուկլեազների սուբստրատային սպեցիֆիկության որոշ հարցեր, մասնավորապես, հիդրոլիզի պայմանների ազդեցությունը ֆերմենտների սպեցիֆիկության վրա:

**SOME PROBLEMS OF STUDY OF SUBSTRATE SPECIFICITY
OF SINGLE STRAND NUCLEASES**

J. I. AKOPIAN, R. E. ABRAMOV

Substrate specificity of single-strand nucleases has been discussed in this paper and, in particular, the influence of hydrolyse conditions on the specificity of the enzymes.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Абрамов Р. Е., Безирджян Х. О., Акопян Ж. И. Биолог. ж. Армении, 30, 58 1977.
2. Абрамов Р. Е., Безирджян Х. О., Акопян Ж. И. Биохимия, 44, 990, 1979.
3. Абрамов Р. Е., Акопян Ж. И. Мат-лы Всесоюзн. симп. «Макромолекулы клетки», 46, М., 1979.
4. Акопян Ж. И., Абрамов Р. Е. Биолог. ж. Армении, 34, 11, 1981.
5. Томилин Н. В. и Баренфельд Л. С. Биохимия, 42, 985, 1977.
6. Ando T. Biochim. et Biophys. acta, 114, 158, 1966.
7. Beard P., Morrow J. E. J. Virology, 12, 1303, 1973.
8. Dalton W. Biochemistry, 18, 4449, 1979.
9. Danner J. and Morgan R. S. Biochim. et Biophys. acta, 76, 655, 1963.
10. Friedberg E. C., Hadi S. M. J. Biol. Chem., 244, 5879, 1969.
11. Fujimoto M., Kuninaka A., Yoshino H. Agr. and Biol. Chem., 41, 1121, 1977.
12. Germond I. E. Europ. J. Biochem., 43, 591, 1974.
13. Hamilton L., Mahler J. and Grossman L. Biochemistry, 13, 1886, 1974.
14. Hayase E., Ando T. Agr. and Biol. Chem., 244, 2440, 1969.
15. Hayward G. S. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., 71, 2108, 1974.
16. Healey J. W., Stollar D., Simon M. J., Levine L. Arch. Biochem. Biophys., 103, 461 1963.

17. Hecht R., Thielman H. *Europ. J. Biochem.*, 89, 607, 1978.
18. Heflich R. H., Mahoney-Leo E., Maher V. and McCormick J. J. *Photochem. and Photobiolog.*, 30, 247, 1979.
19. Heppel L. A. *Science*, 123, 415, 1956.
20. Kaplan I. C., Kushner S. R. and Grossman L. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 63, 144, 1969.
21. Kasal K. and Grunberg-Manago M. *Europ. J. Biochem.*, 1, 152, 1967.
22. Kroeker W. D., Hanson D. M. *J. Biol. Chem.*, 250, 3767, 1975.
23. Lee S. Y. *Biochim. Biophys. acta*, 151, 126, 1968.
24. Ljungquist S., Lindahl T. *J. Biol. Chem.*, 249, 1530, 1974.
25. Nakao Y., Lee S. Y., Halvorson H. O. and Bock R. M. *Biochim. et Biophys. acta*, 151, 114, 1968.
26. Ohtaka Y., Uchida K., Sakai T. *J. Biochem.*, 54, 322, 1963.
27. Sato K. and Egami F. *J. Biochem.*, 44, 753, Tokyo, 1957.
28. Shank T. E., Rhodes C., Rigby P. W. I., Berg P. *Progr. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, 72, 989, 1975.
29. Shishido K. *Agr. and Biol. Chem.*, 43, 1093, 1979.
30. Stevens A. and Hilnoe R. J. *J. Biol. Chem.*, 235, 3016, 1960.
31. Strauss B., Robbins M. *Biochim. et Biophys. acta*, 161, 68, 1968.
32. Sutton W. D. *Biochim. et Biophys. acta*, 240, 522, 1971.
33. Temin H. M. and Mizutani S. *Nature*, 226, 1211, 1970.
34. Vogt V. M. *Europ. J. Biochem.*, 33, 192, 1973.
35. Vort V. M. *Meth. Enzymol. Nucl. Acids*, 65, 1, 248, 1980.
36. Waldeck W. *Biochim. et Biophys. acta*, 425, 157, 1976.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 591.1.15

СОДЕРЖАНИЕ КАТЕХОЛАМИНОВ И АКТИВНОСТЬ МОНОАМИНОКСИДАЗЫ В СИНАПТОСОМАХ ГОЛОВНОГО МОЗГА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СОСТОЯНИЯХ ЦНС

Л. А. СТЕПАНЯН

Исследовались сдвиги в содержании норадреналина и адреналина и активность моноаминоксидазы в синапсоматах головного мозга при естественных физиологических воздействиях. При пищевом и условнорефлекторном пищевом возбуждении отмечается увеличение количества норадреналина и адреналина и понижение активности фермента. Условнорефлекторное пищевое торможение вызывает снижение содержания норадреналина и активности фермента.

Ключевые слова: катехоламины, моноаминоксидаза, синапсоматы.

В числе актуальных проблем современной биохимии и фармакологии ЦНС вопрос о роли центральных норадренергических структур занимает особое место. Данные о влиянии катехоламинов на поведение, выработку условных рефлексов, о количественных сдвигах катехоламинов при различных функциональных состояниях ЦНС противоречивы и спорны [2, 11]. Предполагается, что адренергические синапсы вовле-

каются в процессы образования и сохранения памятного следа. В этих процессах большую роль могут играть не только суммарное содержание биогенных аминов, но и соотносительные уровни их и скорость обмена.

Ранее нами были выявлены значительные сдвиги в содержании дофамина, норадреналина, адреналина, серотонина и гистамина и изменение активности моноаминоксидазы (МАО) в целом мозге и его различных отделах в условиях естественных физиологических воздействий [8,9]. Для выяснения причин мобилизации, связывания и обмена трансмиттеров адренергической природы в субклеточных частицах мозга при различных функциональных состояниях необходимо было изучить содержание норадреналина и адреналина в синаптосомах головного мозга при естественных физиологических воздействиях. Исходя из этого, мы исследовали содержание норадреналина и адреналина, а также активность МАО (амин:кислород оксидоредуктаза (дезаминирующая, содержащая флаavin)); КФ 1. 4. 3. 4) в синаптосомах.

Материал и методика. Исследования были проведены на белых крысах-самцах массой 150—180 г в четырех сериях. Первая серия—контроль; у крыс, использованных во второй серии, вырабатывали пищевое возбуждение, в третьей серии опытов вызывали условнорефлекторное возбуждение, а в четвертой—внутреннее торможение методом угашения. Подопытных животных замораживали в жидком азоте в требуемый момент функциональной активности мозга в условнорефлекторной камере УРК-66. Синаптосомы выделяли по методу Маршбанка [13]. После осаждения ядер при 1000 g надосадочную жидкость центрифугировали на центрифуге УАС—601 при 18000 g. Выпавшие в осадок «грубые» митохондрии гомогенизировали в 0,7 М растворе сахарозы и центрифугировали в течение двух часов при 60000 g. Осажденные митохондрии гомогенизировали в 1,2 М растворе сахарозы и центрифугировали два часа при 60000 g. Надосадочную жидкость разводили в 3,75 раза и центрифугировали 30 мин при 30000 g, в осадок выпадали синаптосомы. Катехоламины определяли по методике Крута [9]. Активность МАО определяли по методике Горкина и сотр. [1], основанной на том, что при окислительном дезаминировании п-нитрофенилэтиламина образуется окрашенное вещество с максимумом поглощения при 420—450 мкм. За единицу активности фермента принимали количество его, вызывающее увеличение оптической плотности на 0,001 за 1 мин, отнесенное к 1 мг белка. Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре с термостатируемым кюветодержателем при 37°.

Результаты и обсуждение. Данные о сдвигах в содержании норадреналина приведены в табл. 1, из которой видно, что выработанные функциональные состояния вызывали значительные изменения в содержании исследуемых нами катехоламинов. Содержание норадреналина при пищевом возбуждении достоверно повышается; условнорефлекторное возбуждение также вызывает его повышение, между тем как условнорефлекторное торможение сопровождается снижением этого показателя как в целом мозге, так и в синаптосомах. Большой интерес представляют результаты, касающиеся сдвигов в содержании адреналина в синаптосомах мозга при различных функциональных состояниях (табл. 2).

Эти данные интересны в том отношении, что в доступной нам литературе мы не нашли сведений о наличии адреналина в синаптосомах головного мозга. При пищевом и условнорефлекторном пищевом воз-

Таблица 1

Содержание норадреналина в синапсосах головного мозга
при различных функциональных состояниях, мкг/г

Средние данные	Контроль	Пищевое возбуждение	Условнорефлек- торное пищевое возбуждение	Условнорефлек- торное пищевое торможение
$M \pm$	$0,092 \pm 0,0003$	$0,117 \pm 0,006$	$0,117 \pm 0,01$	$0,065 \pm 0,003$
n	8	6	9	6
б		$\pm 0,014$	$\pm 0,03$	$\pm 0,022$
p		$< 0,01$	$< 0,05$	$< 0,05$

Таблица 2

Содержание адреналина в синапсосах головного мозга
при различных функциональных состояниях, мкг/г

Средние данные	Контроль	Пищевое возбуждение	Условнорефлектор- ное пищевое воз- буждение	Условнорефлектор- ное пищевое торможение
$M \pm$	$0,024 \pm 0,003$	$0,034 \pm 0,001$	$0,034 \pm 0,001$	$0,029 \pm 0,001$
n	12	9	7	6
б		$\pm 0,001$	$\pm 0,001$	$\pm 0,007$
p		$< 0,001$	$< 0,001$	$> 0,05$

буждении нами выявлено повышение его содержания в синапсосах. При выработанном торможении заметных сдвигов по сравнению с контролем не обнаружено.

В инактивировании катехоламинов ведущую роль играют два процесса: окислительное дезаминирование моноаминов и О-метилирование. Роль МАО в обмене биогенных аминов-нейромедиаторов не вызывает сомнений. Нужно отметить, что относительно инактивации катехоламинов в синаптической щели есть разные точки зрения. Одни авторы считают, что МАО инактивирует медиаторы в пресинаптической области и поддерживает физиологический уровень их в пресинаптическом окончании нервного волокна, и в этом заключается основная функция фермента в процессе медиации нервного импульса, а катехол-О-метилтрансфераза (КОМТ) инактивирует в синаптической щели [15]. По мнению других, инактивирования катехоламинов в синаптической щели не происходит, так как КОМТ является внутриклеточным ферментом, не локализуется на внешней стороне постсинаптической мембраны [3]; в адренергических синапсах в инактивировании медиаторов большую роль играет обратный захват пресинаптическими окончаниями [12].

На фоне выявленных нами сдвигов в содержании норадреналина и адреналина представляло интерес проследить за изменением активности МАО в синапсосах мозга. Результаты этих исследований приведены в табл. 3.

Активность МАО в синапсосах мозга в контроле составляет $10,4 \pm 0,248$ единиц ферментной активности. Данные о соотношении активности МАО в синапсосах и в целом мозге в исследованиях Гле-

Активность МАО в синаптосомах головного мозга при различных функциональных состояниях, единица активности/мг белка

Средние данные	Контроль	Пищевое возбуждение	Условнорефлекторное пищевое возбуждение	Условнорефлекторное пищевое торможение
$M \pm$	$10,4 \pm 0,248$	$7,32 \pm 0,543$	$7,57 \pm 0,612$	$7,59 \pm 0,432$
n	7	4	4	5
b		$\pm 1,086$	$\pm 1,225$	$\pm 0,97$
p		$< 0,01$	$< 0,02$	$< 0,01$

бова и др. [4] совпадают с нашими. В наших исследованиях установлено, что при пищевом возбуждении имеет место понижение активности фермента, что сопровождается повышением количества норадреналина и адреналина в синаптосомах мозга.

Условнорефлекторное пищевое возбуждение также вызывает понижение активности фермента, что сопровождается повышением количества норадреналина и адреналина. Аналогичная картина отмечалась и при условном торможении, хотя при этом количество норадреналина снижалось, а содержание адреналина оставалось без изменений.

Таким образом, при условном торможении мы не отмечали зависимости между активностью МАО и сдвигами в содержании норадреналина и адреналина. В экспериментах по определению активности диаминооксидазы в головном мозге при различных функциональных состояниях (данные, которые еще не опубликованы) имело место понижение активности фермента как при возбуждении, так и при торможении ЦНС. И в этом случае мы не отмечали связи между сдвигами в содержании гистамина и изменением активности диаминооксидазы. Определение сдвигов в содержании норадреналина и адреналина и активности МАО в разных отделах мозга при различных функциональных состояниях также показали, что угнетение активности МАО не всегда сопровождается накоплением катехоламинов, а в некоторых случаях количество их даже понижается. В других исследованиях нашей лаборатории, посвященных определению активности МАО в мозговой ткани при терминальных состояниях и в восстановительном периоде после оживления организма в динамике, были обнаружены значительные изменения активности фермента. И здесь не было отмечено соответствия между изменением активности фермента и сдвигами в содержании моноаминов [7].

Чем же можно объяснить сдвиги в содержании норадреналина и адреналина в синаптосомах головного мозга? Можно предположить, что при этих состояниях меняется также активность КОМТ, как как при различных функциональных состояниях возможно «переключение» обмена катехоламинов с одного пути на другой [10]. Не исключено, что сдвиги в содержании норадреналина и адреналина были вызваны также изменением активности ферментных систем, ответственных за их синтез (изучение их является в настоящее время нашей задачей). Воз-

можно, при возбуждении ЦНС становятся определяемыми такие формы норадреналина и адреналина, которые в мозге контрольных животных не определяются.

МАО, регулирующая уровень медиаторов в нервных структурах, играет важную роль в разных функциях нервной системы. В настоящее время установлено, что МАО представляет собой не один фермент с широкой субстратной специфичностью, а набор родственных, отличающихся относительно узкой субстратной специфичностью и поддающихся препаративному разделению структурно связанных МАО [14]. С помощью избирательного блокирования фермента ингибиторами было показано, что в гомогенатах мозга имеются две формы его—А и Б.

Юдин и сотр. показали, что в различных областях головного мозга человека МАО имеет различную субстратную специфичность [14,15]. Данные о субстратной специфичности и чувствительности к действию ингибиторов различных форм МАО указывают на существование в пределах типов А и Б целого ряда подтипов, различающихся, в частности, по сродству к O_2 [6]. Особенности кинетики окисления серотонина и тирамина митохондриальной МАО указывают на возможное проявление этим ферментом кооперативных свойств в момент связывания субстратов, что характерно для аллостерических ферментов. Предложена новая модель строения и функционирования «встроенной» в биомембрану МАО, учитывающая изменение свойств этого фермента при воздействии на митохондриальную мембрану. В предложенной модели самой митохондриальной мембране, в которую «вмонтирована» МАО, отводится активная регуляторная роль [5]. Можно предположить, что при различных функциональных состояниях имеют место также конформационные изменения в структуре мембран, которые вызывают изменения фермента.

Ереванский государственный
медицинский институт,
лаборатория биосинтетических реакций мозга

Поступило 18.II 1981 г.

ԿԱՏԵՆՈՒԱՄԻՆԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՄՈՆՈԱՄԻՆՕՔՍԻԴԱԶՆԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ԳԼԽՈՒԴԵՂԻ ՍԻՆԱՊՏՈՍՈՄԵՐՈՒՄ ԿՆՀ ՏԱՐԲԵՐ ՖՈՒՆԿՅՈՒՆԱԼ ՎԻՃԱԿՆԵՐՈՒՄ

1. 2. ՍՏԵՓԱՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել են նորադրենալինի, ադրենալինի քանակական տեղաշարժերը և մոնոամինօքսիդազայի ակտիվությունը սպիտակ առնետների դիսուլֆիդի սինապտոսոմներում բնական, ֆիզիոլոգիական զրգուխների ազդեցության տակ:

Հետադրոտոլյունները ցույց են տվել, որ սննդային և պայմանական սննդային դրաման ժամանակ սինապտոսոմներում ավելանում է նորադրենալինի և ադրենալինի քանակը և իջնում է ֆերմենտի ակտիվությունը: Պայմանական սննդային արգելակման ժամանակ սինապտոսոմներում պակասում է նորադրենալինի պարունակությունը, իսկ ադրենալինի քանակը չի փոխվում: Ֆերմենտի ակտիվությունն այդ վիճակում նույնպես նվազում է:

CATECHOLAMINE CONTENT AND MONOAMINO-OXIDASE IN THE BRAIN SINAPTOSOMES AT DIFFERENT FUNCTIONAL STATES OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM

L. H. STEPANIAN

The changes in noradrenaline and adrenaline contents and monoaminooxidase activity in the rat brain sinaptosomes have been studied during natural physiological effects.

The increase in the level of adrenaline and noradrenaline and decrease of enzyme activity are noted during alimentary and conditioned alimentary excitation. The conditioned alimentary inhibition causes a decrease in the noradrenaline content. The adrenaline content remains unchanged. The enzyme activity is decreased at this state too.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Брусова Л. В., Вьюгова А. А., Горкин В. З. Укр. биохим. журн., 37, 463—471, 1965.
2. Буданцев А. Ю. Моноаминэргические системы мозга. М., 1976.
3. Глебов Р. Н., Крыжановский Г. Н. Функциональная биохимия синапсов. М., 1978.
4. Глебов Р. Н., Шевцов В. В., Гришанкова Е. Е., Стальная И. Д., Мезенцев А. Н. Бюлл. exper. биологии и медицины, 72, 36—38, 1970.
5. Васильевых Л. Г., Горкин В. З., Коган З. С. Биохимия, 1542—1550, 1979.
6. Горкин В. З. IV Всесоюзный биохим. съезд. Тез. докл. 119—120, л., 1979.
7. Казарян К. А., Назаретян Э. Е. Биолог. ж. Армении, 31, 514—519, 1978.
8. Степанян Л. А. Тр. Ер. мед. ин-та, 19, кн.2, 54—58, 1980.
9. Хачатрян Г. С., Степанян Л. А., Аветисян Н. Г. Вопросы биохимии мозга. 8, 221—237, 1973.
10. Утевский А. М., Осинская В. О. Укр. биохим. журн. 47, 6, 683—695, 1975.
11. Butcher L. L., Engel J., Fuxe J. Brain Res., 41, 387—411, 1972.
12. Iversen L. L. Biochem. Pharmacol., 23, 1927—1935, 1974.
13. Marchbanks R. J. Neurochem., 13, 1481, 1966.
14. Sandler M., Youdim M. B. Pharmacol. Rev., 24, 331—348, 1972.
15. Youdim M. B., Collins G. G. S., Sandler M. Nature, 223, 626—628, 1969.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 591.1.05

ВЛИЯНИЕ АТФ НА ОБРАЗОВАНИЕ АММИАКА И ГЛЮКОЗЫ ИЗ РЯДА L-АМИНОКИСЛОТ В КОРКОВОМ СЛОЕ ПОЧЕК ПРИ ИХ ПОРАЖЕНИИ МАЛЕИНОВОЙ КИСЛОТОЙ

Ж. С. ГЕВОРКЯН, А. С. ОГАНЕСЯН, И. Р. ФАТАЛОВА

Под действием малеиновой кислоты наблюдается выраженное нарушение функциональной деятельности почек, подавление активности ферментов, осуществляющих деаминирование L-глутаминовой, L-аспарагиновой кислот и L-орнитина, а также торможение образования глюкозы из этих аминокислот в корковом слое почек белых крыс. Введение АТФ экспериментальным животным или добавление его к инкубируемым средам приводит к восстановлению активности указанных ферментов и процессов глюконеогенеза.

Ранее нами было установлено, что при повышении содержания АТФ в почечной ткани усиливается деаминирование ряда L-аминокислот, обратное явление имеет место при понижении его количества [2,3]. Опыты на ткани нефункционирующих почек человека выявили резкое снижение тканевого дыхания, содержания АТФ и аминокислот-деаминирующей способности [4].

В определенных условиях (при низком уровне АТФ в почечной ткани) добавление АТФ к срезам почек или введение его в организм животного приводило к повышению активности ферментов, осуществляющих деаминирование некоторых L-аминокислот (глутаминовой, аспарагиновой, орнитина), а также повышение диуреза, усиление фильтрующей и секреторной способности почек и возрастание экскреции мочевины и аммиака с мочой [5].

Таким образом, результаты проведенных исследований показали стимулирующее действие АТФ на функцию почек. Исходя из вышесказанного, в дальнейшем мы провели ряд исследований по изучению влияния этого нуклеотида на функциональную деятельность почек и некоторые показатели метаболических процессов, протекающих в них при их поражении под действием малеиновой кислоты, вызывающей значительные нарушения в деятельности этого органа [7], условно называемые нами «медикаментозным нефритом».

Материал и методика. Опыты проводили на трех группах экспериментальных животных (белые крысы массой 140—160 г); контрольные, больные нефритом, больные нефритом, но получившие АТФ.

Нефрит вызывали подкожным введением малеиновой кислоты. из расчета 300 мг/кг массы в течение двух дней. На фоне развившегося нефрита или параллельно с введением малеиновой кислоты животным вводили АТФ подкожно из расчета 60 мг/кг массы в течение 3 дней, после чего их всех забивали, удаляли почки и в холодных условиях приготавливали срезы коркового слоя с целью изучения активности ферментов, осуществляющих деаминирование L-глутаминовой, L-аспарагиновой кислот и L-орнитина, а также интенсивности образования аммиака из этих аминокислот. Срезы почек, по 100 мг, инкубировали в Krebs-Рингер-бикарбонатном буфере (2мл) при $t = -37^\circ$ в течение одного часа. К каждой пробе добавляли: по 16 мкМ глутаминовой, аспарагиновой кислот и орнитина и по 4мкМ глутамин. Аммиак определяли микродиффузионным методом по Конве [6], мочевину—с помощью биотеста «Мочевина» (Чехословакия), фильтрующую способность почек—с помощью гипосульфита натрия, белок в моче по появлению пробы Геллера, глюкозу—по Дюмазеру.

Результаты и обсуждение. Как видно из табл. 1, после двукратного введения малеиновой кислоты у экспериментальных животных наблюдается выраженная протеинурия, повышается концентрация мочевины в крови и снижается клубочковая фильтрация почек. Отмечается также значительное повышение диуреза, что является результатом снижения реабсорбции воды в почечных канальцах.

