

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Издается с 1946 года

Айастані кенсабанакал инде:

выходит 12 раз в год

на армянском и русском языках

Խմբագրական կոլեկիա՝ Ե. Մ. Ազնազյան, Վ. Ե. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (պատվավոր), Հ. Գ. Բախտադրյան, Ա. Ե. Գուրաբյան (պատվավոր), Փ. Բ. Հակոբյան, Ի. Ս. Հարությունյան (պատվավոր), Վ. Հ. Ղազարյան, Ս. Հ. Մոխրեան

Խմբագրական խումբում՝ Ն. Ն. Արամյան, Վ. Ե. Արարյան, Հ. Ս. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (խորհրդի նախագահ), Գ. Ն. Բարսեղյան, Ա. Է. Բախտադրյան, Պ. Ա. Կարապետյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Ս. Կ. Հովհաննիսյան, Է. Է. Հովհաննիսյան, Է. Ե. Կամբարյան, Ա. Ա. Մարտիրոսյան, Մ. Ե. Չալախյան, Ս. Հ. Պողոսյան, Մ. Ե. Տեր-Մարտիրոսյան

Редакционная коллегия: Է. Մ. Ազնյան, Վ. Ե. Ավետիսյան, Է. Գ. Աֆրիկյան (ответ. секретарь), Գ. Կ. Աֆրիկյան (главный редактор), Օ. Է. Բախտադրյան, Պ. Ա. Կարապետյան (зам. главного редактора), Ս. Կ. Կարապետյան, Ս. Կ. Կамбарյան, Ա. Ա. Мартиросян, Մ. Ե. Чалухян, Ս. Հ. Погосян, Մ. Ե. Тер-Мартirosյան

Редакционный совет: А. С. Аветян, В. Ш. Агабабян, Н. Н. Акрамовский, Э. К. Африкян (пред. совета), Ը. Մ. Բաբայան, Մ. Ս. Գամբարյան, Ս. Կ. Կարապետյան, Ա. Ա. Կարապետյան, Մ. Գ. Օգանեսյան, Լ. Մ. Օսնյան, Ս. Ա. Սոգոսյան, Ա. Լ. Թախտադրյան, Մ. Ե. Թեր-Մարտիրոսյան, Ս. Ա. Խրիստիանյան, Մ. Խ. Չալախյան

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱՐԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԳԵՑ

Ինձնագրվել է 1946 թ.

Հաստատակցում է տարեկան 12 սեզամ

Հաստ. XXXVIII, № 3

ԵՐԵՎԱՆ

Մարտ, 1965 թ.

ԲՈՎԱՆԴԱԿԱՆ ԿՈՒՅՈՒՅՈՒՄ

ԿՈՒՅՈՒՅՈՒՄ

Շուր-Քաղզասուրյան Լ. Զ. Գեորգյանի կողմից ինձնագրի հեղինակները Նոյի Լրագրի դեմ տալիս տեսանկյունից	131
Սաւաւրյան Կ. Ա. Անդառաւայրերի խաղիկների մի քանի բաղկացուցիչ ժամերի մասին Արարատյան նարթագների նախալեռնային գյուղատնտեսական զոտու երկրադորում-մյան մեջ	185
Խուրջուլյան Պ. Ա. Փանկալյան Ա. Մ. Կարմիր խոտի վառարանների կառուցումը և նրանց համար արտադրողականության վրա	191
Աղաբալյան Ա. Մ. Ելուստանի ուղիի նստակների ժառանգումը տանալի ինքնաշարժային և ինքնաշարժային տեսակների խաչակրումից ստացված չիրիդներում	197
Ստրգարյան Վ. Ա., Գյուլխանյան Լ. Ա., Մոլիսիյան Լ. Մ., Բազրալյան Ա. Զ., Ղազարյան Ս. Կ. Օրաբառի ստորերի պարզ անալիզի մասին և նրանցից ստացված քանակի	202
Արմենյան Ա. Ա., Առնիկյան Ի. Ա., Բաղդասարյան Ի. Բ., Բաղդասարյան Կ. Զ. Պրոպագանդայի ազդեցության և անհետների ուղիի և լայնության և նրանցից ստացված քանակի	209
Պետրյան Կ. Զ. Այսպետյանի առաջնային կատարումների ակտիվները բացահայտելու մասին	216
Եաշատյան Կ. Ա., Բակույի Գ. Կ. Մոնոսոփիաների պարունակությունը և մոնոսոփիաների ազդեցությունը ուղիում ազդեցիկ-3, 5-մոնոսոփիաների և ինդուկտի ազդեցության սակ	222
Հակոբյան Թ. Ն., Արզումանյան Ա. Մ., Աղաբալյան Զ. Պ., Հարությունյան Ա. Զ., Խանազադյան Ա. Կ. Կապրյանի և Երանյանի նոր ֆուրտեպեկների ածանցյալները	225
Զամբարյան Ի. Ա. Արձառային կառուցողականության ակտիվությունը գյուղատնտեսության հիմքում ինձնագրի հեղինակների կողմից	232
Մատուշիկի Վ. Բ. Զատարյանի զոտային զննարանում և նրանում կատարված քանակի և նրանցից ստացված քանակի	239
Հայրապետյան Ա. Ն. Ջրի տրանսմիսիոնային շարժի ինձնագրի և նրանցից ստացված քանակի	245
Ղանյան Ա. Ա., Կարապետյան Է. Ա., Գրիգորյան Ա. Զ. Գրաբարայանի և նրանցից ստացված քանակի	255