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что при малеиновым нефрите образование аммиака из всех добавленных аминокислот значительно подавляется, особенно из глутаминовой и аспарагиновой кислот, деамидирование глутамин не страдает. В этих условиях до-

Действие малеиновой кислоты на некоторые показатели
функциональной деятельности почек
Средние данные 6-ти опытов

Показатели	Контрольные животные	Больные животные
Фильтрация, мл	$2,6 \pm 0,4$	$1,2 \pm 0,15$
Диурез, мл за 24 ч	$5,2 \pm 0,8$	$9,5 \pm 1,0$
Содержание белка в моче, ‰	следы	$0,165 \pm 0,04$
Содержание мочевины в крови, мг %	$40,0 \pm 4,2$	$85,0 \pm 7,2$

бавление АТФ *in vitro* или введение его *in vivo* в значительной мере способствует восстановлению интенсивности процессов деаминирования указанных аминокислот.

Таблица 2

Влияние малеиновой кислоты и АТФ на образование
аммиака из некоторых L-аминокислот в корковом
слое почек, мкМ/г ткани/час
Средние данные 6-ти опытов

Условия опыта	Глутамино- вая кислота	Аспарагино- вая кислота	Орнитин	Глутамин
Контроль	$9,2 \pm 1,0$	$13,0 \pm 1,2$	$17,6 \pm 1,5$	$16,8 \pm 1,6$
Нефрит	$2,4 \pm 0,3$	$5,2 \pm 0,8$	$9,2 \pm 1,0$	$17,6 \pm 1,2$
Нефрит + АТФ (<i>in vivo</i>)	$6,8 \pm 0,5$	$9,4 \pm 0,8$	$14,5 \pm 1,5$	$18,4 \pm 1,5$
Нефрит + АТФ (<i>in vitro</i>)	$6,2 \pm 0,7$	$8,5 \pm 0,9$	$12,7 \pm 1,2$	$17,7 \pm 1,2$
Нефрит + АТФ + диамид (<i>in vitro</i>)	$3,2 \pm 0,4$	$4,8 \pm 0,4$	$10,0 \pm 1,2$	$16,8 \pm 1,3$

Новообразование глюкозы из аминокислот, как свидетельствуют данные табл. 3, при нефрите подавляется в более выраженной степени, чем образование аммиака. АТФ и здесь оказывает благотворное влияние, восстанавливая интенсивность процессов глюконеогенеза.

Таблица 3

Влияние малеиновой кислоты и АТФ на образование
глюкозы из некоторых L-аминокислот в корковом
слое почек, мг/г ткани/час
Средние данные 5-ти опытов

Условия опыта	Глутамино- вая кислота	Аспарагино- вая кислота	Орнитин	Глутамин
Контроль	$4,4 \pm 0,7$	$4,0 \pm 0,6$	$3,4 \pm 0,4$	$4,0 \pm 0,1$
Нефрит	$0,8 \pm 0,1$	$1,0 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,02$	$0,8 \pm 0,01$
Нефрит + АТФ (<i>in vitro</i>)	$3,0 \pm 0,2$	$3,6 \pm 0,4$	$3,0 \pm 0,4$	$3,4 \pm 0,3$

Таким образом, под действием малеиновой кислоты происходят значительные изменения в функциональной деятельности и мета-

болизме почек. Каков механизм этих сдвигов? Малениновая кислота как цис-изомер фумаровой кислоты вызывает блокирование цикла трикарбоновых кислот, что приводит к значительному снижению энергетических ресурсов почечной ткани (табл.4). Как показали проведенные нами ранее исследования, при понижении энергетического состояния почечной ткани усиливается дефосфорилирование белков почек, в том числе и ферментов (глутаматдегидрогеназы и др.), осуществляющих деаминирование вышеуказанных аминокислот. Нами было установлено, что глутаматдегидрогеназа (возможно, и ферменты, учитывающие в процессах деаминирования L-аспарагиновой кислоты и L-орнитина) является фосфопротеином, дефосфорилирование которого приводит к снижению ее активности [1].

Т а б л и ц а 4
Влияние малениновой кислоты на содержание АТФ
в корковом слое почек
Средние данные 4-х опытов

Условия опыта	Содержание АТФ, мкМ/г ткани
Контроль	0,4±0,05
Нефрит	0,2±0,03

Наблюдаемое торможение образования аммиака из указанных выше аминокислот следует объяснить снижением активности соответствующих ферментов в результате их дефосфорилирования, что в свою очередь связано со снижением уровня макроэргических соединений в почечной ткани. Об этом свидетельствуют результаты опытов, показавших восстановление активности этих ферментов в присутствии добавленного АТФ. Добавление диамида (ингибитора протеинкиназы) снимает стимулирующий эффект АТФ, что указывает на вовлечение в эти процессы протеинкиназной реакции. Нами было показано, что при инкубировании срезов почек в условиях, приводящих к возрастанию в них содержания АТФ, повышаются количество цАМФ, активность протеинкиназы и ферментов, осуществляющих деаминирование глутаминовой, аспарагиновой кислот и орнитина.

Надо полагать, что подавление глюконеогенеза из аминокислот под действием малениновой кислоты связано, с одной стороны, с торможением процессов деаминирования аминокислот и образования кетокислот, с другой—со снижением содержания макроэргических фосфорных соединений почечной ткани. Об этом свидетельствуют приведенные данные—усиление образования глюкозы из L-аминокислот в присутствии АТФ, что связано как со стимулированием процессов их деаминирования и образования кетокислот, так и с ускорением процессов обратного синтеза глюкозы из них. Известно, что фильтрационные и особенно реабсорбционные и секреторные процессы, протекающие в почках, осуществляются против высокого концентрационного градиента и сопровождаются затратой большого количества энергии. Поэтому надо

полагать, что снижение энергетического уровня почечной ткани под действием малеиновой кислоты обуславливает также расстройства в функциональной деятельности почек.

Институт биохимии АН Армянской ССР

Поступило 17.VII 1981 г.

**ԱՏՖ-ի ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ՄԻ ՇԱՐՔ Լ-ԱՄԻՆԱԹՈՒՆԵՐԻՑ
ԱՄԻԱԿԻ ԵՎ ԳԼՅՈՒԿՈՉԱՅԻ ԱՌԱՋԱՑՄԱՆ ՎՐԱ ԵՐԻԿԱՄԻ
ԿԵԼԵՎԱՅԻՆ ՇԵՐՏՈՒՄ ՄԱԼԵԻՆԱԹՎԱՅԻՆ ԱՅՏԱՀԱՐՄԱՆ ԴԵՊՔՈՒՄ**

ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ Ժ. Ս., ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ Ա. Ս., ՖԱՏԱԼՈՎԱ Ի. Բ.

Ցույց է տրված, որ մալեինաթթվի ազդեցության տակ նկատվում է երիկամի ֆունկցիոնալ դործունեության արտահայտված խանգարում, ինչպես նաև մի շարք Լ-ամինաթթուների (գլյուտամինաթթու, ասպարազինաթթու, օրնիտին) դեամինացմանը մասնակցող ֆերմենտների ու այդ ամինաթթուներից գլյուկոզայի առաջացման պրոցեսների զգալի արգելակում երիկամի կեղևային շերտում: Փորձնական կենդանիներին ԱՏՖ ներարկելու կամ ինկուբացվող կտրվածքներին այն ավելացնելու դեպքում նկատվում է վերոհիշյալ ֆերմենտների և գլյուկոնեոգենետիկ պրոցեսների ակտիվության վերականգնում:

**THE EFFECT OF ATP ON THE PRODUCTION OF AMMONIA
AND GLUCOSE FROM SOME L-AMINOACIDS IN RENAL
CORTEX UPON ITS DAMAGE BY MALEIC ACID**

J. S. GEVORKIAN, A. S. OGANESIAN, I. R. FATALOVA

It is shown that maleic acid causes a pronounced disturbance of rat renal activity, as well as inhibition of enzyme activity, accomplishing deamination of some L-aminoacids (glutamic, aspartic acids and ornithine) and processes of glucose formation from the above-mentioned aminoacids in renal cortex.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бунятыан Г. Х., Геворкян Ж. С. и Оганесян А. С. Докл. АН СССР, 261, 4, 1006, 1981.
2. Геворкян Ж. С. и Оганесян А. С. Докл. АН Арм. ССР, 68, 183, 1979.
3. Лайта А., Шварц М., Сершен Г., Геворкян Ж. С. и Оганесян А. С. Докл. АН Арм. ССР, 68, 50, 1979.
4. Мидолян А. А., Оганесян А. С. и Чобанян К. А. Ж. эксп. и клин. мед., 15, 56, 1975.
5. Мидолян А. А., Геворкян Ж. С. и Оганесян А. С. Ж. эксп. и клин. мед., 21, 370, 1981.
6. Conway E. J. Microdiffusion analysis and volumetric error, London, 1947.
7. Mocielnicki R. P., Waldman T. A., Strober W. J. Clin. invest., 50, 901, 1971.

УДК 591.1.05

ВЗАИМОСВЯЗЬ АРГИНАЗЫ И ФЕРМЕНТОВ БИОСИНТЕЗА ПРОЛИНА КИШЕЧНИКА ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ LUMBRICUS TERRESTRIS

М. А. ДАВТЯН, А. Х. АГАДЖАНЯН, Х. Г. ГАСПАРЯН

Активность аргиназы и ферментов биосинтеза пролина кишечника при регенерации дождевого червя увеличивается в 1,5—2 раза. Изоэнзимный спектр аргиназы и ферментной системы биосинтеза пролина также изменяется. Активность I изоэнзима аргиназы увеличивается в 9, а второго—в 1,5 раза. По-видимому, I изоэнзим функционирует в направлении биосинтеза пролина.

Ключевые слова: дождевой червь, аргиназа, пролин.

Дождевой червь является уреотелическим организмом, хотя конечным продуктом азотистого метаболизма у него, помимо мочевины, является аммиак. Некоторые авторы считают, что такие организмы могут выделять также мочевую кислоту и аллантоин [4]. При анализе мочи некоторых видов дождевого червя—*Allolophora caligiosa* и *Phegomyia californica* [5]—было установлено, что в 100 мл мочи содержится 2,9—4,3 мг аммиака, 31,7—39,1 мг мочевины и 2—2,2 мг протеина. При повышении температуры меняется соотношение экскретируемого аммиака и мочевины, и червь становится типичным уреотелическим организмом [11,12].

В кишечнике дождевого червя обнаружены все ферменты орнитинового цикла [5] с преобладанием аргиназы, имеющей низкий молекулярный вес (27 000.) [9]. Дождевые черви способны регенерировать при удалении передней и задней части тела, причем задняя часть восстанавливается быстрее [6]. При полном удалении нервных узлов регенерации не происходит [13]. Для быстрого протекания этого процесса необходимы аэробные условия, в анаэробных же условиях регенерация прекращается. Излишки кислорода могут блокировать ее. Скорость регенерации ослабевает также при обработке ран цианистым калием. Нормальное протекание ее наблюдается при 18—20°. Молодые особи регенерируются быстрее, чем старые [4].

Цель настоящей работы состояла в изучении взаимосвязи аргиназы и ферментов биосинтеза пролина при регенерации. Следует подчеркнуть, что вопрос о процессе биосинтеза пролина у дождевого червя совершенно не освещен в литературе.

Материал и методика. Объектами исследования служили дождевые черви *Lumbricus terrestris* (одинаковой массы и примерно одинакового возраста), взятые для эксперимента с территории опытного хозяйства биологического факультета ЕГУ. Кишечник червя удаляли в холодных условиях после фиксации в парафиновой ватке, готовили 10%-ный гомогенат на смеси, состоящей из 20 mM KCl и 80 mM глицинового буфера (рН 9,5) в стеклянном гомогенизаторе типа Поттер-Эльвуджей-ма. Аргиназную активность определяли методом Ратнер [8] путем инкубирования

гомогената в присутствии 50 мкм L-аргинина и 5 мкм $MnCl_2$ с последующим определением мочевины методом Арчибальда [3]. Для определения биосинтеза пролина гомогенат инкубировали при 37° в течение часа в присутствии L-орнитина (100 мкм) и α -кетоглутарата (20 мкм) в виде калиевых солей в 0,1 М калий-фосфатном буфере (рН 7,4). После часовой инкубации с целью достижения превращения образовавшегося под влиянием орнитинтрансминазы пирролин-5-карбоксилата в пролин, добавляли свежий гомогенат и НАДН, смесь инкубировали 15 мин, после чего реакцию останавливали 10-минутным кипячением. Объем инкубационной смеси для аргиназы и ферментов биосинтеза пролина составлял 3 мл. Пробы центрифугировали и в надосадке определяли пролин по ранее описанной нами методике [1].

Колориметрическое выявление синей окраски пролина проводилось в 4 мл смеси ацетон+вода с последующим определением окраски на спектрофотометре СЮ-4А при длине волны в 595 мкм.

Для наблюдений за регенерацией в каждый опыт брали 30—40 дождевых червей, которых разрезали на две равные части. Контролем служили 5 головных и 5 хвостовых частей. Черви содержались в особых сосудах, наполненных почвой, в условиях оранжереи при 23—25°. Ферментативную активность кишечника определяли в 1-й, на 2-й и 3-й дни регенерации. Для гель-фильтрации экстрактов с целью обнаружения изоферментов аргиназы и ферментов биосинтеза пролина использовали Сефадекс G-150.

Результаты и обсуждение. Данные о биосинтезе пролина из различных предшественников у дождевого червя представлены в табл. 1, согласно которой эффективным предшественником биосинтеза пролина, как и у изученных нами других организмов (тутовый шелкопряд, молочная железа крыс, инфузории, фасолева зерновка), является орнитин. Биосинтез пролина из аргинина и глутамата у дождевого червя не обнаруживается, несмотря на то, что у него, по нашим данным, имеется глутамокиназная активность. Пролин синтезируется также из L-цитруллина. Вероятно, расщепление этой аминокислоты осуществляется обнаруженной нами ранее орнитинтранскарбамилазой, и образовавшийся орнитин служит субстратом для биосинтеза пролина.

Таблица 1

Биосинтез пролина из различных предшественников
у дождевого червя, мкм на 1 г ткани

Органы	L-орн	L-арг	L-цит	L-глу
Целое тело	5,02	0	0,5	0
Кишечник	12,02	0	1,2	0

В табл. 2 приведены данные о корреляции активностей аргиназы и ферментов биосинтеза пролина при регенерации дождевого червя.

Активность изученных ферментов с 1-го по 3-й день регенерации увеличивается приблизительно в 1,5—2 раза, причем максимум ее отмечается на 3-й день.

Представляло интерес изучить, меняются ли субстраты-предшественники биосинтеза до и после регенерации (табл.3).

Данные таблицы свидетельствуют о том, что как при регенерации, так и до нее биосинтез пролина обеспечивают лишь цитруллин и особенно орнитин. При регенерации орнитин превращается в пролин зна-

чительно эффективнее (в 3,5 раза интенсивнее по сравнению с дорегенерационным периодом).

Таблица 2

Изменение аргиназы и ферментов биосинтеза пролина кишечника при регенерации, мкм на 1 г ткани

Исходные активности		Аргиназа			Ферменты биосинтеза пролина		
Аргиназа	Ферменты биосинтеза пролина	Дни регенерации					
		1	2	3	1	2	3
1733	5,2	2106			12,8		
1840	5,0		2300			13,2	
1705	5,7			2336			15,7

Таблица 3

Биосинтез пролина из различных предшественников до и при регенерации дождевого червя, мкм на 1 г ткани

До регенерации				При регенерации			
L-орн	L-арг	L-цит	L-глу	L-орн	L-арг	L-цит	L-глу
3,49	0	1,64	0	13,0	0	1,70	0

Для изучения указанного вопроса на уровне ранее обнаруженных [2] изоэнзимов аргиназы мы подвергали гель-фильтрации экстракт кишечника на сефадексе G—150 (рис. 1).

Как показывает приведенная на рис. 1 кривая, активность I изоэнзима при регенерации повышается почти в 9 раз, а II изоэнзима—в 1,5 раза.

На рис. 2 показано изменение изоэнзимного спектра орнитинтрансаминазы (ОТА) и пирролин 5-карбоксилат редуктазы (П5КР). Данные четко свидетельствуют о повышении активности при регенерации обнаруженных двух изоэнзимов, ОТА и особенно П5КР. Сопоставляя данные об изменении изоэнзимов аргиназы и ферментов биосинтеза пролина, можно сказать, что I изоэнзим, активность которого при регенерации увеличивается больше, по-видимому, функционирует в направлении биосинтеза пролина. Очевидно, усиление биосинтеза пролина необходимо для обеспечения синтеза нужного при регенерации коллагена. Не исключается также вероятность использования пролина как энергетического субстрата, как это показано в отношении насекомых [10].

Взаимосвязь аргиназы и ферментов биосинтеза пролина подтверждается также прямой корреляцией их активности при заживлении кожи крыс. При регенерации ткани последних отмечались длительное повышение активности аргиназы и интенсивный синтез коллагена, что

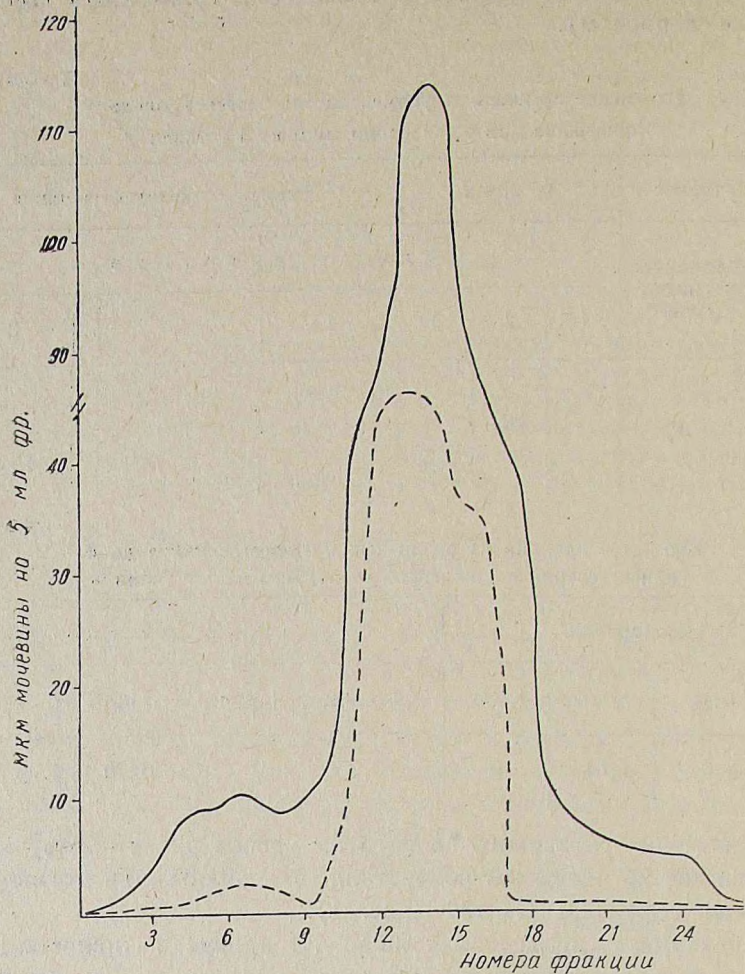


Рис. 1 Фракционирование экстракта аргиназы кишечника дождевого червя.
 --- до регенерации, — после регенерации.

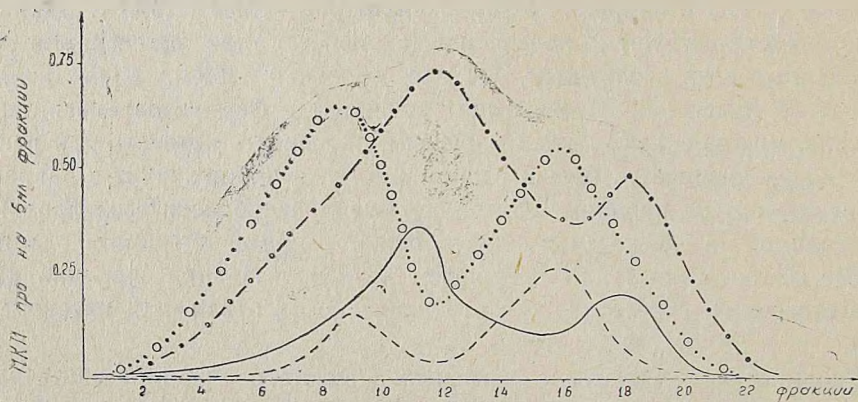


Рис. 2. Изменение изоэнзимного спектра ферментов биосинтеза пролина (ОТА, П5КР) кишечника дождевого червя при регенерации.
 до регенерации — ОТА, --- П5КР,
 после регенерации — · — ОТА, — ○ — П5КР.

приводило к повышению потребности в пролине, причем активность аргиназы повышалась в 1,5 раза [7].

Ереванский государственный университет,
кафедра биохимии и проблемная лаборатория
сравнительной и эволюционной биохимии

Поступило 16.IV 1982 г.

ԱՐԳԻՆԱԶԱՅԻ ԵՎ ՊՐՈԼԻՆԻ ԲԻՈՍԻՆԹԵԶԻ ՖԵՐՄԵՆՏՆԵՐԻ
ՓՈԽԱԴԱՐՁ ԿԱՊԸ ԱՆՁՐԵՎՈՐԴԻ LUMBRICUS TERRESTRIS
ՏԵՍԱԿԻ ՌԵԳԵՆԵՐԱՑԻԱՅԻ ԺԱՄԱՆԱԿ

Մ. Ա. ԴԱՎԹՅԱՆ, Ա. Խ. ԱԴԱԶՅԱՆ, Խ. Գ. ԳԱՍՊԱՐՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է արգինազայի և պրոլինի բիոսինթեզի ֆերմենտների փոփոխականությունը անձրերորդի աղիներում՝ նրա ռեգեներացիայի ընթացքում: Նշված ֆերմենտների ակտիվությունը ռեգեներացիայի պրոցեսում ավելանում է 1,5—2 անգամ:

Ուսումնասիրվել է նաև արգինազայի և պրոլինի բիոսինթեզի ֆերմենտների (ՕՏԱ և ՊՏԿՌ) իզոէնզիմային սպեկտրը:

Արգինազայի առաջին իզոէնզիմի ակտիվությունը ավելանում է 9 անգամ, իսկ երկրորդինը՝ 1,5 անգամ: Հավանաբար առաջին իզոէնզիմը գործում է պրոլինի բիոսինթեզի ուղղությամբ:

RECIPROCITY OF ARGINASE AND ENZYMES OF PROLINE
BIOSYNTHESIS IN THE INTESTINES DURING EARTHWORM
LUMBRICUS TERRESTRIS REGENERATION

M. A. DAVTIAN, A. Kh. AGADJANIAN, Kh. G. GASPARIAN

The correlation between arginase activity and that of the enzymes of proline biosynthesis in the intestines during the regeneration of earthworm has been investigated. The activity of the both fermentative systems during the regeneration is increased by 1,5—2 times. Also investigated is the change in the isoenzyme spectrum of arginase and the fermentative system of proline biosynthesis.

The activity of the first isoenzyme of arginase is increased by 9 times, and of the second — by 1,5 times. Apparently, the first isoenzyme is functioning in the direction of proline biosynthesis.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агаджанян А. Х., Арутюнян Л. М., Биол. ж. Армении, 32, 12, 1979.
2. Гаспарян Х. Г., Агаджанян А. Х. Молодой научн. работник, ЕГУ, 34, 2, 1981.
3. Archibald R. M. J. Biol. Chem., 1956, 121, 1944.
4. Duweini A. K., Ghabbour S. L. Ann. Zool. Ecol. Anim., 4, 495, 1967.
5. Edwards C. A., Loffy J. R. Biology of fathworms., London, 1977.
6. Gates G. E. Trans. Am. Philo. Soc., 62, 7, 1972.
7. Rao M. V. R., Mishra O. P., Santhanam K., Vijayazaghavan P. K. Nutr. Repts Int., 22, 167, 1980.
8. Ratner S., Pappas A. J. Biol. Chem., 179, 1199, 1949.
9. Reddy S. R. R., Cambell J. W. Biochem. J., 115, 495, 1969.

10. Sactor B., Childrees C. Arch. Biochem. Biophys., 120, 583, 1967.
11. Tillingast E. K. J. Exp. Zool., 166, 295, 1967.
12. Tillingast E. K., McInnes D. C., Djuffill R. A. Comp. Biochem. Physiol., 1087, 1969.
13. Lhinkin L. J. Exp. Zool., 73, 43, 1936.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1988

УДК 581.1.28:634.8(479.25)

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ И ПРАКТИЧЕСКАЯ ПЛОДОНОСНОСТЬ ВИНОГРАДА СПИТАК АРАКСЕНИ И НЕРКЕНИ

К. С. ПОГОСЯН, Э. А. АРУТЮНЯН, И. А. СКЛЯРОВА

Изучалась потенциальная и практическая плодородность почек винограда сорта Спитак Араксени и Неркени, а также количество дней, необходимых для распускания почек и корнеобразования на одноглазковых черенках.

Ключевые слова: виноград, плодородность.

Наиболее распространенным в сельскохозяйственной экономике методом оценки плодородности виноградного растения является подсчет урожая. Галет [15] выражал плодородность количеством полученного урожая, собранного с одного куста, в кг или в гектолитрах вина, получаемого с одного га. Однако эти методы не учитывают факторов, влияющих на количество урожая, таких как цветение почек, число соцветий и их размеры в почках, расположение почек на побеге и ряд других.

Одним из простых аналитических методов выражения плодородности является определение среднего числа гроздей в расчете на лозу и на один, средний для лозы, глазок [17]. При подсчете «реального коэффициента плодородности» Балтату [8] учитывал и величину цветения почек. Но для более объективного прогнозирования урожая в зимний период необходимо учитывать и положение почки на побеге [13, 18].

Целью настоящего исследования явилось изучение потенциальной и практической плодородности почек винограда сорта Спитак Араксени и Неркени с учетом месторасположения почек на плодородном побеге.

Материал и методика. Десять побегов, содержащих по десять почек винограда обоих сортов, черенковали в середине февраля и высаживали в кюветы на проращивание в теплице без нарушения очередности почек. Количество почек на побегах обусловлено длиной плодовой стрелки, оставляемой на кустах при весенней обрезке и не превышающей 10 глазков. Потенциальная и практическая плодородность почек определялись согласно предложенному Бессисом методу определения реальной плодородности [10, 11]. Для показателя плодородности каждой почки рассчитывалась квадратическая ошибка m , на основании которой подсчитана и приведена ошибка опыта m_D для плодородности побега [7].

Метод оценки реальной плодородности основан на том, что после закладки и формирования соцветий в почках не происходит сколько-нибудь заметных изменений [4], а рассчитанный таким образом урожай отличается от фактического на несколько процентов [12, 19].

Наряду с вышесказанным, изучалась глубина покоя зимующих почек, а также велся учет процента распускания почек в зависимости от их месторасположения на побеге и количества образовавшихся на одноглазковых черенках корней.

Гистохимическими методами изучалась активность цитохромоксидазы и количество крахмала в тканях побега [3, 16].

Результаты и обсуждение. Сравнение полученных данных по потенциальной плодородности почек винограда изученных сортов выявило превосходство сорта Неркени. Эта разница обусловлена генетическими особенностями сорта, хотя по силе роста побеги винограда Спитак Араксени превосходили побеги Неркени. Так, средний показатель диаметра побегов у первого составил 9,2 мм, а у второго — 6,5. Наиболее плодородная часть плодовой стрелки сорта Спитак Араксени располагалась в зоне 4—10 глазков, а у Неркени этот показатель высок по всей длине побега (табл. 1).

Таблица 1

Потенциальная плодородность центральных почек винограда Спитак Араксени ($m_D \pm 0,54$) и Неркени ($m_D \pm 0,77$), выраженная в числе соцветий

Сорт	Положение почки на побеге										Общее на побег
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Спитак Араксени	0,33	0,43	0,55	0,80	0,80	0,88	1,00	1,25	0,55	0,86	7,45
Неркени	1,00	1,00	1,00	1,30	1,40	1,25	1,25	1,25	2,14	1,37	12,96

Переход зимующих почек из состояния органического покоя в вынужденный происходит в январе—феврале, когда температурные условия в природе не способствуют прорастанию почек. В лабораторных условиях для прорастания почек на черенках, срезанных в начале февраля, достаточно 10—20-ти сут, а в марте — 4—10-ти сут [6]. Наши наблюдения показали, что для распускания почек винограда Спитак Араксени необходимо 8—12,5 сут, а сорта Неркени — 10—15,5 сут. Причем в обоих случаях четко проявлялась тенденция более быстрого распускания почек на второй половине побега, начиная с 4-го глазка.

Помимо сроков, необходимых для полного распускания почек, проводился подсчет процента распустившихся почек от общего их количества на одноглазковых черенках. По этому показателю выгодно отличался сорт Спитак Араксени, но для обоих сортов выявлена одна и та же закономерность: высокий процент распускания почек наблюдался в средней зоне побегов (4—6 глазков), что отмечалось также рядом исследователей [9, 14] (табл. 2).

Несколько высокий процент распускания почек у сорта Спитак Араксени обусловил и меньшую разницу между практической и потенциальной плодородностью, тогда как у сорта Неркени она больше (табл. 3).

Таблица 2

Распускание центральных почек, % от общего количества

Сорт	Положение почки на побеге										Общее на побег
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Спитак Араксени	90	70	90	100	100	90	80	80	90	70	86,0
Неркени	50	30	80	100	100	80	80	80	70	80	75,0

Таблица 3

Практическая плодоносность центральных почек винограда Спитак Араксени ($m_D \pm 0,49$) и Неркени ($m_D \pm 0,80$), выраженная в числе соцветий

Сорт	Положение почки на побеге										Общее на побег
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Спитак Араксени	0,30	0,30	0,50	0,80	0,80	0,80	0,80	1,00	0,50	0,60	6,40
Неркени	0,50	0,30	0,80	1,30	1,40	1,00	1,00	1,00	1,50	1,10	9,90

Рассчитанная практическая плодоносность сорта Спитак Араксени составила 85,9, а у сорта Неркени — 76,3% от потенциальной.

Согласно литературным данным, корни виноградного растения, в отличие от зимующих почек и камбиальной ткани, не имеют периода глубокого покоя и при благоприятных внешних условиях могут расти в течение всего года [2, 5]. Проведенный в связи с этим учет корней, образовавшихся на одноглазковых черенках за счет активной деятельности камбиальной ткани [1], показал, что их суммарное количество со второго по десятый глазок составило у сорта Спитак Араксени 78, у сорта Неркени — 27.

Интенсивное корнеобразование у сорта Спитак Араксени наблюдалось в зоне 3—7 глазков, а у сорта Неркени эта зона несколько уже — 3—6 глазков. У сорта Неркени количество образовавшихся на двухлетней древесине корней было незначительным и уступало количеству корней на всех одноглазковых черенках (превосходя лишь второй глазок на 0,7%).

Гистохимическое определение цитохромоксидазы и крахмала в тканях черенков показало большую разницу в активности цитохромоксидазы и накоплении крахмала как по длине побега, так и между сортами. Нами просматривались все черенки с корнями и без них.

В тканях черенков Спитак Араксени в локализации и активности цитохромоксидазы наблюдалась определенная закономерность: у окорененных черенков цитохромоксидаза была локализована в сердцевинных лучах флоэмы и ксилемы, лубяной паренхиме и перимедулярной зоне, активность фермента в этих тканях была высокая; у черенков, у которых не отмечалось образования корней, низкая активность наблю-

далась только в сердцевинных лучах флоэмы и ксилемы, перимедулярной зоне. В зоне 1—3 глазков активность фермента независимо от корнеобразования была пониженной, с 4-го глазка она повышалась и достигала максимальной величины в зоне 8—10 глазков.

В тканях окорененных черенков Спитак Араксени в сердцевинных лучах ксилемы и перимедулярной зоне отмечались следы крахмала. Эта закономерность наблюдалась по всей длине побега. Высокая активность фермента и гидролиз крахмала в тканях связаны с корнеобразовательными процессами. Противоположная картина наблюдалась в тканях черенков без корней: сердцевинные лучи флоэмы и ксилемы, древесная паренхима и перимедулярная зона были заполнены крахмалом.

Все ткани неокорененных черенков сорта Неркени были побуревшими, очаговое побурение древесной паренхимы наблюдалось у окорененных черенков. Это искажало правильную картину локализации и активности метаболитов. Поэтому в сердцевинных лучах ксилемы и древесной паренхиме окорененных черенков крахмал нами отмечен в зоне 5-го и 9-го глазков, в перимедулярной зоне — в 3, 6, 7-го глазков. В зоне этих же глазков в сердцевинных лучах флоэмы и ксилемы, лубяной паренхиме и перимедулярной зоне активность цитохромоксидазы была низкой.

Проведенные исследования выявили существенное превосходство (73,9%) потенциальной плодоносности сорта Неркени. Относительно худший показатель распускания почек у этого сорта (75,0 против 86,0% у сорта Спитак Араксени) несколько уменьшил разницу в практической плодоносности, которая составила 54,7%.

Наблюдения показали, что интенсивным корнеобразованием, особенно в зоне 3—7-го глазков, а также и более мощным листовым аппаратом выделялся виноград сорта Спитак Араксени.

Институт виноградарства, виноделия
и плодоводства МСХ Армянской ССР

Поступило 20. XI. 1981 г.

ԱՍԳՈՂԻ ՍՊԻՏԱԿ ԱՐԱՔՍԵՆԻ ԵՎ ՆԵՐԿԵՆԻ ՍՈՐՏԵՐԻ ՊՈՏԵՆՑԻԱԿ ԵՎ ՊՐԱԿՏԻԿ ՊՏՂԱՔԵՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Կ. Ս. ՊՈՂՈՍՅԱՆ, Է. Ա. ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ, Ի. Ա. ՍԿԼՅԱՐՈՎԱ

Ուսումնասիրվել է խաղողի Սպիտակ Արաքսենի և Ներկենի սորտերի բողբոջների պտղաբերությունը, բողբոջների բացման ժամանակը և միաշնչ կտրոնների արմատակալումը:

Ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ Ներկենի սորտի բողբոջների պտենցիալ պտղաբերությունը գերազանցում է Սպիտակ Արաքսենի պտղաբերությունը: Պրակտիկ պտղաբերության տարբերությունը 2 սորտերի միջև փոքրանում է ի հաշիվ այն բանի, որ Սպիտակ Արաքսենի սորտի մոտ բողբոջների բացվածությունը ավելի բարձր տոկոս է կազմում:

Արմատակալման ինտենսիվությամբ և ավելի հզոր տերևային ապարատով աչքի են ընկնում Սպիտակ Արաքսենի սորտի կտրոնները, որոնց մոտ նկատվում է նաև ցիտոքրոմօքսիդազա ֆերմենտի ակտիվության բարձրացում:

POTENTIAL AND PRACTICAL FERTILITY OF SPITAK ARAKSENY AND NERKENY VINE VARIETY

K. S. POGOSYAN, E. A. HARUTYUNYAN, I. A. SKLYAROVA

Potential and practical fertility of the buds of Spitak Arakseny and Nerkeny grapevine variety, as well as bud blossoming and root forming on the one-year-old cuttings have been studied.

As a consequence of laboratory investigation high potential and practical fertility of Nerkeny variety, in comparison with Spitak Arakseny has been shown.

With intensive root forming and more mighty leave cover distinguished were cuttings of Spitak Arakseny, where high activity of cytochromeoxidase ferment has been revealed too.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранова Е. А. Тр. Гл. Бот. сада, 2, 168—193, 1951.
2. Бузин Н. П. Биологические основы виноградного растения. Ташкент, 1952.
3. Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965.
4. Лазаревский М. А. Виноградарство. М., 1937.
5. Мерджаниан А. С. Виноградарство. М., 1939.
6. Погосян К. С. Физиологические особенности морозоустойчивости виноградного растения. Ереван, 1975.
7. Соколов А. В. Сб.: Агрохимические методы исследования почв. М., 1969.
8. Baltatu G.—H. Stud. Cerc. Sti., Biol. Sti. Agric., Las, 181—185, 1956.
9. Benabedrabou A. Diplome d'etude appuofondies, Dijon, 1972.
10. Bessis R. C. R. Acad. Agric. Fr., 14, 823—827, 1960.
11. Bessis R. C. R. Acad. Agric. Fr., 14, 828—832, 1960.
12. Briza K., Milosavljevit M. Zborn. Rad. Poljopriv. Fak. (Beograd), 6, 1958.
13. Chandra K. et al. Indian J. Hort., 35, 1; 16—18, 1978.
14. Chavet M., Reynier A. Manuel de viticulture, Paris—VI, 141, 1975.
15. Galet P. Cèpages et vignobles de France. Montpellier, 2, 675—1655, 1957.
16. Gomori G. Microscopic Histochemistry. Principles and Practice. Chicago, 1952.
17. Laporte M. Vitis, 86, 215—217, 1937.
18. Müller K. Rebe Wein, 33, 1:19—20, 1980.
19. Wurgler W., Leyras Bolay. St. Fed. Essais Agric. Lau sanne. 479, 783—786, 1955.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 581.19:634.21:631.82:479.25

ИЗМЕНЕНИЕ ОБМЕНА АЗОТИСТЫХ СОЕДИНЕНИЙ У АБРИКОСА

С. А. МАРУТЯН, А. А. МАРГАРЯН, С. Г. ДАНИЕЛЯН

Изучались изменения в азотном обмене растений абрикоса в зависимости от различных доз и соотношений минерального питания. Установлено, что для продукционных процессов азотного метаболизма оптимальным является полное минеральное удобрение с двойной дозой азота.

Ключевые слова: абрикос, азотистые соединения, фазы вегетации.

Роль минеральных элементов в жизнедеятельности растений общеизвестна, но степень и пути их участия в отдельных звеньях обмена веществ выявлены недостаточно. Так, не ясна роль калия в азотном обмене, хотя предполагается, что он участвует в активации ферментов при связывании аминокислот в белки, а также в усилении синтеза углеводов [3]. По данным Коха и Мегеля [4], при дефиците калия меченый нитратный азот меньше поступает в растение и в значительно меньшем количестве образует белковый азот. По сообщениям этих же авторов, недостаток фосфора ухудшает азотный обмен, и прежде всего в корнях однолетних растений, что приводит к уменьшению поступления азота в надземные части.

Поставив перед собой задачу выявить наиболее эффективное соотношение доз и форм питательных элементов для абрикосовых деревьев, произрастающих в условиях маломощных почв предгорной зоны Армении, мы задались целью изучить изменения в азотном обмене листьев и побегов абрикоса в течение вегетации при различных режимах минерального питания.

Материал и методика. Полевые опыты поставлены на молодых плодоносящих деревьях абрикоса сорта Еревани, посадки 1970 г., в совхозе Уджан, Аштаракского района по схеме:

1. Без удобрения (контроль); 2. с $N_{100}P_{100}K_{100}$; 3. с $N_{100}P_{100}$; 4. с $P_{100}K_{100}$;
5. с $N_{100}K_{100}$; 6. с $N_{200}P_{100}K_{100}$; 7. с $N_{100}P_{200}K_{100}$.

Повторность опыта трехкратная. Удобрения вносились рано весной в борозды вокруг ствола деревьев на глубину 25—30 см. Анализу подвергались побеги и листья абрикоса, взятые в фазе интенсивного роста (май), затухания роста (июль) и в конце вегетации (октябрь). В фиксированном материале определяли содержание различных форм азота (общего, небелкового, белкового, амидного, аммиачного) методом отгонки аммиака и последующим колориметрированием с применением реактива Несслера [1].

Результаты и обсуждение. Проведенные нами исследования показали, что применение минеральных удобрений в различных дозах и соотношениях по-разному влияет на динамику содержания азотистых соединений в листьях и побегах абрикоса.

Из табл. 1 явствует, что применение в качестве источников минерального питания азота, фосфора, калия ($N_{100}P_{100}K_{100}$) в равных соотношениях в период интенсивного роста приводит к увеличению общего азота в листьях на 30%. Так же изменяется его содержание при применении $N_{100}P_{200}K_{100}$ и азотно-фосфорном источнике питания ($N_{100}P_{100}$). Наибольшее увеличение количества общего азота отмечается в варианте с $N_{200}P_{100}K_{100}$ и с $N_{100}K_{100}$, и только при фосфорно-калийном удобрении содержание его в листьях изменяется незначительно.

Изменение содержания общего азота в листьях абрикоса связано с изменением его фракционного состава — белкового и небелкового азота. Удельное содержание последних в зависимости от доз и соотношений минеральных элементов различно. Установлено, что максимальное увеличение небелковой фракции достигается при $N_{200}P_{100}K_{100}$, а минимальное — в варианте без азота ($P_{100}K_{100}$). Применение азота с

Содержание форм азота в листьях абрикоса в период интенсивного роста в зависимости от доз и соотношений минеральных элементов, мг/г

Варианты	А з о т				
	общий	белковый	небелковый	амидный	аммиачный
Контроль (без удобрения)	19,50	16,50	3,00	0,22	0,45
$N_{100}P_{100}K_{100}$	25,50	20,50	5,00	0,85	0,65
$N_{100}P_{100}$	25,50	20,50	5,25	0,84	0,77
$P_{100}K_{100}$	20,00	16,75	3,25	0,25	0,44
$N_{100}K_{100}$	26,00	20,60	5,40	1,02	0,70
$N_{200}P_{100}K_{100}$	26,00	18,50	7,50	1,38	0,80
$N_{100}P_{200}K_{100}$	25,50	21,25	4,25	0,45	0,60

фосфором или калием приводит к изменению содержания белкового и небелкового азота в листьях почти в равных величинах (табл. 1). Повышение дозы фосфора ингибирует увеличение небелковой фракции, за счет которой повышается удельное содержание белковой формы азота.

Отмеченные закономерности наблюдаются и в последующий период (фаза остановки роста), а в конце вегетации реакция растения на двойное фосфорное питание относительно слабеет.

Следовательно, действие фосфора в сочетании с N и K специфично, поскольку увеличение азота в листьях абрикоса может иметь место при повышении доз фосфора лишь в узких пределах и в определенные периоды вегетации.

Одним из показателей направленности обмена азотсодержащих соединений является изменение его ключевого и конечного продукта—аммиачного азота. Как показали наши исследования, изменение его в листьях абрикоса в различных вариантах коррелирует с характером изменения небелкового азота. Так, например, аммиачный азот, как и небелковый, по сравнению с контролем количественно не изменяется в варианте с фосфорно-калийным удобрением. С активацией азотного метаболизма при внесении $N_{200}P_{100}K_{100}$ содержание его увеличивается.

Как известно, первичным путем ассимиляции аммиака является связывание его в амиды и аминокислоты. Нами установлено, что с увеличением его количества в листьях абрикоса усиливается синтез амидного азота. Примерно в 6 раз увеличивается содержание амидов по сравнению с контролем на фоне $N_{200}P_{100}K_{100}$ и $N_{100}K_{100}$, сравнительно меньше аммиака вовлекается в синтез амидов при двойной дозе фосфора.

Церлинг [2] отмечает необходимость исследования листьев в связи с диагностикой питания в фазе затухания прироста побегов, когда устраняется явление «фактора разбавления» (имеется в виду прирост массы). Учитывая это обстоятельство, мы продолжили изучение азотного обмена в период остановки роста.

Выявлено, что в этот период уровень содержания азотистых соединений во всех опытных вариантах превосходит контроль (табл. 2).

Таблица 2

Содержание разных форм азота в листьях абрикоса в период остановки роста.
мг/г

Варианты	А з о т				
	общий	белковый	небелковый	амидный	аммиачный
Контроль	17,50	14,63	2,87	0,42	0,40
N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	21,00	17,75	3,25	0,20	0,70
N ₁₀₀ P ₁₀₀	21,00	17,13	3,87	0,40	0,65
P ₁₀₀ K ₁₀₀	18,50	14,25	4,25	0,20	0,55
N ₁₀₀ K ₁₀₀	23,00	18,50	4,50	0,27	1,01
N ₂₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	25,00	21,50	3,50	0,28	1,22
N ₁₀₀ P ₂₀₀ K ₁₀₀	21,00	18,00	3,00	0,28	0,47

Наибольшее влияние на содержание азота, как и в предыдущей фазе, оказывает полное минеральное питание с двойной дозой азота (N₂₀₀ P₁₀₀ K₁₀₀). Увеличение общего азота при этом происходит в основном за счет белковой фракции, что свидетельствует об усилении биосинтеза белка, стимулируемого двойной дозой азота.