Համառոտ հաղորդումներ

Տրապեզով Վ. Ա., Աղաբալյան Ա. Վ., Կրկնկյան Կ. Է. Ստանդարտ կողմից ազդեցողիկ սեղանների վրա պիրոլիզացիայի և նրանցից ստացված քանակի	262
Առնիկյան Զ. Ա., Սեմյան Ե. Զ., Տեր-Ջամբարյան Զ. Ա., Հակոբյանի կողմից ստացված քանակի և նրանցից ստացված քանակի	267
Օկոն Գ. Կ., Արարատյան Ն. Պ., Տոյան Է. Ա., Արմենյան Ի. Վ., Միլյան Ա. Ա., Սեմյան Է. Ն. Նորածնների մասնակցությունը զարգացման և նրանցից ստացված քանակի	269
Կարապետյան Ա. Բ. Կայրույնի մեծերի կարրուստային սեսիոնում կայրույնի և նրանցից ստացված քանակի	271
Միլիտյան Լ. Ա., Ղազարյան Կ. Կ. Լճակային զոտի անդրկողմայան պայտայնագրի և նրանցից ստացված քանակի	267

ԹԵՖԵՐՈՒՄԵՆԻ

Հաբուբուսյան Ս. Խ., Ննչենկո Վ. Ա. Մկենբի մոտ ազոտաթթվային ուրանիլի կողմից առաջացված քվարցային լեզակտի մոդիֆիկացիան	270
Մոյ կուսեց Վիլ, Բեզլաբյան Ն. Պ. Հյուսիսային Վինանամի սոյայի տեղական սորտերի որոշ տնտեսական արժեքավոր մուտանտների կենսաբիմիական և ցիտոգենետիկական անալիզի արդյունքները	271
Ավետիսյան Բ. Ն., Մանուսյան Ա. Օ., Սահակյան Մ. Ա., Իսղիվանյան Ա. Կ. Կրկնակի լուսարկիան նյանսկոթյունը և թաղանթում մուկուլոիների կողմնորոշումը ցուլի սերմնահանգուկը զննանուկիս	272

Լ ր ա տ ու ի

Ղազարյան Վ. Օ. Ս. Ս. Զատիկյան, Ա. Մ. Բարսեղյան. «Հայաստանի ֆլորան, բուսականութունը և բուսական ռեսուրսները: Բույսերի անատոմիան, ֆիզիոլոգիան, կենսաբիմիան և զեննետիկան»: ՀայկՍՍՀ ԳԱ հրատ., Երևան: 2. I (1900—1975), 1980, 426 էջ, հ. II (1976—1980), 1984, 403 էջ	273
---	-----