Интересно отметить, что аммиачная форма азота в листьях накапливается на фоне всех источников питания, а синтез амидного азота в этот период подавляется.

Высокий уровень содержания азотистых соединений при N₂₀₀ P₁₀₀ K₁₀₀ по сравнению с контролем и другими опытными вариантами сохраняется до конца вегетации.

Нами изучалось также изменение обмена азотистых соединений в побегах абрикоса в зависимости от соотношения и доз минеральных элементов питания (табл. 3). В начальный период развития побегов

Таблица 3

Изменение содержания форм азота в побегах абрикоса в зависимости от различных доз и соотношений минеральных удобрений, мг/г

Варианты	Период интенсивного роста					Конец вегетации				
	А з о т					А з о т				
	общий	белковый	небелковый	амидный	аммиачный	общий	белковый	небелковый	амидный	аммиачный
Контроль (без удобрения)	8,50	7,00	1,50	0,11	0,26	8,00	6,25	6,75	0,11	0,16
N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	9,50	6,63	2,87	0,43	0,23	8,50	6,13	2,37	0,12	0,20
N ₁₀₀ P ₁₀₀	9,00	5,50	3,50	0,37	0,27	8,50	5,88	2,62	0,14	0,21
P ₁₀₀ K ₁₀₀	9,00	6,00	3,00	0,30	0,22	9,00	5,75	3,25	0,12	0,115
N ₁₀₀ K ₁₀₀	10,50	7,00	3,00	0,38	0,22	7,50	5,25	2,25	0,12	0,18
N ₂₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀	11,00	5,50	5,50	1,32	0,37	10,00	7,00	3,00	0,12	0,18
N ₁₀₀ P ₂₀₀ K ₁₀₀	9,50	5,75	3,75	0,60	0,25	7,50	4,75	2,75	0,12	0,18

содержание общего азота в вариантах колеблется в пределах 5—17%.

Особенно следует выделить вариант с N₂₀₀ P₁₀₀ K₁₀₀, при котором наблю-

дается наиболее высокий уровень содержания общего и небелкового азота.

Существенные сдвиги под воздействием этого удобрения происходят в содержании амидного и амиачного азота.

Выявленные высокие концентрации азотистых соединений в побегах на фоне двойной дозы азота свидетельствует о более активном включении его в общий метаболизм растений по сравнению с остальными источниками питания. Эта закономерность наблюдается до конца вегетации.

Изменения в азотном обмене побегов в зависимости от доз и соотношений минеральных элементов отражаются и на приросте в целом. Наибольший прирост побегов, в которых азотистые соединения накапливаются в максимальном количестве, обеспечивается при $N_{200} P_{100} K_{100}$ (81 см против контроля 43 см); одинаковый прирост наблюдается при $N_{100} P_{200} K_{100}$ и $N_{100} P_{100} K_{100}$ (соответственно 74 и 75 см); слабый прирост по сравнению с контролем отмечается в варианте с $P_{100} K_{100}$ (46 см), где слабее выражены синтетические процессы азотистых соединений.

Поскольку основной оценкой реакции растений на удобрения является урожайность, то важно было выяснить, какое именно соотношение питательных элементов обеспечивает максимальный урожай и какова связь его с уровнем содержания азотистых соединений (продукционные процессы азотистого обмена). Как и следовало ожидать, максимальная прибавка урожая (148,3% от контроля) обеспечивается на фоне двойной дозы азота в сочетании с РК, фон, который благоприятствует интенсивному синтезу азотистых соединений. Значительный эффект в повышении урожайности достигается также при $N_{100} P_{100} K_{100}$ и $N_{100} P_{200} K_{100}$, обеспечивающих почти одинаковую прибавку урожая (соответственно 42,4 и 44,0%). Применение $P_{100} K_{100}$ не дало значительных результатов.

Таким образом, обобщая полученные данные по изучению обмена азотистых соединений в побегах и листьях абрикоса в связи с применением различных доз и соотношений минеральных элементов питания, можем заключить, что оптимальным для продукционных процессов азотного обмена, а также в повышении урожайности является полное минеральное удобрение с двойной дозой азота ($N_{200} P_{100} K_{100}$).

Ордена «Знак Почета» НИИ виноградарства,
виноделия и плодоводства МСХ
Армянской ССР

Поступило 5. III. 1982 г.

ԱԶՈՏԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԾԻՐԱՆԵՆՈՒ ՄՈՏ

Ս. Ա. ՄԱՐՈՒԹՅԱՆ, Ա. Ա. ՄԱՐԳԱՐՅԱՆ, Ս. ԴԱՆԻԵԼՅԱՆ

*Ուսումնասիրվել են ծիրանենու տերևներում և շիվերում ազոտային միացությունների քանակական տեղաշարժերը՝ կախված հանքային սննդա-
նությունից և նրանց հարաբերակցությունից:*

Պարզվել է, որ ազոտային նյութերի փոխանակության օպտիմալ, պրո-
դուկտիվ պրոցեսների և բերքատվության բարձրացման լավագույն տարբերա-
կը ազոտի կրկնակի դոզայով $N_{200}P_{100}K_{100}$ հանքային լրիվ պարարտացումն է:

NITROGEN INTERCHANGE IN APRICOT TREES DURING THE VEGETATION PERIOD AS DEPENDING UPON DOSAGES OF MINERAL FERTILIZERS AND THEIR CORRELATION

S. A. MARUTIAN, A. A. MARGARIAN, S. G. DANIELIAN

We have investigated the quantitative translocation of nitrogen components in apricot leaves as depending upon dosages of mineral nutrition and their correlation.

It has been established that the best variant for intensifying the optimal productive processes and raising the crop level is a full mineral fertilization with a double dosage of nitrogen (N_{200} , P_{100} , K_{100}).

ЛИТЕРАТУРА

1. Маргарян А., Оганесян А. Информ. листок, Ереван, 1979.
2. Церлинг В. В. Агрохимические основы диагностики минерального питания сельскохозяйственных культур. М., 1978.
3. Colc Y. Proc. 6th Int. Coll. Plant Analysis and Fertil. Probl., 1, 217—228, 1971.
4. Koch K., Mengel K. 7th Int. Coll. Plant Analysis and Fertil Probl. Hannover, 1, 209—218, 1974.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 631.465

ФЕРМЕНТАТИВНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ

А. Н. БАГРАМЯН, А. Ш. ГАЛСТЯН

Рассмотрена возможность использования активности ферментов при диагностике класса (семейства) горных лесных почв.

Ключевые слова: горные лесные почвы, ферментативная диагностика.

Установлено, что активность ферментов может быть использована в качестве дополнительного диагностического показателя генетических типов почв [6, 12]. Каждый тип почв характеризуется определенным уровнем и соотношением активности ферментов. Галстян, Абрамян [8] показали, что активность ферментов диагностирует более низкие таксономические единицы почв; установлены предельные числа активности

инвертазы, характеризующие подтипы и роды горно-луговых почв. В настоящей работе сделана попытка диагностировать более высокую таксономическую единицу (класс) почв по активности ферментов.

Материал и методика. Исследования проводили на горных бурых, коричневых и дерново-карбонатных лесных почвах Северной и Северо-восточной Армении. Активность ферментов определяли унифицированными методами [7], содержание гумуса — по Тюрину [1]. Обработку полученных данных проводили методом вариационной статистики [5]. Активность инвертазы выражали в мг глюкозы, уреазы — мг NH_3 на 1 г почвы за сутки, фосфатаз — мг Р на 100 г почвы за 30 мин, дегидрогеназ — мг трифенилформазана на 10 г почвы за сутки, АТФазы — мг Р на 100 г почвы за час, каталазы — $\text{см}^3 \text{O}_2$ на 1 г почвы за 1 мин.

Результаты и обсуждение. Ранее было установлено, что горные лесные почвы, несмотря на высокое содержание гумуса, благоприятные условия для иммобилизации и действия ферментов, характеризуются сравнительно низкой активностью гидролитических ферментов [2—4, 6]. Отношение активности инвертазы к количеству гумуса в гумусо-аккумулятивном горизонте горных лесных почв узкое и колеблется в пределах 1—4. В почвах, формирующихся под горно-луговой и горно-степной растительностью, это отношение значительно шире, от 7 до 12. Уменьшение содержания гумуса и активности ферментов вниз по профилю горных лесных почв резкое. Активность ферментов в средней и нижней частях профиля очень низкая или не обнаруживается.

Статистическая обработка данных по горным лесным почвам показала, что активность ферментов подвержена значительным колебаниям в пространстве, коэффициент вариации в большинстве случаев превышает 30% (табл. 1). В пределах типа наиболее вариабельна ак-

Таблица 1

Некоторые статистические показатели активности ферментов в гумусо-аккумулятивном горизонте горных лесных почв, Р = 0,95

Показатели	Инвер-таза	Фосфа-тазы	Уреазы	АТФаза	Дегидро-геназы	Каталаза
Горная бурая лесная, n = 21						
Пределы колебаний	12,6—45,4	8,2—24,8	1,0—6,0	0,5—4,9	1,2—7,1	4,4—16,6
$M \pm tm$	22,2 $\pm$ 3,8	16,5 $\pm$ 2,3	3,0 $\pm$ 0,6	1,6 $\pm$ 0,5	3,2 $\pm$ 0,8	5,5 $\pm$ 1,4
V	37,8	31,5	50,0	75,0	50,0	35,5
Горная коричневая лесная, n = 12						
Пределы колебаний	10,2—42,4	10,1—22,5	2,0—7,1	0,1—5,2	2,0—6,7	4,6—13,6
$M \pm tm$	28,5 $\pm$ 5,7	15,0 $\pm$ 2,0	4,5 $\pm$ 0,7	2,4—1,1	4,0 $\pm$ 1,1	6,2 $\pm$ 1,8
V	31,5	20,0	26,7	114,0	45,0	31,8
Горная дерново-карбонатная лесная, n = 15						
Пределы колебаний	9,8—42,4	7,1—17,8	2,0—11,7	0,5—8,6	1,1—20,1	10,6—25,4
$M \pm tm$	27,9 $\pm$ 6,4	11,9 $\pm$ 1,5	5,1 $\pm$ 1,3	4,4 $\pm$ 1,3	7,8 $\pm$ 2,4	14,3 $\pm$ 1,9
V	41,6	24,4	49,0	54,5	55,1	20,8

Примечания: $M \pm tm$ —доверительный интервал, V—коэффициент вариации.

тивность АТФазы, дегидрогеназ и уреазы. На основании математической обработки данных о содержании гумуса в гумусо-аккумулятивном горизонте горных лесных почв выявлено варьирование этого показате-

ля в широких пределах; указанный коэффициент также составляет более 30% (табл. 2).

Таблица 2

Некоторые статистические показатели содержания гумуса в гумусо-аккумулятивном горизонте горных лесных почв, $P = 0,95$

Тип почвы, размер выборки	Пределы колебаний	Доверительный интервал, $M \pm t_m$	Коэффициент вариации, V
Бурая лесная, 13	5,7—20,4	$10,0 \pm 2,4$	36,0
Коричневая лесная, 17	5,4—18,2	$10,0 \pm 1,9$	38,0
Дерново-карбонатная лесная, 12	7,4—24,8	$13,8 \pm 2,6$	30,0

Причины столь высокого уровня пространственного варьирования содержания гумуса и активности ферментов разнообразны и связаны с особенностями горно-лесного почвообразования. Весьма важная роль здесь принадлежит литологическому фактору, который в некоторых случаях перекрывает роль климата [10]. Для горных территорий характерны склоновые процессы, транзитные перемещения продуктов метаболизма и усложнение типов обмена веществ и энергии как в почве, так и в биогеоценозе в целом. Другая группа причин связана с фитоценозом. Неравномерное распределение опада вокруг ствола и под средней частью кроны, прижизненное влияние древостоя, обуславливающее перераспределение и изменение химического состава осадков, вывалы [9, 11, 13, 14], различная освещенность лесов — все это в свою очередь осложняет обмен веществ и энергии и приводит к неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах.

Характерное распределение гумуса и активности ферментов также связано с особенностями горно-лесного почвообразования. Основная масса корней древесных растений, наиболее деятельная их часть, как известно, сосредоточена в верхней части профиля почвы. Ежегодно поступающая растительная биомасса — лесной опад — также приурочена к верхней части профиля. Под влиянием разложившегося лесного опада и, по-видимому, корневыми выделениями создается такой уровень и соотношение активности внеклеточных ферментов, который обеспечивает накопление в верхней части профиля почвы органических веществ и элементов минерального питания растений. Этому же способствует особый тип водно-термического режима, который создается под влиянием особого биогеоценозического горизонта — лесной подстилки [10]. Относительно высокую активность окислительно-восстановительных ферментов можно объяснить реакцией среды и довольно густым травяным покровом вследствие большей освещенности лесов, произрастающих на этих почвах.

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, по активности инвертазы типы горных лесных почв существенно не различаются между собой. Это дает возможность рассматривать ее как дополнительный диагностический показатель класса (семейства) горных лесных почв. По уровню активности инвертазы лесные почвы стоят близко к горным

каштановым, однако отношение активности инвертазы к количеству гумуса в гумусо-аккумулятивном горизонте в них различны. В горных лесных почвах это отношение узкое. По средним данным, отношение активности инвертазы к количеству гумуса в горных бурых лесных почвах составляет 2,2, коричневых лесных — 2,8, дерново-карбонатных лесных — 2,0. По активности окислительно-восстановительных ферментов — дегидрогеназ и каталазы — дерново-карбонатные лесные почвы существенно отличаются от бурых и коричневых лесных.

Таким образом, горные лесные почвы, несмотря на высокое содержание гумуса, характеризуются относительно низкой активностью гидролитических ферментов. Уменьшение активности ферментов вниз по профилю резкое. В средней и нижней частях профиля она низкая или не обнаруживается вовсе. Отношение активности инвертазы к количеству гумуса узкое, и этим лесные почвы отличаются от почв горно-лугового и горно-степного ряда. Последний показатель можно использовать при диагностике горных лесных почв.

Институт почвоведения и агрохимии
МХ АРМЯНСКОЙ ССР

Поступило 12. II. 1982 г.

ԼԵՈՆԱ-ԱՆՏԱՌԱՅԻՆ ՀՈՂԵՐԻ ՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԲՆՈՒԹԱԴԻՐՐ

Ա. Ն. ԲԱԳՐԱՄՅԱՆ, Ա. Շ. ԳԱԼՍՏՅԱՆ

Լեռնա-անտառային հողերը, չնայած հումուսի բարձր պարունակությանը, բնութագրվում են հիդրոլիտիկ ֆերմենտների համեմատաբար ցածր ակտիվությամբ: Միջին և ստորին հորիզոններում ֆերմենտների ակտիվությունը շատ ցածր է կամ չի հայտնաբերվում: Նշված հողերի հումուսա-ակումուլյատիվ հորիզոնում ինվերտազայի ակտիվության և հումուսի քանակի հարաբերությունը նեղ է, որով նրանք տարբերվում են լեռնա-մարգագետնային և լեռնա-տափաստանային հողերից: Այդ հարաբերությունը կարելի է օգտագործել լեռնա-անտառային դասի հողերի ախտորոշման համար:

THE FERMENTATIVE DIAGNOSIS OF MOUNTAINOUS FOREST SOILS

A. N. BAGRAMIAN, A. Sh. GALSTIAN

The ratio of invertase activity to humus content in humus-accumulative horizon of mountainous forest soils is narrow and this is why they differ from mountain-meadow and mountain-steppe soils. The mentioned ratio can be used in diagnosis of class (family) of mountainous forest soils.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ариинушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970.
2. Баграмян А. Н. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МХ АРМЯНСКОЙ ССР, 14, 1979.

3. Баграмян А. Н. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ Армянской ССР, 15, 1980.
4. Баграмян А. Н. Биолог. ж. Армении, 34, 2, 1981.
5. Вознесенский В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных. Л., 1969.
6. Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван, 1974.
7. Галстян А. Ш. Почвоведение, 2, 1978.
8. Галстян А. Ш., Абрамян С. А. Биолог. ж. Армении, 32, 7, 1979.
9. Дмитриев Е. Н., Карпачевский Л. О., Строганова М. Н., Шоба С. А. В кн.: Проблемы почвоведения. М., 1978.
10. Зонн С. В., Урушадзе Т. Ф. Научные основы и методические указания к биогеоценологическому изучению почв лесов. Тбилиси, 1974.
11. Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесных биогеоценозах. М., 1977.
12. Коновалова А. С. Тр. Горьковск. СХИ, 55, 1973.
13. Ромашкевич А. Ш. Почвоведение, 8, 1980.
14. Чагина Е. Г., Ведрова Э. Ф. В кн.: Проблемы почвоведения. М., 1978.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 631.465

ФЕРМЕНТАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ И СООТНОШЕНИЕ ГУМУСОВЫХ КИСЛОТ ПОЧВ

С. А. АБРАМЯН, Е. Н. БАДАЛЯН

Соотношение гуминовых и фульвокислот является одним из факторов, регулирующих активность ферментов в почве. Наиболее благоприятные условия для иммобилизации и действия ферментов в почве создаются при соотношении гуминовых и фульвокислот больше единицы.

Ключевые слова: ферментативная активность, гумусовые кислоты, почва.

В результате наших исследований было установлено, что действие ферментов почв подвергается регуляции, по характеру в основном факторной [1, 5]. Одним из факторов, регулирующих уровень ферментативной активности почв, является органическое вещество. Установлено, что в почвах, богатых им, более активны гидролазы, особенно карбогидразы [4, 12, 13, 15]. Однако зависимость ферментативной активности почв от соотношения гумусовых кислот до сих пор почти не изучена. Гумус является основным носителем при иммобилизации ферментов, поэтому выяснение этого вопроса имеет очень важное значение, так как позволит установить долю участия гуминовых и фульвокислот в регулировании ферментативных процессов почв и создании их каталитической способности.

Материал и методика. Исследования проводились на различных типах ненасыщенных и насыщенных основаниями почв: краснозем среднеглинистый, гумус — 5,1%, pH водной суспензии 4,5, степень насыщенности основаниями 27,7% (Груз.ССР); дерново-подзолистая, легкосуглинистая, гумус — 3,8%, pH 5,2, степень насыщенности

сти — 51,8% (Московская обл.); горно-луговая дерново-торфянистая, среднесуглинистая, гумус — 22,4%, рН 4,6, степень насыщенности — 56,6%, горно-луговая дерновая, среднесуглинистая, гумус — 16,8%, рН 5,0, степень насыщенности — 72,4%; чернозем выщелоченный, среднесуглинистый, гумус — 11,6%, рН 6,6, степень насыщенности — 99,0%; каштановая карбонатная, среднесуглинистая, гумус — 3,4%, рН 8,2; пойменно-луговая, среднесуглинистая, гумус — 4,6%, рН 8,4; бурая полупустынная, среднесуглинистая, гумус — 2,0%, рН 8,0; солонец-солончак содовый, легкоглинистый, гумус — 0,5%, рН 10,0 (Армянская ССР). Активность ферментов определяли по унифицированным методам [6]. Активность инвертазы выражали в мг глюкозы на 1 г почвы за сутки, фосфатазы — мг Р на 100 г почвы за 30 мин, уреазы — мг NH_3 на 1 г почвы за сутки, АТФазы — мг Р на 100 г почвы за час, дегидрогеназ — мг трифенилформазана (ТФФ) на 10 г почвы за сутки, каталазы — $\text{см}^3 \text{O}_2$ на 1 г почвы за мин. Гумус определяли по Тюрину, рН — потенциометрически, качественный состав гумуса по общепринятой методике [2, 9].

Результаты и обсуждение. Исследования показали, что уровень активности гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов в различных типах почв зависит от соотношения гумусовых кислот (таблица). В горно-луговых почвах обнаруживается очень вы-

Т а б л и ц а

Активность ферментов и соотношение гумусовых кислот почв

Почва, горизонт, см	Гумус, %	$\text{С}_{\text{гк}} : \text{С}_{\text{фк}}$	рН, H_2O	Инвертаза, мг глюкозы	Фосфатаза, мг Р	Уреазы, мг NH_3	АТФаза, мг Р	Дегидрогеназы, мг ТФФ	Каталаза, $\text{см}^3 \text{O}_2$
Горно-луговая дерновая, А _д 0—10	16,8	0,82	5,0	126,3	29,6	18,9	11,4	13,3	3,6
Дерново-подзолистая, А ₁ 0—10	3,8	0,78	5,2	28,6	9,8	4,1	5,0	2,7	2,5
Краснозем, А ₁ 0—16	5,1	0,83	4,5	13,8	5,0	2,0	1,0	1,4	1,7
Чернозем выщелоченный, А _д 0—12	11,6	1,77	6,6	74,6	14,6	8,8	20,7	16,8	6,4
Каштановая, А _д 0—16	3,4	1,37	8,2	36,4	7,8	3,8	6,2	8,3	7,0
Пойменно-луговая, А 0—18	4,6	1,44	8,4	40,4	3,7	3,6	6,4	6,8	6,8
Бурая полупустынная, А 0—15	1,7	0,78	8,0	20,2	3,2	2,8	5,5	5,2	2,5
Солонец-солончак, 0—25	0,8	0,55	10,0	0 0	0,0	0,2	2,0	0,5	0,6

сокая активность гидролитических ферментов — инвертазы, фосфатазы и уреазы и низкая — окислительных. Высокая активность гидролаз в них обусловлена большим содержанием органического вещества. Значительное количество биомассы густой лугово-травянистой растительности в этих почвах разлагается в условиях повышенной влажности и относительно низких температур, что приводит к накоплению большого количества гумуса, с преобладанием в его составе фульвокислот [3, 14]. Низкая активность оксидаз в горно-луговых почвах в основном обусловлена кислой реакцией среды. Отношение активности инвертазы к каталазе, показывающее соотношение гидролаз и оксидаз, высокое (25—50).

Дерново-подзолистые почвы, по сравнению с горно-луговыми, имеют низкий уровень активности ферментов. Избыточное увлажнение этих почв, кислая реакция, слабая микробиологическая деятельность способствуют образованию гумусовых веществ типа фульвокислот, поэто-

му в них так же, как и в горно-луговых, соотношение $C_{гк} : C_{фк}$ меньше единицы [7, 9, 11]. В этих почвах активность гидролитических ферментов сравнительно выше, чем окислительных, но их общий уровень низкий. Подзолообразовательный процесс приводит к снижению активности ферментов [8]. Значительное содержание подвижного алюминия — 18,8% от суммы обменных катионов — оказывает сильное ингибирующее действие на активность ферментов [1]. Этот элемент особенно токсично влияет на активность оксидаз. Поэтому в дерново-подзолистых почвах активность каталазы низкая. Отношение активности инвертазы к каталазе в дерново-подзолистых почвах составляет 10—15.

Красноземы, также как и дерново-подзолистые почвы, имеют низкую биологическую активность. Эти почвы характеризуются весьма своеобразными условиями гумусообразования — увеличение влажности в них сопровождается возрастанием количества поступающих в почву растительных остатков, что приводит к накоплению гумусовых веществ преимущественно в форме фульвокислот, связанных с подвижными формами полутораокисей [7, 11]. Низкий уровень ферментативной активности красноземов обусловлен значительным содержанием алюминия — 52,7% от суммы обменных катионов. Отношение активности инвертазы к каталазе — 10—20. Приведенные в таблице данные показывают, что в ненасыщенных основаниями почвах — горно-луговых, дерново-подзолистых и красноземах, где фульвокислоты преобладают над гуминовыми, гидролитические процессы намного преобладают над окислительными. Следует отметить, что при таком широком соотношении гидролаз и оксидаз в почве не возникают условия, благоприятные для мобилизации элементов питания растений и создания эффективного плодородия. Такие условия создаются в насыщенных основаниями почвах, где соотношение гидролаз к оксидазам не превышает десяти.

Среди насыщенных основаниями почв сравнительно высокой активностью ферментов отличаются черноземы, в которых активно протекают как гидролитические, так и окислительно-восстановительные процессы. Это связано с высокой буферной способностью черноземов, обусловленной благоприятным соотношением гуминовых и фульвокислот. Черноземы характеризуются сравнительно высоким содержанием гумуса, обусловленным условиями почвообразования. Злаково-разнотравная растительность, большое количество микроорганизмов, умеренное увлажнение и нейтральная реакция среды обеспечивают гумификацию растительного материала с образованием преимущественно гуминовых кислот [7, 9, 11]. Соотношение $C_{гк} : C_{фк}$ больше единицы.

Каштановые и пойменно-луговые почвы характеризуются умеренной ферментативной активностью. Содержание гумуса в них, по сравнению с черноземами, последовательно уменьшается вследствие изреженности растительного покрова, вытеснения злаков растениями, характерными для сухих степей, а также ухудшения гидротермических условий, что ограничивает интенсивность микробиологической деятельности [7, 11]. Соотношение $C_{гк} : C_{фк}$ в них больше единицы. В этих почвах обнаруживается активное действие гидролитических и окислитель-

но-восстановительных ферментов. Отношение активности инвертазы к каталазе составляет 2—5, что свидетельствует о благоприятном для формирования плодородия соотношении гидролаз и оксидаз.

Бурые полупустынные почвы имеют низкий уровень активности гидролитических и окислительно-восстановительных ферментов. В этих почвах сравнительно активны АТФаза и дегидрогеназы, что связано с их основной реакцией, близкой к оптимуму рН действия указанных ферментов. Низкая ферментативная активность бурых полупустынных почв обусловлена незначительным содержанием гумуса, в составе которого преобладают фульвокислоты, а также наличием обменного натрия, подавляющего активность ферментов. Уменьшение количества растительных остатков в них и преобладание процессов окислительного распада благодаря высокой температуре препятствуют образованию гуминовых кислот [14].

Солонцы-солончаки имеют очень низкую ферментативную активность. Внеклеточные гидролазы в засоленных почвах быстро инактивируются под влиянием высокой щелочности ($12,6 \text{ экв } \text{HCO}_3^-$) и значительного количества растворимых солей. Содержание гумуса в них очень низкое, причем в его составе преобладают фульвокислоты. Наличие обменного натрия до 50% и более от суммы оснований приводит к пептизации гуминовых кислот и уменьшает их количество. Высокое содержание обменного натрия подавляет активность ферментов, что обусловлено его токсичностью на источники продуцирования ферментов — растения, микрофлору и почвенную фауну. Кроме того, натрий блокирует кислотные центры, иммобилизующие белковые молекулы ферментов.

Таким образом, соотношение гуминовых и фульвокислот в почве регулирует интенсивность гидролитических и окислительно-восстановительных процессов и создает различные условия для формирования эффективного плодородия. Наиболее благоприятные условия для протекания биохимических процессов в почве создаются при соотношении гуминовых и фульвокислот больше единицы.

НИИ почвоведения и агрохимии

МСХ Армянской ССР

Поступило 31. III. 1982 г.

ՀՈՂԵՐԻ ՖԵՐՄԵՆՏԱՅԻՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՀՈՒՄՆԱԹԹՈՒՆԵՐԻ ՓՈԽՀԱՐԱԲԵՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ս. Ա. ԱՐՐԱՀԱՄՅԱՆ, Ե. Ն. ԲԱԴԱՅԱՆ

Փորձնական ճանապարհով հաստատված է, որ հողի ֆերմենտների ակտիվությունը կարգավորող կարևոր գործոններից են հումուսի պարունակությունը և նրա բաղադրությունը կազմող հումինաթթուների և ֆուլվոթթուների հարաբերությունը: Հողում ֆերմենտների իմոբիլիզացման և գործունեության համար բարենպաստ պայմաններ ստեղծվում են, երբ հումինաթթուների և ֆուլվոթթուների հարաբերությունը մեծ է մեկից: Հողում հումուսանյութերի փոխհարաբերությունը բնորոշում է օքսիդավերականգնման և հիդրոլիտիկ ֆերմենտների ակտիվության մակարդակը:

FERMENTATIVE ACTIVITY AND CORRELATION OF SOIL HUMUS ACIDS

S. A. ABRAMIAN, Ye. N. BADALIAN

Correlation of humin fulvoacids is one of the factors that regulates the activity of ferments in soil. The most favourable conditions for immobilization and action of ferments in soil are created at correlation of humin and fulvoacids more than one.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамян С. А., Галстян А. Ш. Почвоведение, 5, 1981.
2. Агрохимические методы исследования почв, М., 1975.
3. Бадалян Е. Н., Эдилян Р. А. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 11, 1976.
4. Галстян А. Ш. Ферментативная активность почв Армении, Ереван, 1974.
5. Галстян А. Ш., Абрамян С. А. Известия с.-х. наук МСХ АрмССР, 12, 1975.
6. Галстян А. Ш. Почвоведение, 2, 1978.
7. Кононова М. М. Почвоведение, 3, 1956.
8. Коновалова А. С. Почвоведение, 3, 1981.
9. Орлов Д. С., Бирюкова О. Н. Докл. о гумусе, Брно, 1979.
10. Орлов Д. С., Гришина Л. А. Практикум по химии гумуса. М., 1981.
11. Тюрин И. В. Труды Юбил. сессии, посвящ. столетию со дня рождения В. В. Докучаева. М., 1949.
12. Щербакова Т. А. Экологические условия и ферментативная активность почв. Уфа, 1979.
13. Щербакова Т. А., Масько А. А., Галушко Н. А. Доклады о гумусе. Брно, 1979.
14. Эдилян Р. А., Матевосян Е. Т. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 5, 1970.
15. Vaughan D., Ord B. G. Soil. Biol. and Biochem., 12, 4, 1980.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 631.465.416.8

ВЛИЯНИЕ ИОНОВ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ ПОЧВ

К. В. ГРИГОРЯН

Изучено влияние ионов тяжелых металлов — меди, молибдена, никеля, марганца, свинца — на активность различных ферментов почв. Установлено, что высокие концентрации тяжелых металлов ингибируют активность ферментов почв, а низкие в некоторых случаях активируют ее.

Ключевые слова: ферменты почв, тяжелые металлы.

В литературе, посвященной изучению ферментов почв в связи с их генезисом, плодородием и биологической активностью, изменению этого показателя в зависимости от факторов окружающей среды, имеется

немного данных, касающихся вопроса о действии продуктов техногенеза, особенно тяжелых металлов, на активность ферментов [3—6]. Между тем изучение этого вопроса будет способствовать познанию сущности биохимических процессов в условиях техногенеза, чему посвящена настоящая работа.

Материал и методика. Для выявления влияния отдельных ионов тяжелых металлов на активность ферментов почв были проведены модельные опыты. Концентрации растворов соединений тяжелых металлов рассчитывали с учетом их кларков в эталонных (незагрязненных) почвах и увеличивали в 5—30 раз в соответствии с существующим уровнем загрязнения почв и нормами использования оросительных вод. В чашках Петри к 100 г почвы (пойменно-луговые, коричневые лесные остепненные и выщелоченные черноземы) добавляли 1—10 мг ионов тяжелых металлов в виде $Pb(NO_3)_2$, $Cu(NO_3)_2 \cdot 3H_2O$, $Mn(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$, $Ni(NO_3)_2 \cdot 6H_2O$, $(NH_4)_6MoO_{24} \cdot 4H_2O$ и 2 мл толуола в качестве антисептика, увлажняли до 80% от полной влагоемкости. После высушивания в них определяли активность инвертазы, уреазы, фосфатазы по унифицированным методам [1].

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что ферменты почвы неодинаково реагируют на различные концентрации ионов тяжелых металлов. Более чувствительной из изученных ферментов в коричневых лесных остепненных почвах к токсичности тяжелых металлов оказалась фосфатаза, активность которой (по сравнению с контролем) под влиянием меди снижается на 23,1—88,5, свинца — на 17,4—65,4, никеля — на 5,8—84,7, марганца — на 11,6—84,7 и молибдена — на 3,9—94,2%. В пойменно-луговых почвах таковой является инвертаза, активность которой под влиянием низких концентраций (10 мг/кг) указанных тяжелых металлов снижалась соответственно на 12,2, 22,3, 17,6, 33,0 и 37,8%. При последующем увеличении концентрации тяжелых металлов до 100 мг/кг наблюдалось резкое снижение этого показателя: под влиянием меди на 76,6, свинца — на 65,4, никеля — на 72,3, марганца — на 43,1, молибдена — на 76,6%. В большинстве случаев низкие концентрации прибавленных ионов тяжелых металлов (10 мг/кг) способствовали повышению активности ферментов почв: инвертазы, уреазы — в коричневых лесных остепненных, фосфатазы, уреазы — в пойменно-луговых почвах, инвертазы, фосфатазы, уреазы — в выщелоченных черноземах. При этом сильно выраженное положительное влияние на активность изученных ферментов оказывает марганец. Однако повышенные концентрации марганца также почти линейно уменьшают активность ферментов.

В целом под влиянием высоких концентраций тяжелых металлов наблюдается снижение активности ферментов почв, что подтверждается отрицательной коррелятивной связью между этими показателями (таблица).

Влияние тяжелых металлов на активность ферментов в значительной степени зависит от особенностей почвы, в частности, гумусированности. Так, тяжелые металлы, вносимые в пойменно-луговые, коричневые лесные остепненные почвы и выщелоченные черноземы, неодинаково снижают их ферментативную активность. Более сильное ингибирую-

Коррелятивная связь между содержанием тяжелых металлов и активностью ферментов почв (n=11)

Показатели		П о ч в а					
активность ферментов	тяжелые металлы	пойменно-луговая		коричневая лесная остепненная		чернозем выщелоченный	
		$r \pm m\%$	t	$r \pm m\%$	t	$r \pm m\%$	t
Инвертазы	Cu	-0,64±0,19	3,4	-0,89±0,07	12,7	-0,86±0,08	10,7
	Pb	-0,75±0,14	5,1	-0,84±0,09	9,3	-0,77±0,13	5,9
	Ni	-0,73±0,15	4,9	-0,87±0,08	11,6	-0,82±0,10	8,2
	Mn	-0,91±0,05	18,2	-0,87±0,08	11,6	-0,84±0,09	9,3
	Mo	-0,57±0,22	2,6	-0,84±0,09	9,3	-0,83±0,10	8,3
Фосфатазы	Cu	-0,68±0,17	4,0	-0,66±0,18	3,7	-0,77±0,19	4,1
	Pb	-0,70±0,16	4,3	-0,82±0,10	8,2	-0,81±0,11	7,4
	Ni	-0,84±0,09	9,3	-0,61±0,20	3,1	-0,84±0,09	9,3
	Mn	-0,79±0,20	3,9	-0,67±0,17	3,9	-0,85±0,09	9,4
	Mo	-0,84±0,09	9,3	-0,61±0,20	3,1	-0,79±0,12	6,5
Уреазы	Cu	-0,74±0,14	5,3	-0,74±0,14	5,3	-0,91±0,05	18,2
	Pb	-0,73±0,15	4,9	-0,83±0,10	8,3	-0,86±0,08	10,8
	Ni	-0,71±0,16	4,4	-0,83±0,10	8,3	-0,87±0,08	10,8
	Mn	-0,75±0,14	5,4	-0,88±0,07	12,5	-0,78±0,12	6,5
	Mo	-0,81±0,11	7,4	-0,85±0,09	9,4	-0,87±0,08	10,8

щее действие тяжелые металлы оказывают на активность ферментов пойменно-луговых почв, характеризующихся низким содержанием гумуса (2,2%). Снижение активности ферментов под их влиянием слабо выражено в коричневых лесных остепненных почвах и выщелоченных черноземах, характеризующихся более высокой гумусированностью. В выщелоченных черноземах активность фосфатазы и уреазы повышается под влиянием низких концентраций меди, свинца, молибдена, марганца и никеля (10 мг/кг). Дальнейшее увеличение их концентрации подавляет действие этих ферментов, но сравнительно меньше, чем в пойменно-луговых и коричневых лесных остепненных почвах. Активность инвертазы в них повышается под влиянием низких концентраций марганца и меди, а никель и свинец снижают ее действие.

Необходимо отметить, что отрицательное влияние различных токсикантов на активность ферментов зависит не только от содержания гумуса, но и от факторов, способствующих накоплению в почвах подвижных, а следовательно, наиболее биологически активных форм элементов.

Таким образом, соли тяжелых металлов, таких, как медь, молибден, свинец, марганец, никель, в высоких концентрациях ингибируют активность ферментов почв — инвертазы, уреазы и фосфатазы. В коричневых лесных остепненных и пойменно-луговых почвах инвертаза и фосфатаза чрезвычайно чувствительны даже к низким концентрациям этих элементов.

ԾԱՆՐ ՄԵՏԱՂՆԵՐԻ ԱԶԴԵՅՈՒԹՅՈՒՆԸ
ՀՈՂԻ ՖԵՐՄԵՆՏՆԵՐԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Կ. Վ. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

Մոդելային փորձերի միջոցով ուսումնասիրվել է ծանր մետաղների՝ պղնձի, մոլիբդենի, նիկելի, մանգանի և կապարի ազդեցությունը անտառային դարչնագույն տափաստանացված, գետահովտամարգագետնային հողերի և լվացված սևահողերի ֆերմենտատիվ ակտիվության վրա:

Բացահայտվել է, որ ծանր մետաղների բարձր կոնցենտրացիաները խիստ իջեցնում են հողի ֆերմենտների ակտիվությունը: Որոշ դեպքում հողի ֆերմենտները շատ զգայուն են նույնիսկ ծանր մետաղների ցածր կոնցենտրացիաների նկատմամբ:

THE INFLUENCE OF HEAVY METALS ON THE ACTIVITY
OF SOIL FERMENTS

K. V. GRIGORIAN

The influence of heavy metal ions on the activity of various soil ferments has been studied.

It is revealed that high concentrations of heavy metals reduce the soil fermentative activity. In certain cases, soil ferments are very sensitive to even low concentrations of heavy metals.

ЛИТЕРАТУРА

1. Галстян А. Ш. Почвоведение, 2, 1978.
2. Долгова Л. Г. Почвоведение, 4, 1975.
3. Шиндерук Л. Г. В кн.: Актуальные проблемы изменения природной среды за рубежом. М., 1976.
4. Douglas L. A., Bremner J. M. Soil. Biol. and Biochem., 3, 4, 1971.
5. Panoholy S., Rice E., Tyrner J. J. Appl. Ecol., 12, 1, 1975.
6. Tyler G. Plant and Soil, 41, 2, 1974.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 631.82:631.6

ЭФФЕКТИВНОСТЬ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ ПОД
КАРТОФЕЛЬ НА МЕЛИОРИРОВАННЫХ СОЛОНЦАХ—
СОЛОНЧАКАХ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

С. М. АРАЗЯН

Урожайность картофеля на мелиорированных сернокислым железом солонцах-солончаках при одинаковых агротехнике и мелиоративном состоянии выше, чем при мелиорации серной кислотой. Эффективность фосфорных удобрений находится в прямой зависимости от обеспеченности почв подвижным фосфором.

Ключевые слова: картофель, солонцы-солончаки, минеральные удобрения.

Экспериментально установлено, что при химической мелиорации происходят существенные изменения не только в водно-солевом режиме почвы [1, 3, 10], но и в содержании питательных веществ [4—6]. Мелиорация почв серной кислотой способствует повышению содержания подвижного фосфора, а сернокислое железо приводит к его снижению, в результате создаются различные фоны обеспеченности почв подвижным фосфором—высокий и низкий.

В связи с этим нами исследовалось влияние возрастающих доз фосфорных удобрений (при оптимальном азотном питании) на урожай клубней картофеля, возделываемого на почвах, мелиорированных серной кислотой и сернокислым железом.

Материал и методика. Исследования проводились на Ерасхаунской мелиоративной станции Института почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР. Опыты закладывались на участках, мелиорированных серной кислотой и сернокислым железом.

Почвы этих участков характеризуются среднесуглинистым механическим составом, с содержанием физической глины в слое 0—50 см соответственно 32 и 33,5%. Сумма легкорастворимых солей в метровой толще варьирует в пределах 0,125—0,140%. Сода отсутствует. Общая щелочность, сульфаты и хлориды не превышают допустимые пороги токсичности. Поглощенный натрий составляет 6—9% от суммы оснований—22,5 и 23,0 мэкв/100 г почвы. Содержание гумуса в слое 0—25 см составляет соответственно 0,60 и 0,56%, легкогидролизуемый азот—2,5 и 2,4 мг, подвижный фосфор—6,2 и 1,8 мг, подвижный калий—54,0 и 57,5 мг на 100 г почвы.

С 1975 г. на этих участках возделывались озимая пшеница и люцерна. В наших опытах предшествующей культурой в 1980 г. была люцерна, а 1981 г.—картофель. Фосфорные и калийные удобрения вносились разбросным способом до посадки клубней, азотные—разбросным до посадки и ленточно при первой междурядной обработке почвы. Удобрения применялись в виде N_m , P_c и K_x . Посадка клубней проводилась по схеме 60×25 см (сорт Белорусский ранний, норма посадки 35 ц/га). Обработка почвы, уход за растениями, поливы и учет урожая проводились в одни и те же сроки. Уборка урожая проводилась поделяночно методом прямого учета.

В ботве хлорофилл *a* и *b* определялись по методу Осиповой [9]. Оптическую плотность ацетоновых вытяжек экстрактов измеряли на спектрофотометре СФ—16. Содержание пигментов рассчитывали по формуле Веттштейна [7]. Остальные анализы почв и растений проводились по общепринятым методам. Экспериментальные данные полевых опытов обрабатывались методом дисперсионного анализа [2, 8].

Результаты и обсуждение. Урожайные данные полевых опытов свидетельствуют о том, что при одинаковых агротехнике, рассолении и рассолонцеватости почв клубни картофеля, возделываемого на солонцах-солончаках, мелиорированных сернокислым железом, имели слегка продолговатую форму, характерную для данного сорта. Во всех вариантах опыта не было обнаружено больных и деформированных клубней. Урожай с отдельных кустов достигал 3,0 кг, а масса отдельных клубней—300—400 г. На участке, мелиорированном серной кислотой, масса отдельных клубней не превышала 150 г, а наибольший урожай с одного куста—2,0 кг. По двухлетним средним данным, урожай клубней картофеля по вариантам опыта на участке, мелиорированном сернокислым железом, по сравнению с серной кислотой намного выше: контроль на 6,0 ц/га, только азот—35,5 ц/га, фосфор в дозе 90 кг/га на фоне азота на 58,0 ц/га, а в варианте с $N_{150}P_{130}$ разница в урожайности составила 83,5 ц/га (табл. 1).

Приведенные в этой таблице данные показывают, что эффективность

Влияние минеральных удобрений на урожай картофеля,
возделываемого на почвах, мелиорированных
различными реагентами, ц/га

Варианты	Мелиорант							
	серная кислота				сернокисл. же лезо			
	1980 г.	1981 г.	среднее за два года		1980 г.	1981 г.	среднее за два года	
			урожай	прибавка			урожай	прибавка
Без удобрений	85	74	79,5	—	90	81	85,5	—
N ₁₅₀	160	135	147,5	68,0	213	153	183,0	97,5
N ₁₅₀ P ₃₀	163	138	150,5	71,0	226	165	195,5	110,0
N ₁₅₀ P ₆₀	165	139	152,0	72,5	228	170	199,0	113,5
N ₁₅₀ P ₉₀	165	142	153,5	74,0	246	177	211,5	126,0
N ₁₅₀ P ₁₂₀	167	141	154,0	74,5	240	192	216,0	130,5
N ₁₅₀ P ₁₅₀	175	140	157,5	78,0	252	205	228,5	143,0
N ₁₅₀ P ₁₈₀	174	145	159,5	80,0	272	214	243,0	158,5
N ₁₅₀ P ₉₀ K _{an}	170	153	161,5	82,0	236	191	213,5	128,0
N ₁₅₀ P ₁₈₀ K ₉₀	178	157	167,5	88,0	270	228	249,0	163,5
НСР _{0,95} , ц	12,0	7,6			11,8	8,4		
P, %	4,1	3,2			2,7	2,7		

фосфорных удобрений находится в прямой зависимости от содержания подвижного фосфора в почве.

На мелиорированном серной кислотой участке, где почва хорошо обеспечена подвижным фосфором, прибавка урожая клубней картофеля от внесенных фосфорных удобрений незначительна. Значительная прибавка была получена от внесения фосфора в дозе 180 кг/га на фоне азота—12 ц/га, но она экономически не рентабельна.

При слабой обеспеченности почв подвижным фосфором (вариант с сернокислым железом) даже от внесения сравнительно низких доз фосфора (30—60 кг/га) получена существенная прибавка урожая. Повышение дозы фосфора до 180 кг/га привело к еще большему увеличению урожая. Прибавка урожая по сравнению с фоном (N₁₅₀) составила 60 ц/га, или 33%, а с неудобренным вариантом опыта—157,5, или 188,5%.