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Экспериментальные

<i>Шур-Багдасарян Э. Ф.</i> Основные задачи геоботаники и аспекты борьбы с эрозией почвы	181
<i>Хуришдян П. А., Пахлеванян А. М.</i> Влияние густоты насаждений на продуктивность тополя канадского	191
<i>Кочарян К. А.</i> О некоторых статистических балансах питательных веществ и микроэлементов предгорной зоны Араратской равнины	185
<i>Агаджанян А. М.</i> Исследование признаков выступающего рыльца у гибридов самосовместимых видов томата с самонесовместимыми	195
<i>Маркарян В. А., Гюльхасян М. А., Мовсисян Л. М., Бабазян С. О., Казинян О. Х.</i> Двухфакторный анализ сортов табака по содержанию сухих веществ	202
<i>Симосян А. А., Степанян Р. А., Бадалян Р. Б., Батикян Г. Г.</i> Влияние фракций пронолиса на некоторые стороны энергетического обмена молги и печени крысы	201
<i>Геvorgян Г. А.</i> К выявлению принципа построения первичной структуры белка I. Систематизация аминокислот, основанная на электронном уровне рассмотрения биомолекул	216
<i>Лачатрян Г. С., Бакушц Г. Г.</i> Содержание моноаминов и активности моноаминоксидазы в мозге при действии аденозин-3',5'-монофосфата и пимилата	222
<i>Акопян Т. Н., Арзуманян А. М., Аветисян А. Г., Арутюнян А. А., Хачазадян А. Х.</i> Новые флуоресцентные аналоги каллидина и нейротензина	224
<i>Захарян Р. А.</i> Активация глюкокортикоидом Ca^{2+} - Mg^{2+} -зависимой адонуклеазы в клетках лимфоидной ткани	232
<i>Матюшичев В. Б.</i> Оценка дозы излучения с помощью регрессионной модели, включающей энзиматические показатели	239
<i>Айрапетян С. Н.</i> Активационное и инактивационное действие трансмембранного потока воды на ионные токи через мембрану гигантского аксона кальмара	245
<i>Гонян С. А., Карагулян Э. А., Трчунян А. А.</i> Связь поверхностного заряда грамтрицательных бактерий с ионным обменом	250

Краткие сообщения

<i>Трапков В. А., Сагателян А. В., Ерзинкян К. Л.</i> Действие гликозаминогликанов на секрецию соляной кислоты желудком	256
<i>Анакимян Дж. А., Оганян Ш. Г., Тер-Захарян Ю. Э.</i> Зависимость антибактериального действия от структуры пивалон пиперидинового ряда	257
<i>Джовс Г. Г., Зурабян Н. П., Еолян Э. С., Симосян Н. В., Мидян С. А., Оганнов Э. Н.</i> Частота и структура врожденных пороков развития у новорожденных	263
<i>Карапетян А. Р.</i> Формы калия в карбонатном черноземе при долготлетнем применении калийных удобрений	264
<i>Межлумян Л. С., Варданян К. Е.</i> О полиморфизме закавказских популяций озерной лягушки	267

Рефераты

- Арутюнян С. Х., Шевченко В. А.* Модификация эффекта γ -излучения, вызванная азотнокислым уранилом, у мышей 270
- Май Куанг Винь, Бегларян Н. П.* Результаты биохимического и цитогенетического анализа некоторых хозяйственно-ценных мутантов местных соргогов Северного Вьетнама 271
- Аветисян Б. Н., Манасян А. О., Саакян Ш. С., Дадиванян А. К.* О значении двойного лучепреломления и ориентации молекул в мембранах в оценке качества семени быка 272

Хроника

- Казарян В. О., С. С. Зatikян, А. М. Барсегиан* «Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Анатомия, физиология, биохимия и генетика растений. Изд. АН АрмССР, Ереван, Т. I (1900—1975), 1980, 426 с.; т. II (1976—1980), 1984, 403 с. 273

ACADEMY OF SCIENCES OF THE ARMENIAN SSR
BIOLOGICAL JOURNAL OF ARMENIA

Founded in 1946

12 Issues per year

Volume XXXVIII, № 3

YEREVAN

March, 1985

C O N T E N T S

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

<i>Shur-Baghdasarian E. F.</i> Main Problems of Geobotany in the Aspect of Struggle with Soil Erosion	181
<i>Kocharyan K. A.</i> On some Components of the Nutrient Elements Balance in the Crop Farming of the Foot-Hills of the Ararat Valley Agricultural Zone	185
<i>Khurshudyan P. A., Pahlevanian A. M.</i> Influence of Planting Density on the Productivity of Canadian Poplar	191
<i>Aghadjanian A. M.</i> Inheritance of the Sign of Jut Out Stigma in Hybrids between Self-Compatible and Self-Incompatible Species of Tomato	195
<i>Markarian V. A., Glukhessian M. A., Moetsian I. M., Hozbazian S. O., Kazanchian O. Kh.</i> Diallel Analysis of Tobacco Types according to Dry Substances Content	202
<i>Simontan A. A., Stepanian R. A., Badollan R. B., Hatkian G. H.</i> Effect of Propolis Fractions on Some Aspects of Energetic Metabolism of Rat Liver and Brain	203
<i>Gevorglan G. H.</i> To the Discovery of the Protein Primary Structure Principle. I. Classification of Amino Acids, Based on Electronic Level Investigation of Biomolecules	216
<i>Khachatryan G. S., Bakunts G. G.</i> Contents of Monoamines and Activity of Monoaminoxidase in the Brain under the Effect of Adenosine-3'5'-Monophosphate and Imidazole	222
<i>Akopyan T. N., Arzumanyan A. M., Aghajanyan H. G., Arutunyan A. A., Khanazadyan A. Kh.</i> New, Fluorescent Derivatives of Kallidin and Neurotensin	228
<i>Zakharian R. A.</i> Activation by Glucocorticoides of Ca^{2+} , Mg^{2+} -Dependent Endonuclease of Lymphoid Tissue Cells	232
<i>Matyushtchev V. B.</i> Estimation of Irradiation Dose by Means of Regression Model, Involving the Enzymatic Indices	239
<i>Ayrapetyan S. N.</i> Activation and Inactivation Effect of the Transmembrane Water Flows on the Transmembrane Currents Squid Giant Axon	245
<i>Gontan S. A., Karagultan E. A., Trehountan A. A.</i> Connection of the Surface Charge of Gramnegative Bacteria with Ionic Exchange	250

Short Communications

<i>Trupkov V. A., Saghatelyan A. V., Yerzhikyan K. I.</i> Influence of Glucosaminoglycanes on the Secretion of Hydrochloric Acid by the Stomach	256
<i>Avakimian J. A., Ohunian Sh. G., Ter-Zakharion Yu. Z.</i> Dependence of Antibacterial Action on the Structure of Piperidine Ring Thiazoles	257
<i>Okojev G. G., Zurabian N. P., Jolian E. S., Simontan I. V., Medlun S. A., Oganov E. N.</i> Frequency and Structure of Development Congenital Malformations, Found at New-borns	260
<i>Karapetian A. R.</i> Forms of Potassium in Carbonaceous Chernozem during Longitudinal Use of Potassium Fertilizers	264

<i>Melkumian L. S., Vardanian K. E.</i> On the Polymorphism of Transcaucasian Population of the Lake Frog	267
---	-----

A b s t r a c t s

<i>Harutjunian S. Kh., Shaichenko V. A.</i> Modification of γ -Radiation Effect, Evoked by Azoic Acid Uranil in Mice	270
<i>Mai Kuang Vin, Beglarian N. P.</i> Results of Biochemical and Cytogenetical Analysis of the Northern Vietnam Soy-Bean Local Sorts Some Economically-Valuable Mutants	271
<i>Avetisyan B. N., Manasyan A. O., Sahakyan Sh. S., Dadivanyan A. K.</i> On the Significance of the Double Light Refraction and Orientation of Molecules in the Membranes during the Evaluation of Bull Semen Quality	272

C h r o n i c s

<i>Ghuzarian V. O., S. S. Zatikian A. M. Barseghian.</i> "Flora Vegetation and Vegetative Resources of Armenia. Anatomy, Physalogy, Biochemistry and Genetics of Plants". ArmSSR AS Publ. House, V.I (1900-1975), 1980, 428 p., v. II (1976-1980), 1984, 103 p.	273
---	-----

УДК 633.2/3 631.6.02:632.125

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ГЕОБОТАНИКИ В АСПЕКТЕ БОРЬБЫ С ЭРОЗИЕЙ ПОЧВЫ

Э. Ф. ШУР-БАГДАСАРИАН

В статье обсуждаются проблемы современной геоботаники—смена растительности и ее биологическая продуктивность,—имеющие непосредственную связь с изменением фитоценозов и свойств почвы на различных по эбитности участках, а также с воспроизводством дернового покрова в целях предотвращения эрозионных процессов на склонах.

Ключевые слова: смена растительности, биологическая продуктивность, почвозащитные свойства.