Положительный эффект от применения фосфорных удобрений на почвах, мелиорированных сернокислым железом, был получен и на озимой пшенице [4].

Калийные удобрения, внесенные на фоне азота и фосфора, не способствовали дальнейшему повышению урожая картофеля.

Как известно, картофель сравнительно хорошо произрастает на рыхлых почвах. Плотность почвы оказывает большое влияние на развитие корневой системы и клубнеобразование. Наилучшие условия создаются при плотности почвы 1,10—1,23 г/см³ [11].

Как показали исследования, мелиорированные сернокислым железом почвы характеризуются меньшей плотностью, чем при мелиорации серной кислотой, что является результатом ее рыхлого сложения. Мелиоранты и особенно сернокисл. же лезо улучшают микроагрегатное

состояние почвы [5]. Так, если фактор дисперсности для слоя 0—100 см почвы, мелиорированной серной кислотой, составляет 44%, то при мелиорации сернистым железом—37%. Это нашло свое отражение и в общей порозности почв.

Водопроницаемость почв опытных участков также различна. В варианте с сернистым железом впитывание воды с поверхности почвы происходит более интенсивно, чем при мелиорации серной кислотой.

Растения картофеля, возделываемые на опытном участке, мелиорированном сернистым железом, резко выделялись большим ассимиляционным аппаратом с темно-зеленой окраской, что свидетельствует об интенсивном процессе фотосинтеза. Исследования показали, что общее содержание хлорофилла в листьях картофеля, возделываемого на мелиорированных почвах, зависит от мелиорирующего реагента. При мелиорации почв сернистым железом сумма хлорофиллов в листьях почти в два раза больше, чем у растений, произрастающих на почвах, мелиорированных серной кислотой (табл. 2). Причем в обоих

Таблица 2

Содержание хлорофилла в листьях картофеля, возделываемого на почвах, мелиорированных различными реагентами, мг%

Реагент	Варианты опыта							
	без удобрений				N ₁₅₀ P ₁₈₀			
	a+b	a	b	a/b	a+b	a	b	a/b
Серная кислота	672	464	108	2,2	1704	1152	552	2,0
Сернистое железо	1004	532	472	1,1	2052	1396	656	2,1
слабосвязанный								
Серная кислота	53	31	22	1,4	85	50	35	1,45
Сернистое железо	31	29	—	—	61	40	21	1,9

вариантах сравнительно выше содержание прочносвязанного с липидно-белковым комплексом хлорофилла. Аналогичная закономерность наблюдается при сравнении данных вариантов опыта без внесения удобрений и с внесением N₁₅₀ P₁₈₀, где содержание хлорофилла а и б увеличивается в 2,5 раза.

Высокое содержание подвижного железа, внесенного при мелиорации почв сернистым железом, способствовало увеличению количества хлорофилла и интенсивности фотосинтеза, большему накоплению сухого вещества и крахмала, чем на участке, мелиорированном серной кислотой (табл. 3). В отношении витамина С не выявлено существенных различий.

Таким образом, почвы, мелиорированные сернистым железом, по сравнению с серной кислотой с агрономической точки зрения обладают наибольшей возможностью обеспечить возделываемые на них сельскохозяйственные культуры влагой, воздухом и питательными веществами. При мелиорации почв сернистым железом выявлено существенное влияние железа на увеличение содержания хлорофилла, сухих веществ

Содержание витамина С, крахмала и сухого вещества в клубнях картофеля, возделываемого на почвах, мелиорированных различными реагентами

Варианты	М е л и о р а н т					
	серная кислота			сернокислое железо		
	витамин С, мг %	сухое вещество, %	крахмал, %	витамин С, мг %	сухое вещество, %	крахмал, %
Без удобрений	30,2	17,9	12,2	30,0	19,1	13,4
N ₁₅₀	34,2	17,7	12,0	31,9	19,7	14,0
N ₁₅₀ P ₆₀	30,4	18,3	12,5	32,1	19,7	14,0
N ₁₅₀ P ₁₂₀	29,0	17,5	12,3	32,5	19,8	14,2
N ₁₅₀ P ₁₈₀	33,5	18,2	10,4	33,0	19,5	13,7
N ₁₅₀ P ₁₈₀ K ₉₀	32,0	17,0	11,3	31,0	18,5	13,6

и урожаем картофеля. На этих почвах целесообразно фосфорные удобрения вносить в дозе 180 кг/га на фоне оптимального азотного питания.

Институт почвоведения и агрохимии
МСХ Армянской ССР

Поступило 2. II 1982 г.

ՀԱՆՔԱՅԻՆ ՊԱՐԱՐՏԱՆՅՈՒԹԵՐԻ ԱՐԴՅՈՒՆԱՎԵՏՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԱՐՏՈՅԻԼ ՎՐԱ՝ ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ ՀԱՐԹԱՎԱՅՐԻ ՄԵԼԻՈՐԱՅՎԱԾ ԱՂՈՒՏ ԱԼԿԱԼԻ ՀՈՂԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ս. Մ. ԱՐԱՋՅԱՆ

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ հողերի միևնույն աստիճանի մելիորացվածության և միատեսակ ագրոտեխնիկական պայմաններում հողը ծծմբաթթվային երկաթով (երկաթարջասպով) մելիորացնելիս կարտոֆիլի ցանքերից ստացվում է 40—80 ց/հա ավելի բերք՝ ծծմբական թթվով մելիորացված տարբերակի համեմատությամբ:

Վերոհիշյալ պայմաններում բարձր բերքի ստացմանը նպաստել է հողերի ջրաֆիզիկական լավ հատկությունների առկայությունը: Այդ տարբերակի հողում շարժուն երկաթի բարձր պարունակության շնորհիվ բույսերում ավելացել է քլորոֆիլի քանակությունը, ֆոտոսինթեզի ինտենսիվությունը, ինչպես նաև չոր նյութերի ու օսլայի կուտակումը: Երկաթարջասպով մելիորացված հողում պակաս է շարժուն ֆոսֆորը և համապատասխան պարարտանյութերի օգտագործումից բարձր արդյունք է ստացվել: Այդ հողերում կարտոֆիլի համար ֆոսֆորական պարարտանյութերի օպտիմալ քանակը N₁₅₀ ֆոնի վրա 180 կգ/հա է:

THE EFFECTIVENESS OF MINERAL FERTILIZERS ON THE POTATOES OF THE RECLAMATED SOLONETZ- SOLONCHAKS OF THE ARARAT PLAIN

S. M. ARAZIAN

It has been established that if the agrotechnics and meliorative condition are just the same, the crop capacity of potatoes on the recla-

mated by sulphate iron solonetz-solonchaks is higher than in the case of melloriation by sulphuric acid.

The effectiveness of phosphoric fertilizers is just in the direct dependence upon the provision of soil with active phosphorus.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агабабян В. Г. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 13, 49—54, Ереван, 1978.
2. Агрохимические методы исследования почв (отв. ред. А. В. Соколов, Д. Л. Аскинази), 432, М., 1965.
3. Ананян Г. Т., Оганесян А. С. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 9, 83—88, 1974.
4. Аразян С. М., Азизян О. Г. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 11, 216—221, 1976.
5. Аразян С. М. Бюлл. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, вып. 15, 70—75, 1977.
6. Аразян С. М. Изв. с-х наук МСХ АрмССР, 9, 64—72, 1978.
7. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений, 124—134, М., 1975.
8. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. 416, М., 1979.
9. Осипова О. П. Докл. АН СССР, 57, 8, 1947.
10. Петросян Г. П., Читчян А. И. Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР, вып. 6, 59—78, Ереван, 1971.
11. Писарев Б. А., Ганзин Г. А. Ранний картофель. 180, М., 1973.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 581.9

РОДОВЫЕ СПЕКТРЫ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФЛОР МЕГРИ И ШИРАКА

А. А. САГАТЕЛЯН, Г. М. ФАЙВУШ

Проведено сравнение родовых и географических спектров флор Мегри и Ширака. В обеих флорах преобладает род *Astragalus*. Географические спектры подтверждают армено-иранскую природу флор Мегри и Ширака и несомненную принадлежность мегринской флоры к Атропатенскому хориону.

Ключевые слова: флоры Мегри и Ширака, родовые спектры, географические элементы.

В предыдущей статье [3] нами были коротко охарактеризованы природные условия Мегри и Ширака, а также проанализирован систематический состав обеих флор на уровне спектров семейств.

Если последовательность крупных семейств в спектрах сравниваемых флор полностью совпадает, то родовые спектры дают существенное расхождение, вскрывающее специфические черты каждой из флор (табл. 1).

Самый крупный род обеих флор — *Astragalus*, насчитывает 30 видов (1,94%) в Мегри и 34 (2,87%) в Шираке. Это специфическая ар-

Таблица 1

Родовые спектры сравниваемых флор

Ширак			Мегри		
Роды	Количество видов	%	Роды	Количество видов	%
Astagalus	34	2,87	Astragalus	30	1,94
Centaurea	18	1,52	Trifolium	25	1,65
Ranunculus	18	1,52	Vicia	20	1,29
Allium	15	1,26	Silene	18	1,16
Carex	14	1,18	Allium	17	1,09
Potentilla	14	1,18	Scrophularia	17	1,09
Verbascum	14	1,18	Verbascum	16	1,03
Euphorbia	13	1,10	Trigonella	16	1,03
Trifolium	13	1,10	Pyrus	16	1,03
Silene	12	1,01	Centaurea	15	1,02
Alyssum	11	0,92	Galium	15	1,02
Medicago	11	0,92	Salvia	14	0,90
Nepeta	11	0,92	Veronica	14	0,90
Campanula	10	0,84	Nepeta	13	0,84
Dianthus	10	0,84	Ranunculus	13	0,84
Galium	10	0,84	Papaver	12	0,77
Poa	10	0,84	Sedum	12	0,77
Veronica	10	0,84	Campanula	12	0,77
Всего в крупных родах	248	20,91		282	18,23

мено-иранская черта обеих флор, хотя мощное видообразование в этом роде присуще и другим ирано-туранским центрам. Достаточно отметить, что половина мегринских астрагалов атропатенские или армено-атропатенские, а среди остальных полностью преобладают ирано-туранские виды. Что касается Ширика, то здесь 20 (из 34) атропатенских и армено-атропатенских астрагалов. Кроме того, в Ширике представлены малохарактерные для Мегри малоазийские и малоазийско-кавказские виды, собственно армянских же всего 2 вида. Этот пример ярко иллюстрирует генетическое единство армянского и атропатенского центров и затушевывает и без того неясную границу между ними [1].

В Мегринской флоре на втором по богатству месте стоит род *Trifolium*, в котором преобладают мигранты из Средиземноморья. Кроме того, многочисленны гиркано-эвксинские и европейские виды. В противоположность астрагалам, виды клевера не проявляют тенденции к видообразованию в Южном Закавказье. Большинство ширакских клеверов (13 видов, 9-е место в спектре), при полном отсутствии средиземноморских видов, оказались европейскими с более слабым участием малоазийских и кавказских видов. В горносреднеазиатских флорах [2] роль астрагалов значительнее (54 вида в Варзобе), а клеверов слабее (даже не попадают в родовые спектры). Таким образом, в закавказских флорах гармонично сочетаются ирано-туранские (*Astragalus*), средиземноморские (*Trifolium* в Мегри) и европейские черты.

В спектре Ширика второе место занимает род *Centaurea* — 18 видов (1,52%), в то время как в Мегри он находится на 10-м месте — 15 видов (1,02%). Высокое положение этого рода в спектре Ширика — несомненно переднеазиатская черта. Чрезвычайно интересно обилие армянских видов васильков в Ширике (12 видов), что явно свидетель-

ствуется о мощном очаге видообразования в этом роде на Армянском нагорье. Мегринские васильки — главным образом армено-иранские с небольшим числом атропатенских видов, что и обуславливает значительно более низкое положение рода в мегринском спектре.

Третье место в мегринском спектре принадлежит роду *Vicia* (20 видов), очень слабо представленному в Шираке (даже не входит в число средних по объему родов). Большинство мегринских вики евро-средиземноморские и переднеазиатские. Слабее представлены анатолийские и армено-иранские виды. Неудивительно, что при почти полном отсутствии в Шираке лесной растительности для него малохарактерна эта субсредиземноморская (или гларктическая) черта. В ширакском спектре 3-е место занимает род *Ranunculus*, в Мегри находящийся на 15-м месте. Большинство общих для обеих флор лютиков имеют евросредиземноморское распространение, кроме того, в Шираке значительно лучше представлены гларктические и кавказские виды, за счет которых род и занимает столь высокое положение в спектре. Таким образом, эта гларктическая черта более присуща флоре Ширака.

Примерно равное положение в обеих флорах занимает лук (Ширак — 4-е место, Мегри — 5-е). Их полиморфизм общедревнесредиземноморская черта сравниваемых флор. Это, как правило, узкоареальные иранские, анатолийские и кавказские виды, общие для обеих флор. Кроме того, в мегринской флоре несколько лучше представлены атропатенские виды и, как это ни странно, малоазиатские, в Шираке же больше широкоареальных восточноевропейско-переднеазиатских видов. По сравнению с Горной Средней Азией ирано-анатолийский центр видообразования луков менее богат, зато занимающий 4-е место в Мегри и 10-е в Шираке род *Silene* особенно полиморфен в западной части Передней Азии. Во флорах Мегри и Ширака большинство смолевков стенохорны, наиболее же широкоареальные виды не выходят за пределы евросредиземноморско-переднеазиатских территорий. Представленные в Шираке смолевки, за редким исключением, произрастают и в Мегри, где этот род богаче благодаря атропатенским и кавказским видам, отсутствующим в Шираке, вероятно, из-за нелесного облика флоры.

Гларктической чертой [4] ширакской флоры является полиморфизм осок и лапчаток (5—6-е места). В Мегри эти роды не попадают в число крупных и средних.

В Мегри 6—7-е места занимают роды *Scrophularia* и *Verbascum*, насчитывающие по 6 эндемиков Южного Закавказья и ряд других степных ирано-туранских видов. Существенно и участие кавказского и анатолийского элементов. Ширакские норичники — главным образом анатолийские и армянские, а их слабая представленность во флоре вызвана, очевидно, недостатком скалистых местообитаний. В роде *Verbascum* в Шираке больше, чем в Мегри, армянских и понтических видов.

16 видов во флоре Мегри содержат роды *Trigonella*, все виды которого в своем распространении ограничены Древним Средиземноморьем, и *Rugus*, три четверти видов которого локальные эндемики Север-

ной Атропатены и Восточного Закавказья. Оба рода слабо представлены в Шираке, первый из-за выпадения предгорного и низкогорного поясов, второй — из-за отсутствия лесной растительности. Полиморфизм груш — специфическая малокавказская черта мегринской флоры, малохарактерная для безлесных вулканических нагорий.

Восьмое место в Шираке и 11-е в Мегри занимает род *Euphorbia*, что характеризует эти флоры как голарктические (или древнесредиземноморские).

С 11-го места родовые спектры сравниваемых флор еще более разнятся. В Мегри на 11-м месте находится род *Galium* — голарктическая (древнесредиземноморская) черта, в Шираке он на 16-м. Далее, в Мегри на 12-м месте род *Salvia* — переднеазиатская черта, в Шираке он на 24-м; на 13-м месте *Veronica* — голарктическая черта, в Шираке на 18-м; род *Nepeta* — закавказская и восточнесредиземноморская черта, занимает сходные позиции в обеих флорах; род *Campanula* (кавказская черта) в Шираке на 14-м месте, в Мегри на 16-м. Особо следует отметить полиморфизм рода *Rosa* в Шираке (10 видов), где многие виды принимают активное участие в образовании ряда формаций степной растительности, в Мегри же этот род не относится даже к числу средних.

Общее количество видов, приходящихся на роды с богатством выше родового коэффициента, в Мегри 282 (18,23%), в Шираке — 248 (20,89%). Это расхождение свидетельствует о большем разнообразии и смешанности мегринской флоры, что легко объясняется ее ботанико-географическим положением и комплексом орографических условий, значительно более разнообразным, чем в Шираке.

Переходя к рассмотрению географических спектров сравниваемых флор (табл. 2), прежде всего остановимся на широкоареальных видах. Плюрирегиональных видов в обеих флорах немного — 2,7 в Мегри и 1,6% в Шираке. Совершенно ничтожно участие арктомонтанных видов — всего по 3. Это связано с тем, что в большинстве пунктов верхний высотный предел не превышает 3000 м. Показательно большее участие во флоре Ширака видов умеренных областей Старого Света (евросибирских и европейских), а также видов, широко охватывающих Бореальное и Древнесредиземноморское подцарства Голарктического царства. В Шираке они составляют 24, в Мегри — 16%; в Мегри они почти исключительно приурочены к широколиственным лесам, в Шираке же большинство их произрастает в лугостепных и степных группировках, преобладающих на большей части территории.

Существенно различие во влиянии на флоры Мегри и Ширака ближайших мезофильных центров — Гирканского и Эвксинского. В Мегри гиркано-эвксинских видов почти в 3 раза больше, чем в Шираке. Это следствие, главным образом, отсутствия в Шираке лесной растительности и слабой представленности альпийской, в которых, как правило, и встречаются эти виды в Южном Закавказье.

Большая часть флор — 76,8 мегринской и 72,4% ширакской — приходится на древнесредиземноморские (в широком смысле) виды. Если рассматривать Ширак как энклав понтической природы, то количество

Географические элементы в сравниваемых флорах

Элементы	Мегри		Ширак	
	видов	%	видов	%
Плюрирегиональный	41	2,7	19	1,6
Арктомонтанный	3	0,2	3	0,24
Голарктический	249	16,3	284	23,9
Эвксино-Гирканский	64	4,19	23	1,94
Древнесредиземноморский	1171	76,83	859	72,43
Субсредиземноморский	245	16,03	88	7,42
Понтический	64	4,19	69	5,81
Древнесредиземноморско-палеотропический	20	1,2	—	—
Туранский	16	1,05	5	0,42
Кавказский	63	4,12	65	5,48
Армено-Иранский	364	23,82	246	20,74
Иранский	226	14,60	108	9,11
Атропатенский	210	13,74	62	5,23
Армянский	44	2,88	65	5,48
Анатолийский	37	2,42	77	6,45
Горно-Среднеазиатский	6	0,39	5	0,42

понтических видов оказывается меньше ожидаемого — 5,8% (в Мегри 4,2%). Слабая представленность в Шираке туранских видов (0,42%) объясняется отсутствием предгорий. В Мегри, где хорошо выражены предгорный и нижний горный пояса и лучше представлены тугайные группировки, туранских видов 16 (1,05%). По той же причине в Шираке отсутствует древнесредиземноморско-палеотропический элемент (в Мегри 20 видов). Понятна и меньшая роль в более удаленном от Большого Кавказа Мегри кавказских видов — 4% (в Шираке 5,5%).

Почти четверть мегринской и более одной пятой ширакской флор приходится на армено-иранские виды, что является весомым доказательством их принадлежности Армено-Иранскому хориону. Однако именно в этой группе хорошо выражены существенные отличия сравниваемых флор. Если в Мегри из 23,8% армено-иранских видов 13,7 приходится на атропатенские (в широком смысле) и из них 8,7 — атропатенские эндемики, то во флоре Ширака не наблюдается такой большой концентрации видов какого-либо из ирано-анатолийских центров. Здесь скорее ярко выражен переходный характер флоры. Так, весьма показателен высокий процент анатолийских видов — 6,45, в Мегри же их всего 2,42. Очень интересно отметить, что армянских видов в Шираке почти столько же, сколько атропатенских (5,48 и 5,23%), и меньше, чем анатолийских. В этой связи вновь возникает вопрос о границе между армянской и центральноанатолийской провинциями и между армянским и атропатенским хорионами. Если к тому же обратить внимание на то, что иранских (иранских в широком смысле и атропатенских) видов в Шираке 108 (9,11%), то включение его в Армянский хорион

кажется недостаточно обоснованным. В связи с этим надо вспомнить, что Ширак состоит из двух флористических районов. Большинство иранских видов сосредоточено в южной части Ширакского флористического района, кавказские же и бореальные виды значительно лучше представлены в Верхне-Ахурянском районе. Ширак в целом расположен на периферии Армянского хориона и непосредственно граничит с исконно атропатенскими территориями, поэтому не может служить наглядным примером армянской флоры. Мегри же не имеет непосредственной границы с Армянским хорионом, о чем и свидетельствуют высокое содержание иранских видов (14,8%) и слабая представленность армянских (2,9%).

Таким образом, обе флоры—типично древнесредиземноморские, армено-иранские. Мегринская флора, несомненно, атропатенская, ширакская же — армянская с очень сильным влиянием иранского и аналитийского центров.

Институт ботаники
АН Армянской ССР

Поступило 12. X. 1981 г.

ՄԵԳՐԻԻ ԵՎ ՇԻՐԱԿԻ ՖԼՈՐԱՆԵՐԻ ՑԵՂԱՅԻՆ ՍՊԵԿՏՐՆԵՐԸ ԵՎ ԱՇԽԱՐՀԱԳՐԱԿԱՆ ԷԼԵՄԵՆՏՆԵՐԸ

Ա. Ա. ՍԱԳԱԹԵԼԻԱՆ, Գ. Մ. ՖԱՅՎՈՒՇ

Համեմատված են Մեղրիի և Շիրակի ֆլորաների ցեղային ու աշխարհագրական սպեկտրները: Երկու ֆլորաներում էլ գերակշռում է *Astragalus* ցեղը, մնացած ցեղերի դասավորությունը բացահայտում է ֆլորաների տարբեր բնույթը: Աշխարհագրական սպեկտրների համեմատությունը հաստատում է Շիրակի և Մեղրիի ֆլորաների արմենա-իրանական բնույթը, ինչպես նաև Մեղրիի ֆլորայի՝ Ատրոպատենյան խորիոնին պատկանելի: Շիրակը դիտելով Հայկական խորիոնի կազմում՝ նշվում է կենտրոնական Անատոլիական և Ատրոպատենյան խորիոնների ուժեղ ազդեցությունը, որի հետևանքով նրա սպեկտրն ընդհանուր առմամբ միանգամայն խառնված է և պարզ պատկեր չի առաջացնում:

THE COMPARATIVE ANALYSIS OF MEGHRI AND SHIRAG FLORAS

(the generical spectra and geographical elements)

A. A. SAGATELIAN, G. M. FAJVUSH

The comparison of the generical and geographical spectra of Meghri and Shirag floras is given. In both floras the genus *Astragalus* is in the first place. The arrangement of the rest of the genera shows different characteristics of floras. In Meghri predominate the genera with large Armeno-Iranian and West Asian cycles. In Shirag their part isn't so strong because of the intensification of the role of Golarctic species in large genera. The comparison of the geographical spectra confirms the Armeno-Iranian nature of Shirag and Meghri floras and that the Meghri

flora belongs to the Atropatenian chorion. Though Shirag belongs to the Armenian chorion, it is under a strong influence of the Central-Anatolian and Atropatenian chorions and that is the reason that its spectrum is rather mixed and doesn't give a clear picture.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936.
2. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973.
3. Сагатеян А. А., Файвус Г. М. Биолог. ж. Армения, 35, 3, 1982.
4. Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968.

«Биолог. ж. Армения», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 581.522.4

О СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ УГЛЕВОДОВ АЗОТИСТЫХ И ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В КОРНЯХ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ

В. В. КАЗАРЯН, С. О. ЗАКАРЯН, Л. Н. ОГАНЕСЯН

Установлено, что количественные показатели углеводов, азотистых и фосфорных соединений в корнях древесных интродуцентов различного географического происхождения могут являться индикаторами адаптивных реакций в новых условиях произрастания.

Различные по происхождению виды, произрастающие в одинаковых почвенно-климатических условиях Ереванского ботанического сада, не идентичны в отношении обмена веществ в корнях.

Ключевые слова: древесные интродуценты, адаптация, трофические вещества.

При изучении природы адаптации растений к новым условиям среды, как правило, основное внимание уделяется тем физиолого-биохимическим и морфоструктурным изменениям, которые происходят в надземных органах, преимущественно в листьях, под действием внешних факторов среды. Поведение же корневой системы исследовалось сравнительно меньше и в основном в связи с водным режимом или другими факторами корнеобитаемой среды. Между тем в последнее время в фитофизиологии накопился огромный фактический материал, иллюстрирующий существенные изменения роста, поглотительной и метаболической деятельности надземных органов в новых условиях местообитания. Так, показано, что в зависимости от качества и интенсивности света существенно изменяются рост, поглотительная и метаболическая деятельность, даже степень корнеобеспеченности листьев [1], углеводный обмен [2], содержание азота [3], активность ауксинов и ингибиторов [4]. Показано также влияние фотопериодического режима на ко-

личественный и качественный состав пасоки [5], на ритмику ее выделения [6].

Все эти данные, несомненно, дают основание полагать, что реакция корней интродуцентов должна существенно изменяться в зависимости от географической широты их происхождения и что по этим показателям можно судить и о степени их адаптации к новым условиям существования.

Исходя из этих данных, нами в 1978—81 гг. проводились исследования для подтверждения высказанных нами предположений.

Материал и методика. В качестве объектов нами были взяты 14 видов древесных, интродуцированных в Ереванский ботанический сад. Для сравнения наряду с интродуцентами исследовались местные кавказские растения, встречающиеся в природной флоре Армении.

Изучаемые интродуценты мы разделили на три группы. В первую группу вошли виды, связанные происхождением с Юго-Восточной и Средней Азией (равнины и предгорья): *Populus bolleana* Lauche (тополь Более), *Broussonetia papyrifera* (L.) L. Herit. (бруссонетия бумажная), *Catalpa ovata* G. Don (катальпа овальная), *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. (хеномелес японский); во вторую — виды, широко распространенные в европейской части СССР (некоторые из них заходят также в Европу, Крым, на Кавказ, в Переднюю Азию и Средиземноморье: *Quercus robur* L. (дуб черешчатый), *Ulmus laevis* Pall. (ильм гладкий), *Lonicera tatarica* L. (жимолость татарская), *Acer tataricum* L. (клен татарский), *Populus deltoides* auct. non Marsch. (тополь дельтовидный); в третью группу вошли виды, распространенные на Кавказе: *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. (дуб крупнопольниковый, свойственный лесам верхнего горного пояса), *Tilia saucasica* Rupr. (липа кавказская), *Lonicera caucasica* Pall. (жимолость кавказская), *Betula litwinowii* A. Doluch. (береза Литвинова) и *Populus gracilis* Grossh. (тополь стройный, встречающийся на Кавказе только в культуре).

В корнях этих растений изучалась сезонная динамика содержания разных форм углеводов методом Хаггедорн-Иенсена, общего и белкового азота по Кьельдалю [7], общего и органического фосфора по Лопесу и Лоури [8]. Образцы для анализов брали через каждые 15 дней, начиная с 1. VI и завершая 1. X.

Результаты и обсуждение. Как видно из приведенных данных (табл. 1), содержание как общей суммы углеводов, так и нерастворимых, начиная с весны до поздней осени, у всех растений увеличивается. Количество же растворимых углеводов оставалось почти на одном и том же уровне, за исключением растений I группы, у которых содержание крахмала во все периоды вегетации было сравнительно меньше, однако общая сумма углеводов больше. Это обстоятельство, видимо, можно объяснить более слабым вегетативным ростом растений первой группы. Повышенное содержание углеводов в корнях растений этой группы, отнюдь, не показатель их усиленного функционирования. Учет годовичного прироста, который в значительной степени определяется и корневой активностью, показал, что эти растения отличались слабым ростом (20 см), тогда как представители III группы, более приспособленные к местным условиям, при сравнительно меньшем содержании углеводов, показали более активный рост (25 см). Это означает, что поступающие к корням углеводы у данной группы вовлекались в обменные реакции с поглощенными минеральными элементами и способ-

Таблица 1

Сезонная динамика углеводов в корнях древесных интродуцентов. %

Группа растений	Растворимые								Крахмал								Сумма										
	1. VI	15. VI	1. VII	15. VII	1. VIII	15. VIII	1. IX	15. IX	1. X	1. VI	15. VI	1. VII	15. VII	1. VIII	15. VIII	1. IX	15. IX	1. X	1. VI	15. VI	1. VII	15. VII	1. VIII	15. VIII	1. IX	15. IX	1. X
I	6,4	6,8	5,6	5,0	6,2	6,0	9,8	9,0	8,0	6,2	5,4	12,4	11,6	12,4	14,0	14,0	14,2	16,0	12,8	12,2	18,2	16,6	18,8	20,0	23,8	23,2	24,0
II	4,2	2,6	5,0	4,0	2,8	3,6	3,8	3,8	4,0	6,4	9,0	11,0	10,4	11,8	14,6	16,8	17,2	15,2	10,6	11,6	16,0	14,4	14,6	18,2	20,6	21,0	19,0
III	5,8	4,2	4,4	5,0	3,8	4,0	5,0	5,4	3,8	7,4	10,4	7,0	11,8	10,0	14,0	15,6	14,8	20,0	13,2	14,6	11,4	16,8	13,8	18,0	20,6	20,2	23,6

Таблица 2

Сезонная динамика разных форм азота в корнях древесных интродуцентов. %

Группа растений	Белковый								Небелковый								Общий										
	1.VI	15.VI	1.VII	15.VII	1.VIII	15.VIII	1.IX	15.IX	1.X	1.VI	15.VI	1.VII	15.VII	1.VIII	15.VIII	1.IX	15.IX	1.X	1.VI	15.VI	1.VII	15.VII	1.VIII	15.VIII	1.IX	15.IX	1.X
I	0,28	0,30	0,46	0,70	0,42	0,76	0,10	0,18	0,22	1,02	0,80	0,94	1,0	1,0	0,64	1,31	1,61	1,48	1,30	1,10	1,40	1,70	1,42	1,40	1,41	1,79	1,70
II	0,20	0,14	0,22	0,78	0,60	0,10	0,38	0,36	0,40	0,90	0,68	1,08	0,70	0,78	1,30	0,42	1,06	0,76	1,10	0,82	1,30	1,48	1,38	1,40	0,80	1,42	1,16
III	0,18	0,18	0,42	0,50	0,76	0,34	0,18	0,42	0,80	0,78	0,94	1,0	0,06	0,54	1,02	1,20	1,60	0,80	0,96	1,12	1,42	1,56	1,30	1,36	1,38	1,78	1,60

ствовали большему снабжению надземных органов разнообразными метаболитами.

Для углеводного обмена растений, по всей вероятности, имеет определенное значение и продолжительность вегетации представителей II группы, которые своими показателями близки к местным видам.

Характерным для всех групп растений является и интенсивное увеличение углеводов в корнях в период вегетации. При этом наибольшее накопление имело место у корней растений I группы.

В отношении количественного изменения азотистых соединений в ходе вегетации обнаруживается иная картина (табл. 2). Выявилось несоответствие максимумов и минимумов в содержаниях как общего, так и белкового азота у географически разных видов. Максимальное содержание белкового азота обнаружено в корнях растений третьей группы, минимальное — у второй, представители же первой группы занимают промежуточное положение.

В вегетационный период, как общий, так и белковый азот в корнях имели два максимума, но более резким колебаниям подвергался белковый. Эта форма азота у корней всех представителей количественно нарастала до 1. VIII (II группа) и 15. III (I и III группы), затем значительно уменьшалась и вновь увеличивалась в период от 15. VIII до 1. IX. В данном случае корни в летнее время показали более повышенную поглотительную и метаболическую активность. Корни европейских представителей в отличие от среднеазиатских до конца вегетационного периода сохраняли такую активность.

Аналогичная картина наблюдается и в отношении содержания форм фосфора, с той лишь разницей, что его общее количество колебалось в корнях более резко во второй половине лета. В этот период корни растений первой и третьей групп проявили сравнительно меньшую активность в отношении минерального фосфора.

Содержание белкового азота и органического фосфора в корнях обычно рассматривается как показатель их функциональной активности. Исходя из этого положения, мы вправе констатировать, что корни растений третьей группы в отличие от таковых второй, отличаются повышенной поглотительной и метаболической активностью.

Содержание углеводов, азотистых и фосфорных соединений в корнях исследуемых видов в течение вегетационного сезона изменяется в определенной ритмике. Это обстоятельство свидетельствует о том, что аналогично остальным процессам жизнедеятельности ритмичность в изменении содержания трофических веществ характерна для растений в целом.

Количественные показатели углеводов, азотистых и фосфорных соединений в корнях различных по географическому происхождению видов могут являться индикаторами их адаптивных реакций в новых условиях произрастания.

Полученные данные в конечном счете показывают, что различные по происхождению древесные интродуценты, произрастающие в одинаковых почвенно-климатических условиях Ереванского ботанического сада, не идентичны в отношении обмена веществ в корнях. Это озна-

часть, что новые условия надземной и подземной среды накладывают определенный отпечаток на жизнедеятельность корневой системы. Если считать, что в адаптивном отношении в лучшем состоянии находятся местные формы и что обменные реакции их корней оптимальные, то более или менее близко к ним стоят южные, а затем северные виды. Дело в том, что вегетационный сезон Ереванского ботанического сада по летним температурным условиям ближе к южным областям, а по зимним — к северным. По всей вероятности, если подобные исследования провести в зимние месяцы, то получится обратная картина.

Неодинаковое поведение корней древесных интродуцентов из Средней Азии, Европейской части СССР и Кавказа в отношении углеводного, азотного и фосфорного обмена является наглядным показателем того, что реакция этих активных, всасывающих и метаболических органов определяется не только условиями корнеобитаемой среды. Столь же существенными являются как температурные, так и фотопериодические условия. Температурный и фотопериодический режимы Кавказа и Средней Азии более или менее сходные, чем и объясняется примерная общность обменных реакций корней этих видов.

Представители Европейской части СССР в этом отношении существенно отличаются.

Таким образом, установлено, что новые условия существования влияют на корни древесных интродуцентов в основном через листовой аппарат, который в течение вегетационного сезона находится в тесной коррелятивной связи с корнями.

Институт ботаники
АН Армянской ССР

Поступило 20. V. 1982 г.

ԱՄԽԱՋՐԵՐԻ, ԱԶՈՏԱՅԻՆ ԵՎ ՖՈՍՖՈՐԱՅԻՆ ՄԻԱՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ
ՍԵՂՈՆԱՅԻՆ ԴԻՆԱՄԻԿԱՆ ԻՆՏՐՈԴՈՒԿՑՎԱՆ
ՄԱՌԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԱՐՄԱՏՆԵՐՈՒՄ

Վ. Վ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ս. Հ. ԶԱՔԱՐՅԱՆ, Լ. Ն. ՀՈՎՀԱՆՆԻՍՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է ածխաջրերի, ազոտի և ֆոսֆորի տարբեր ձևերի պարունակությունը տարբեր աշխարհագրական ծագում ունեցող ինտրոդուկցված ծառատեսակների արմատներում: Պարզվել է, որ այդ միացությունների քանակական փոփոխությունը կարող է բույսերի հարմարողականության ռեակցիայի ցուցանիշ դառնալ աճման նոր պայմաններում:

Ստացված տվյալները ցույց են տալիս, որ տարբեր աշխարհագրական ծագում ունեցող բույսերի արմատները միևնույն բնակլիմայական պայմաններում ցուցաբերում են տարբեր վարք: Նոր միջավայրի պայմանները արմատա-տեղակային նյութափոխանակության ճանապարհով մեծ ազդեցություն են թողնում բույսերի արմատների կենսադորձունեության վրա:

ON THE SEASONAL DYNAMICS OF CARBO-HYDRATES, NITROGEN AND PHOSPHORUS COMBINATIONS IN THE ROOTS OF WOOD INTRODUCTIONS

V. V. KAZARIAN, S. O. ZAKHARIAN, L. N. HOVANESIAN

It has been established that quantitative indices of carbo-hydrates, nitrogen and phosphorus combinations in the roots of wood introductions of various geographical origin may show up indicators of adaptive reactions in the new growing conditions.

Different by origin species growing in the same soil-climatic conditions of the Botanical Gardens in Yerevan do not show identity as to the metabolism in the roots.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В. О., Кочарян Н. И. Биолог. ж. Армении, 29, 5, 9—14, 1976.
2. Казарян В. О., Кочарян Н. И. Биолог. ж. Армении, 33, 8, 882—885, 1980.
3. Казарян В. О., Кочарян Н. И. Докл. АН Армянской ССР, 19, 4, 246—250, 1970.
4. Казарян В. О., Мовсесян Г. М. Докл. АН Армянской ССР, 61, 3, 175—181, 1975.
5. Казарян В. О., Абрамян А. Г., Габриелян Г. Г. Биолог. ж. Армении, 19, 6, 3—6, 1966.
6. Казарян В. О., Арутюнян Р. Г. Докл. АН Армянской ССР, 61, 2, 113—117, 1975.
7. Белозерский А. Н., Проскуряков М. Практическое руководство по биохимии растений, М., 1951.
8. Lowly O. H., Lopez J. A. Biolog. chem., 162, 3, 1946.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

УДК 599.323.4

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СНЕЖНОЙ И ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВОК СЕВАНСКОГО БАССЕЙНА

Л. Л. ДАВТЯН

Впервые проводилось сравнительное изучение морфофизиологических особенностей снежной и обыкновенной полевок. Выявлены закономерные изменения индексов внутренних органов полевок, обусловленные возрастом, полом, генеративным состоянием зверьков и влиянием сезонных колебаний условий обитания. В отличие от снежной полевки, у обыкновенной полевки обитание в горах сопровождалось интенсификацией физиологических функций, отразившейся в увеличении относительной массы сердца, печени, почки, а у размножавшихся самок — надпочечника.

Ключевые слова: полевки снежная и обыкновенная, адаптация к высокогорью.

Адаптация животных к горным условиям сопровождается морфофизиологическими перестройками. Была высказана гипотеза [2,3], согласно которой приспособительные особенности узкоареальных горных видов и горных популяций широко распространенных видов к условиям существования имеют принципиальные отличия, проявляющиеся в поддержании и сохранении энергетического баланса.

Целью нашего исследования являлось установление морфофизиологических особенностей эндемика высокогорья—снежной полевки и горной популяции широкораспространенного вида—обыкновенной полевки и выявление на этой основе специфики их адаптации к горам. Интерьерные особенности снежной полевки и горных популяций обыкновенной полевки изучены слабо.

Материал и методика. Материал был собран в 1979 г. на стационаре, расположенном в горно-степном поясе юго-западной части Севанского бассейна (1914—2100 м над ур. м.). Отлов и обследование зверьков проводили в соответствии с общепринятыми методиками. Было добыто и исследовано 491 снежная и 418 обыкновенных полевок. На основе экстерьерных, краниологических и интерьерных признаков перезимовавшие зверьки были отделены от сеголетков, а среди последних, используя массу и длину тела, условно были выделены взрослые, полувзрослые и молодые.

Результаты и обсуждение. Данные об изменении интерьерных признаков снежной и обыкновенной полевок представлены в табл. 1 и 2. У перезимовавших самцов снежной полевки относительная масса сердца всегда была больше, чем у самок. Биологически это понятно и связано с различиями в двигательной активности. У молодых, полувзрослых и взрослых сеголетков половые различия по индексу сердца были статистически недостоверны, хотя по абсолютным значениям этот показатель был несколько больше у самцов. У полувзрослых животных самки в октябре имели достоверно больший индекс.

Относительная масса сердца у снежных полевок уменьшалась от молодых к взрослым. У перезимовавших индекс сердца был больше, чем у взрослых сеголетков той же массы, что свидетельствует о качественном отличии их от сеголетков. У перезимовавших животных от апреля к маю (весенний лик роста) происходило недостоверное снижение относительной массы сердца, а в последующие месяцы она держалась почти на таком же уровне. У взрослых сеголетков реальных сезонных изменений индекса сердца не происходило. У полувзрослых летом различия были недостоверны, но осенью у животных этой группы, которые уходили на зимовку, он увеличивался. У молодых от мая к июню (период интенсивного роста) он статистически достоверно уменьшался. В дальнейшем скорость роста молодых падает и различия по месяцам становятся недостоверными.

Половые, возрастные и сезонные изменения относительной массы сердца у обыкновенной полевки сходны с таковыми снежной. Индекс сердца у обыкновенной полевки с Севанского бассейна был больше, чем у равнинных популяций этого же вида [1] и снежной полевки.

Относительная масса печени у размножающихся самок снежной полевки всегда была больше, чем у самцов. Индекс печени постепенно увеличивался от молодых к взрослым, у последних мало отличался от такового перезимовавших. У перезимовавших самок не наблюдалось статистически значимых сезонных отличий индекса печени, у самцов он статистически достоверно увеличивался от апреля к маю, очевидно, вследствие улучшения кормовых условий в связи с началом вегетации растительности, далее же изменений практически не было. В группе

Динамика относительной массы ($M \pm m$) органов снежной полевки, ‰

Месяц	Перезимовавшие			Взрослые			Полувзрослые			Молодые		
	п	масса тела, г	$M \pm m$	п	масса тела, г	$M \pm m$	п	масса тела, г	$M \pm m$	п	масса тела, г	$M \pm m$
С е р д ц е												
Апрель	17	38—50	$5,59 \pm 0,09$	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	9	42—53	$4,91 \pm 0,15$	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Май	22	48—62	$5,22 \pm 0,08$	—	—	—	—	—	—	15	19—28	$7,31 \pm 0,21$
	19	44—67	$4,43 \pm 0,13$	—	—	—	—	—	—	12	13—26	$7,08 \pm 0,29$
Июнь	8	47—64	$5,30 \pm 0,24$	8	45—56	$4,63 \pm 0,17$	21	29—44	$5,49 \pm 0,16$	12	15—26	$6,48 \pm 0,32$
	7	49—62	$4,49 \pm 0,16$	3	46—54	$4,45$	17	29—44	$5,05 \pm 0,19$	22	13—26	$6,10 \pm 0,29$
Июль	3	48—52	$5,25$	3	45—49	$4,15$	29	27—44	$5,00 \pm 0,12$	10	13—21	$6,18 \pm 0,39$
	1	57	$4,50$	5	46—60	$4,00 \pm 0,21$	16	29—44	$4,61 \pm 0,19$	18	9—26	$6,02 \pm 0,19$
Август	—	—	—	5	45—57	$4,10 \pm 0,27$	30	27—44	$5,15 \pm 0,11$	9	14—25	$6,49 \pm 0,25$
	—	—	—	2	48	$4,11$	23	27—41	$4,91 \pm 0,11$	10	15—24	$6,37 \pm 0,28$
Октябрь	—	—	—	6	47—70	$4,16 \pm 0,38$	48	27—41	$5,31 \pm 0,06$	1	15	$7,20$
	—	—	—	3	45—52	$4,34$	35	29—44	$5,45 \pm 0,01$	1	15	$6,67$
П е ч е н ь												
Апрель	17	38—50	$58,8 \pm 0,45$	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	9	42—53	$73,8 \pm 0,92$	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Май	22	48—62	$63,4 \pm 1,16$	—	—	—	—	—	—	15	19—28	$52,6 \pm 0,89$
	19	44—67	$77,8 \pm 1,94$	—	—	—	—	—	—	12	13—26	$54,8 \pm 0,78$
Июнь	8	47—64	$60,7 \pm 2,66$	8	45—56	$60,2 \pm 2,34$	21	29—44	$58,9 \pm 0,66$	12	15—26	$53,0 \pm 1,15$
	7	49—62	$71,9 \pm 2,48$	3	46—54	$68,7$	17	29—44	$63,5 \pm 0,86$	22	13—26	$59,6 \pm 0,87$
Июль	3	48—52	$60,3$	3	45—49	$64,0$	29	24—44	$56,3 \pm 0,95$	10	13—21	$52,3 \pm 0,91$
	1	57	$69,1$	5	46—60	$72,2 \pm 3,63$	16	29—44	$63,7 \pm 0,99$	18	9—26	$58,1 \pm 0,73$
Август	—	—	—	5	45—57	$59,1 \pm 4,27$	29	27—44	$55,4 \pm 0,66$	9	14—25	$50,7 \pm 1,93$
	—	—	—	2	48	$63,3$	24	27—41	$60,1 \pm 0,73$	10	15—24	$53,1 \pm 1,77$
Октябрь	—	—	—	6	47—70	$57,4 \pm 1,91$	47	27—41	$56,2 \pm 0,51$	1	15	$65,3$
	—	—	—	3	45—52	$55,0$	36	29—44	$62,0 \pm 0,73$	1	15	$76,7$

В числителе — самцы, в знаменателе — самки.