В нашей стране геоботаника возникла самобытно в связи с запросами практики почвеннооценочных работ в южных областях России в конце прошлого столетия. Понимание взаимосвязи растительности и почвы на фоне изменяющихся условий среды явилось оригинальной и прогрессивной особенностью нашей отечественной геоботаники [12]. Идея изучения взаимоотношения между растениями, а также между растениями и средой прошла красной нитью через всю деятельность таких крупных ученых, как Сукачев [9, 10], Раменский [6, 7], Шенников [1], Работнов [4, 5] и др.

Наглядным примером этого направления явилась фундаментальная монография Л. Г. Раменского, изданная в 1938 г. под названием «Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель», в которой он останавливается на основных моментах учения о почвах, подчеркивая, что экологический подход обязывает к точной связке почвы с растительным покровом.

В процессе становления и накопления сведений о растительном и почвенном покрове геоботаника меняла до некоторой степени свое направление, особенно после величайших обобщений в естествознании XX века, результатом чего явилось учение о биосфере. В 30-х годах нашего века было сформулировано понятие биогеоценоза, или экосистемы, как элементарной структуры биосферы, на основе этого появилось новое направление, разработанное Сукачевым, а именно биогеоценология, представляющая собой учение о взаимосвязи явлений, наблюдаемых в природе, где атмосфера, гидросфера, литосфера, педосфера являются основными факторами, создающими определенные биогеоценозы.

Однако, несмотря на это, даже на втором съезде Всесоюзного ботанического общества в 1957 году геоботаника понималась как совокупность учения о растительных сообществах и ботанической географии, и только в 1963 году, на третьем делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества, встал со всей остротой вопрос о том, что геоботаника должна быть пронизана экологическим содержанием. Иными словами предметом исследования должна быть не растительность в

отдельности, не почва, не рельеф, а именно земля, территория во всем многообразии водного, солевого, теплового, светового и других экологических режимов среды.

Естественно, что такой подход предполагает углубление стационарных исследований в тесной взаимосвязи со многими смежными науками. Однако такая взаимосвязь не всегда и не полностью применяется, как было отмечено на третьем делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества в Ленинграде в 1963 году.

Первостепенная задача, стоящая перед геоботаниками при изучении биогеоценозов, — это сохранение и воспроизводство биологических ресурсов биосферы, создание экологических режимов для неуклонного повышения биологической продукции, что невозможно без комплексных экспериментальных исследований.

Еще в 1925 г. Сукачев [9] указывал на значение геоботанических исследований для народного хозяйства.

За последние десятилетия возросло число геоботанических исследований, в которых с успехом были применены экспериментальные методы изучения сложных явлений жизни растительных сообществ. С этой целью в 1955 году А. И. Шенниковым была основана научно-опытная станция в Отрадном на Карельском перешейке (Ленинградская область), где проводились экспериментальные работы с привлечением геоботаников, почвоведов, биохимиков и др. в целях установления взаимоотношений между растениями и между ними и средой обитания на малопроизводительном злаково-разнотравном лугу под влиянием удобрений, заповедности и различных сроков сенокоса [2, 3].

Аналогичная работа проводится и в Стрелецкой степи [5].

Длительные исследования, проводимые отделом эрозии НИИ почвоведения и агрохимии МСХ АрмССР на эродированных пастбищах, убеждают в коренной перестройке видового состава и почвозащитных свойств растительности, а также изменении химических и биологических свойств почвы в результате различных мер воздействия [13, 14].

Таким образом, все больше в геоботанических исследованиях обращается внимание на глубокое познание закономерностей жизни фитоценоза и тем самым повышается роль метода научного эксперимента.

Известно, что вследствие неравномерного использования естественных кормовых угодий и особенно пастбищ травянистая растительность, продуцирующая органическое вещество, находится в явно неудовлетворительном состоянии и местами полностью уничтожена. Это в свою очередь привело к развитию эрозионных процессов. Перед геоботаниками, таким образом, возникла проблема борьбы с эрозией почв.