Таблица 2

Динамика относительной массы ($M \pm m$) органов обыкновенной полевки, ‰

Месяц	Перезимовавшие			Взрослые			Полувзрослые			Молодые		
	n	масса тела, г	$M \pm m$	n	масса тела, г	$M \pm m$	n	масса тела, г	$M \pm m$	n	масса тела, г	$M \pm m$
С е р д ц е												
Июль	6	42—49	$6,22 \pm 0,19$	6	26—44	$6,19 \pm 0,15$	28	12—24	$7,11 \pm 0,10$	10	7—11	$8,06 \pm 0,39$
	5	43—49	$5,93 \pm 0,17$	12	25—47	$6,00 \pm 0,20$	28	13—24	$7,00 \pm 0,18$	9	8—11	$7,93 \pm 0,36$
Август	2	47—49	6,15	5	28—43	$6,10 \pm 0,32$	57	12—20	$7,01 \pm 0,08$	6	8—11	$7,93 \pm 0,15$
	2	41—48	5,81	12	26—37	$5,71 \pm 0,32$	35	12—24	$6,81 \pm 0,12$	5	8—11	$7,84 \pm 0,23$
Сентябрь	—	—	—	1	47	6,67	58	12—17	$7,50 \pm 0,11$	2	10	8,20
	—	—	—	5	26—42	$6,86 \pm 0,50$	51	12—24	$7,54 \pm 0,11$	7	9—11	$8,15 \pm 0,50$
П е ч е н ь												
Июль	6	42—49	$68,7 \pm 1,66$	6	26—44	$69,9 \pm 1,09$	28	12—24	$69,0 \pm 0,85$	10	7—11	$58,0 \pm 1,66$
	5	43—49	$79,3 \pm 2,10$	12	25—47	$78,5 \pm 1,07$	28	13—24	$75,7 \pm 0,73$	9	8—11	$60,6 \pm 1,87$
Август	2	47—49	64,2	5	28—43	$63,4 \pm 2,06$	57	12—20	$65,3 \pm 0,33$	6	8—11	$56,3 \pm 1,84$
	2	44—48	74,1	12	26—37	$72,6 \pm 1,87$	35	12—24	$66,3 \pm 0,31$	5	8—11	$58,4 \pm 1,89$
Сентябрь	—	—	—	1	47	65,5	58	12—17	$69,1 \pm 0,80$	2	10	50,3
	—	—	—	5	26—42	$77,1 \pm 1,98$	51	12—24	$71,1 \pm 0,92$	7	9—11	$52,8 \pm 0,11$

В числителе—самцы, в знаменателе—самки.

взрослых сеголетков существенных изменений по месяцам не происходило. У полувзрослых самцов сезонных различий также не было, но у самок он уменьшался достоверно от июля к августу вследствие заметного сокращения числа размножающихся. У молодых самок от мая к июню, в период размножения, наблюдалось достоверное увеличение индекса печени, а далее, как и у самцов, в августе намечалась тенденция к уменьшению.

Индекс печени у самок обыкновенной полевки, как и у снежной, за исключением молодых, неполовозрелых, был больше, чем у самцов. К сентябрю, с постепенным спадом интенсивности размножения, эти различия уменьшались. Возрастные изменения были несколько иными, чем у снежной полевки: в июле и августе молодые имели заметно меньший индекс, а в остальных возрастных группах достоверно не различались. С установлением осеннего режима индекс печени у взрослых и полувзрослых увеличивался, а у молодых—уменьшался. Поскольку полевки молодой группы не размножались, эти изменения у них вызваны, очевидно, только влиянием осенних условий, затрудняющих добывание корма. Это свидетельствует о напряженности трофических отношений и приводит к предположению, что они должны погибать в этот период в большом количестве.

Севанская популяция обыкновенной полевки имеет большую относительную массу печени, чем равнинные популяции этого вида [4] и снежная полевка. Следовательно, приспособление обыкновенной полевки к горным условиям сопряжено с накоплением энергетических и пластических веществ, мобилизуемых организмом в критические периоды.

По динамике относительной массы почки у снежной и обыкновенной полевок различий практически не было. У обоих видов индекс почки по абсолютным значениям был больше у самцов. Статистически значимых сезонных различий также не было обнаружено. Индекс почки уменьшался от молодых к взрослым, взрослые сеголетки не отличались от перезимовавших по этому показателю.

Показатели индекса почки у горной популяции обыкновенной полевки более высокие, чем у равнинной и гораздо выше, чем у снежной полевки сходных возрастных и половых групп. По суммарным данным, за все месяцы у молодых самцов обыкновенной полевки индекс почки больше, чем у снежной на 11, у молодых самок—на 19, полувзрослых самцов—на 18, самок—на 21, взрослых самцов—на 12, самок—на 11, перезимовавших самцов—на 14 и самок—на 16%.

Относительная масса надпочечника у обоих видов полевок отражает участие самок в размножении. Неразмножающиеся особи не имели половых различий. У перезимовавших самок снежной полевки индекс надпочечника составлял (%): 143—154 от индекса надпочечника самцов, у взрослых—150—184, у полувзрослых—131—153 и молодых—130—140. У снежной полевки в группе перезимовавших и взрослых сеголетков эта разница была полуторакратной, у обыкновенной полевки—примерно двукратной: у перезимовавших—219—222%, у взрослых—188—202%. У полувзрослых полевок индекс надпочечника составлял у

самок в сезон размножения (июль—август) 152% от такового самцов. Видимо, это связано с большей плодовитостью обыкновенной полевки. У молодых обыкновенных полевок, не участвующих в размножении, индекс надпочечника у самцов и у самок был одинаков.

У обоих видов не обнаружено статистически достоверных сезонных изменений у самцов, а у самок к осени индекс надпочечника уменьшался с окончанием размножения. Что касается возрастных изменений, можно отметить, что относительные массы надпочечников у снежных полевок разных возрастных групп, находящихся в сходном репродуктивном состоянии, статистически достоверно не различались. Возрастные изменения у обыкновенной полевки были более выражены: с возрастом наблюдалось небольшое увеличение индекса надпочечника.

Между индексами надпочечника у самцов снежной и обыкновенной полевок не было статистически значимых различий, а у размножающихся самок обыкновенной полевки он был значительно больше, чем у снежной.

Результаты исследований позволили установить, что обитание в условиях гор у специализированного вида—снежной полевки—требует меньших энергозатрат и, как следствие, связано с меньшей напряженностью энергетического баланса, чем у обыкновенной полевки.

Институт зоологии АН Армянской ССР

Поступило 7.IV. 1982 г.

ՍՆՎԱՆԻ ԱՎԱՋԱՆԻ ՍՈՎՈՐԱԿԱՆ ԵՎ ՁՅԱՆ ԴԱՇՏԱՄԿՆԵՐԻ ՄՈՐՓՈՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ

Լ. Լ. ԴԱՎԹՅԱՆ

Կատարվել է սովորական և ձյան դաշտամկների մորֆոֆիզիոլոգիական հատկանիշների համեմատական ուսումնասիրություն: Պարզվել է, որ, ի տարբերություն ձյան դաշտամկան, սովորական դաշտամկների լեռնային ապրելակերպը ուղեկցվել է սրտի, լյարդի, երիկամների ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ինտենսիվությամբ, իսկ բաղմացող էգերի մոտ նաև մակերիկամային գեղձի համեմատական կշռի մեծացումով:

MORPHOPHYSIOLOGICAL PECULIARITIES OF SNOW AND COMMON VOLE OF THE LAKE SEVAN BASIN

L. L. DAVTIAN

It has been found that the snow vole being a specialized type and living in mountainous conditions spends less energy and as a result has a less strenuous energetic balance than that of the common vole.

ЛИТЕРАТУРА

1. Башенина Н. В. Учен. зап. Перм. пед. ин-та, сер. зоол., 79, 75—117, 1969.
2. Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М., 200, 1972.
3. Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А. Зоол. журн., 43, вып. 4, 483—487, 1964.
4. Шевченко Н. Т., Семенченко В. М., Заец А. И. Вестн. зоол., 3, 46—50, 1971.

УДК 577.152:591.481.1

ДЕЙСТВИЕ ИОНОВ Mg НА КИСЛУЮ ФОСФАТАЗУ МОЗГА

Г. Г. БУНЯТЯН, А. М. МЕЛИКЯН

Ключевые слова: кислая фосфатаза, мозг, старение.

Ранее нами было показано, что активность кислой фосфатазы (КФ), не претерпевая возрастных сдвигов в гомогенатах и грубой ядерной фракции мозга, выраженно снижается в тяжелых субфракциях (выделенных путем дифференциального центрифугирования на сахарозном градиенте при 35000g) грубой ядерной фракции мозга [1]. Стабильность активности фермента в гомогенатах и грубой ядерной фракции может быть как следствием миграции в другие субклеточные фракции, так и результатом подключения соответствующих компенсаторных механизмов в процессе старения.

Для выяснения этого предположения была поставлена серия экспериментов с добавлением к инкубационной смеси ионов Mg, которые, как известно, оказывают либо активирующее, либо стабилизирующее действие на кислые фосфатазы [4].

Материал и методика. Исследования производили на гомогенатах мозга 6- и 24-месячных крыс. После декапитации животных и извлечения головного мозга готовили 10%-ный гомогенат на 0,32 М сахарозе, который центрифугировали при 70 g в течение 10 мин. Осадок (обрывки тканей и неразрушенные клетки) удаляли, а супернатант брали на исследование.

Активность КФ (ЕС 3.1.3.2) определяли по методу Лизмана и сотр. [5]. В качестве субстрата использовали β -глицерофосфат. Инкубационная смесь состояла из 0,4 мл 0,2 М Na-ацетатного буфера (рН 5), 0,1 мл β -глицерофосфата (конечная концентрация 0,1 М), 10 мкл $MgCl_2$ (Мерк) в конечной концентрации 2,5, 12,5, 25, 37,5 мМ и 0,5 мл гомогената. После 30-минутной инкубации реакцию приостанавливали 10%-ным ТХУ. Неорганический фосфат определяли методом Чена и сотр. [3] в модификации Венкстери и Баева [2]. Интенсивность окраски конечного продукта реакции—фосфомолибдената—определяли при длине волны 630 нм.

Результаты и обсуждение. Результаты опытов показали, что $MgCl_2$ в концентрации 2,5, 12,5, 25, и 37,5 мМ не влияет на количество эндогенного фосфата в гомогенатах мозга зрелых крыс. Полученные данные свидетельствуют также о том, что $MgCl_2$ в концентрации 2,5 и 12,5 мМ не оказывает действия на активность КФ в гомогенатах зрелых животных. Повышение активности фермента улавливается при конечной концентрации $MgCl_2$ —25 мМ. Наиболее выраженная активность его отмечается при концентрации 37,5 мМ.

Исследования показали, что активность КФ в присутствии β -глицерофосфата особых возрастных изменений не претерпевает (таблица). Под действием ионов Mg изучаемый показатель в гомогенатах мозга зрелых животных повышается с 25, 982 до 30,77 γ Ф_н/мг белка, а у

Изменение активности КФ (γ НФ/мг) в присутствии ионов Mg в гомогенатах мозга зрелых и старых крыс

Возраст	Гомогенат	Гомогенат + β -глицерофос- фат	Разница	Гомогенат + β -глицерофос- фат + Mg	Разница с гомогенатом
Зрелые	12,558 $\pm$ 0,085 (6)	38,54 $\pm$ 0,089 (6)	25,982	43,335 $\pm$ 0,285 (6)	30,77
Старые	1,375 $\pm$ 0,097 (6) $p < 0,001$	35,42 $\pm$ 0,49 (6) $p < 0,001$	24,045	42,105 $\pm$ 0,727 (6) $p < 0,001$	30,73

P—по сравнению с предыдущим возрастом

старых крыс с 24,045 до 30,73 γ Ф_n/мг белка. Активация КФ под действием ионов Mg у зрелых и старых крыс составляет 18 и 27% соответственно.

Полученные данные не выявили особых возрастных сдвигов в активности КФ под действием ионов Mg.

Институт биохимии АН Армянской ССР

Поступило 5.VII 1981 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бунятыан Г. Г., Меликян А. М. Биолог. ж. Армении, 34, 1220, 1981.
2. Венкстерн Г. В., Баев А. А. Биохимия, 22, 1049, 1957.
3. Chen P. S., Toribara T. Y., Warner H. Analytical Chemistry, 28, 1756, 1956.
4. Cohen S. R. In: Handbook of Neurochemistry (ed. by A. Lajtha), 3, 87, 1970.
5. Lisman J. J., De Haan J., Overdijk B. O. Biochemical J., 178, 79, 1979.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 8, 1982

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581. 9(479.25)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ ОЗЕРА СЕВАН

П. П. ГАМБАРЯН, А. Г. БАРСАМЯН, К. П. ГАМБАРЯН

Ключевые слова: бассейн озера Севан, флористические находки.

За 1979—1980 гг. нами было собрано и определено около 4000 листов гербария, всего 1000 видов. Были выявлены некоторые новые для флоры Армении виды растений, а также новые местонахождения. Ниже приводится список этих находок, гербарные образцы которых хранятся в Национальном парке «Севан».

Новинки для флоры СССР

Astragalus coarctatus Trautv. Собран в чингилах над селом Верин Загалу, 20.8.80. Во «Флоре Армении», т. 4, указана возможность нахождения [3,8].

Astragalus xerophyllus Ledeb. Собран нами над Севанским ботсадом 5.6.80. В общем гербарии БИН АН АрмССР (ERE) есть 4 экземпляра, собранные Зедельмейер и Гроссгеймом в 1923 г и определенные тогда же Гроссгеймом как *A. xerophyllus*. В дальнейшем Гроссгейм не включил этот вид во флору Кавказа, так как на основании экземпляров, собранных в бассейне озера Севан, описал новый вид—*A. goktschaticus* Grossh. Наш экземпляр не отличается от собранных на Апарате и описанных Ледебуром как *A. xerophyllus*. Если считать, что *A. goktschaticus* самостоятельный вид, то наша находка—новинка для флоры СССР [3, 8].

Potentilla nurensis Boiss. et Hausskn. Собран нами в окрестностях с. Дара, в лесу, 4.7.80; Семеновка×Севан, 30.6.80. Во «Флоре СССР» и «Флоре Армении» указана возможность нахождения этого вида [3, 7].

Новинки для флоры Армении

Allium albobianum Vved. Нами собран над Севанской ГЭС 18.7.79 [2]. Описан был из Западного Закавказья.

Allium paniculatum L. Собран нами: Артаниш, у кордона заповедника, 6.8.80, Артаниш, северо-восток полуострова, 5.8.80. Известен этот вид из Предкавказья, Западного и Восточного Закавказья, Дагестана, Черкесии. В гербарии БИН АН АрмССР [ERE] под номерами 81439—81441 есть 3 экземпляра, собранные Я. И. Мулкиджаняном между Иджеваном и Бердом и определенные А. А. Ахвердовым как *A. paniculatum*. Но эти экземпляры ничем не отличаются от *A. karsianum* Fom. Если свести последний вид в синонимы к *A. paniculatum* L, то наша находка—не новинка.

Astragalus sosnovskyi Grossh. Нами собран над Севанским ботдом 28.6.79 и 24.6.80. Гроссгейм не признал самостоятельности *A. tanae* Sosn. Между Семеновкой и Севаном 30.6.80. нами собран экземпляр, который соответствует *A. tanae*. Если согласиться с трактовкой Гроссгейма, то нами обнаружено два новых местонахождения для флоры Армении, а если признать самостоятельность *A. tanae*, то *A. sosnovskyi* Grossh.—новинка для флоры СССР, а *A. tanae*—новинка для флоры Армении.

В гербарии [ERE] хранится экземпляр, собранный Векиловой и определенный Миримановой в Гукасянском районе в 1935 году. Состояние этого экземпляра не позволяет провести его точное определение, почему он и не включен во «Флору Армении» [3, 8].

Centaurea himenolepis Trautv. Нами собран дважды: Карцахпюрские сенокосы, 3.7.80; Артаниш, северо-восточный склон, 16.7.80. Ареал его—Дагестан, Восточное Закавказье [2, 13].

Centaurea leucophyllus (MB.) С. А. М. Нами собран: Артанишский заповедник, 9.9.79, Артаниш, северо-восток от вершины, 16.7.80.

Centaurea salvifolia (Boiss.) Sosn. Нами собран: Артаниш: северный склон, 9.6.80; Артаниш, к северо-востоку от вершины, 15.7.80 [2, 13].

Centaurea tuapsensis Sosn. Нзми собран: Артаниш, северный склон, 9.6.80; Джил, Прбулаг, 10.6.80 [2, 13].

Daphne caucasica Pall. Собран в окрестностях с. Дара, в лесу 4.7.80. Во «Флоре Армении» указано на возможность нахождения [10].

Dianthus imereticus (Rupr.) Schischk. Нами собран: чингилы к югу от села Лчашен, 22.7.80; Артаниш, к северу от вершины, 17.7.80 [6].

Erigeron alpinus L. Нами собран в окрестностях села Артаниш Наздыбулаг, 11.6.80 [2, 13].

Melica nutans L. Нами собран: Артаниш, север полуострова, верхняя зона леса, 17.7.80 [2, 12].

Poa bulbosa ssp. *nevskii* (Roshev. ex Ovcz.) Tzvel. Нами собран в Айриванке, 22.5.80. Среднеазиатский подвид. Определил Цвелев [2, 12].

Senecio bushianus Sosn. Нами собран в окрестностях села Цамакаберт, 20.7.80 [2, 13].

Новинки для флоры бассейна озера Севан

Acantholimon hohenakeri (Jaub. et Spach) Boiss. Артанишский полуостров, северо-восток от вершины, 15.7.80 [6].

Alchimilla georgica Jus. Собран в 4 км к юго-востоку от села Неркин Шоржа, 19.8.80 [6].

Betula pendula Roth. Лес, северо-восточнее с. Дара, 21.8.80. Это местонахождение указано нам агрономом Национального парка «Севан» Мурадяном [8].

Carex humilis Leyss. Село Артаниш, Наздыбулаг, 11.6.80. Определила Егорова [2, 13].

Carex panicea L. Село Артаниш, Наздыбулаг, 11.6.80. Определила Егорова [2, 13].

Centaurea karabaghensis (Sosn.) Sosn. Собран нами: Артанишский заповедник, 9.9.79; окр. с. Артаниш, Наздыбулаг, 11.6.80; окрестности с. Дара, лес, 4.7.80 [2, 13].

Centaurea schelkovnikovii Sosn. Артанишский заповедник, 9.9.79.

Cephalaria procera Fisch. et Ave-Lall. Над Севанской ГЭС, 1.9.80; в 4 км к юго-востоку от села Неркин Шоржа, 19.8.80 [11].

Cerastium tauricum Spr. Окрестности села Артаниш, Наздыбулаг, 11.6.80 [5].

Corydalis persica Cham. et Schlecht. Над Севанской ГЭС, 20.5.80; над пансионатом „Голубой Севан“, 28.4.80 [4].

Crucianella gilanic Trin. В лесу, к северо-востоку от с. Дара, 21.8.80 [10].

Dianthus inamoenus Schischk. Над Севанском ботсадом. 26.6.80; чингилы к югу от села Лчашен, 22.7.80 [5].

Dichodon schischkinii (A. Grossh.) Ikonn. Карчахпюрские сенокосы, 3.7.80. Для Армении впервые приведен Габриэлян [1, 6, 13].

Fritillaria kurdica Boiss et Noe. Над Севанской ГЭС, 20.5.80 [2].

Hypericum tetrapterum Fries. Река Цаккар, верховье, 2.7.80; северо-восток от с. Дара, лес, 21.8.80 [9, 13].

Nonea lutea (Desr.) DC. Артаниш, северо-восток полуострова, 6.8.80 [10].

Onobrychis oxyodonta Boiss. et Huet. Артаниш, восток полуострова, 6.8.80 [8].

Рoa iberica Fisch. et Mey. Чингилы к югу от села Лчащен, 22.7.80; Семеновка × Севан, 30.6.80 [2, 12].

Рoa sinaica Steud. Над Севанской ГЭС, 3.7.79; 30.7.79; 20.5.80 речка над Севанским ботсадом, 28.6.79. Определение подтверждено; Цвелевым [12].

Polygala transcaucasica Tamamsch. Над Севанской ГЭС, 20.5.80 [10].

Potentilla bungei Bolss. Гюней, в 3 км к северо-западу от пансионата „Ласточка“, 21.5.80 [7].

Potentilla scovitsii Th. Wolf. Над Севанской ГЭС, 20.5.80 [7].

Primula ruprechtii Kusn. Камо, Гридзор, 23.5.80 [10].

Pteroccephalus plumosus (L.) Coult. Северо-запад от с. Дара, 21.8.80 [11].

Roemeria hybrida (L.) DC. Окрестности с. Дара, поле у леса, 4.7.80 [5].

Saxifraga adscendens L. Скалы над Цамакабертом, 3.7.79 [1, 7].

Scorconera pusilla Pall. Над Севанским ботсадом. 5.6.80 [2, 13].

Stipa caucasica Schmalh. Артаниш, северо-восток, 16.7.80 [2, 12].

Veronica dillenii Crantz. Артаниш, северо-восток, 15.7.80 [2].

Vicia alpestris Stev. К юго-востоку от села Неркин Шоржа, 19.8.80 [8].

Vicia tetrasperma (L.) Schreb. Над Цамакабертом, 20.7.79 [8].

Мы благодарим Э. Ц. Габриэлян, Н. Н. Цвелева, Т. В. Егорову, И. Г. Аревшатян, Н. Ханджян за помощь, оказанную в определении материалов.

Национальный парк «Севан»

Поступило 2.XII 1981 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Габриэлян Э. Ц., Гамбарян П. П. Биолог. ж. Армении, 23, 1, 92—95, 1970.
2. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа, М., 1949.
3. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, 5, М.—Л., 1952.
4. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, 6, М.—Л., 1962.
5. Флора Армении, 1, Ереван, 1954.
6. Флора Армении, 2, Ереван, 1956.
7. Флора Армении, 3, Ереван, 1958.
8. Флора Армении, 4, Ереван, 1962.
9. Флора Армении, 5, Ереван, 1966.
10. Флора Армении, 6, Ереван, 1973.
11. Флора Армении, 7, Ереван, 1980.
12. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976.
13. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981.