Решение основной задачи геоботаники — создание научных основ сохранения и воспроизводства природных ресурсов растительности — неразрывно связано с успехами в разработке ряда проблем, одной из которых является вскрытие смен растительности под влиянием изменения условий среды. Многими учеными были разработаны теории смен растительного покрова. Однако, несмотря на имеющиеся в этом направлении достижения, все еще мало исследований результаты которых позволяют прогнозировать вредные и полезные изменения в растительном

покрове под влиянием различных мер воздействия в целях сознательного управления ими и повышения биологической продукции естественных кормовых угодий. Особенно остро встает проблема вскрытия смен растительности горных районов Советского Союза, характеризующихся сложным рельефом, вертикальной поясностью почвенно-растительного покрова и чрезвычайным разнообразием фитоценозов. Не вызывает сомнений, что без направленного и всестороннего исследования смен растительности невозможно управлять и ее почвозащитными свойствами на эродированных склонах. Именно незнание и игнорирование смен растительного покрова привело к оголению склонов и развитию эрозионных процессов.

Таким образом, без исследования смен растительности невозможно вести сознательную борьбу с эрозией почв на склонах.

Изучая в стационарных условиях смену растительности и изменения свойств почв на малопродуктивных и эродированных пастбищах при различных мерах воздействия, мы получили возможность прогнозировать ход развития изучаемых фитоценозов и давать рекомендации по их оздоровлению, прекращению смыва почвы и повышению ее плодородия [15]. Естественно, это результат ежегодного изучения динамики изменения растительности и почвы под влиянием отдельных приемов воздействия с применением самых кропотливых, но объективных методов, таких, как методы весового учета надземных и подземных частей и подсчета побегов каждого вида на единицу площади. Из-за трудоемкости эти методы почти не применяются в других научно-исследовательских учреждениях и заменяются глазомерными методами оценки обилия по Друде, Раунквьеру, Раменскому, Де-Фриса и др., которые, однако, не дают объективного представления о смене видового состава, загруженности почвы корнями, словом, о почвозащитных свойствах растительности.

Сложность изучения смен растительности состоит не только в установлении биологических реакций всех существующих в ценозе видов на различные приемы использования и улучшения, но и в наличии внутри каждого вида различных по возрасту особей, по-разному реагирующих на те или иные приемы воздействия.

Поэтому в настоящее время большое внимание при изучении смен растительного покрова уделяется учению о популяциях [5].

На основании геоботанических исследований, проведенных в основных вертикальных поясах Армянской ССР, было установлено, что благодаря биоморфологическим особенностям растительности высокогорий и свойствам их почв, эрозионные процессы проявляются здесь менее интенсивно, чем в степном поясе. При интенсивном выпасе крайне изреженная растительность сильновыбитых пастбищ в степном поясе состоит не из многолетних стелющихся видов разнотравья со сравнительно развитой корневой системой, как это имеет место в альпийском поясе, а из однолетних видов разнотравья с очень неразвитыми надземными и подземными органами, неспособными защищать почву от смыва. Наряду с этим, горно-луговые почвы высокогорных пастбищ, характеризующиеся значительным содержанием гумуса и водопрочных агрегатов,

обладают более высокими противозерозионными свойствами, чем каштановые почвы степей со сравнительно низким содержанием гумуса и водопрочных агрегатов.

Таким образом, только углубленные исследования в стационарных условиях смены растительности позволят установить приемы воздействия, способствующие созданию благоприятных взаимоотношений между растениями, а также между растениями и средой обитания в целях всемерного повышения продуктивности естественных кормовых угодий, воспроизводства дернового покрова и тем самым предохранения почвы от смыва.

Проблеме повышения биологической продуктивности растительных сообществ в разных природных зонах не уделялось такого внимания как, скажем, изучению плодородия почвы. Этой проблемой начали особенно энергично заниматься только в последние десятилетия. Исследования в этой области велись эпизодически без единой методики и плана [8].

Проблема биологической продуктивности имеет непосредственное отношение к проблеме борьбы с эрозией почв, поскольку от нее зависят почвозащитные свойства растительности. Так, если на задернованном пастбище в степном поясе биологическая продуктивность растительности, состоящая преимущественно из дернообразующих трав, варьирует в пределах—29—35 ц/га сухой массы, то на сильноэродированном участке склона она составляет не более 4—6 ц/га. Поэтому на задернованных пастбищах при указанной биологической продуктивности практически смыв почвы не наблюдается. Между тем на сильно эродированном пастбище смыв почвы при интенсивных ливнях составляет от 0,4 до 1,1 т/га, в результате чего ухудшаются химические и биологические свойства почвы [15].

Итак, основные задачи современной геоботаники сводятся, помимо изучения природных комплексов, классификация и картирования растительности, также к активному участию в ее перестройке путем вскрытия смены растительности и выявления ее биологической продуктивности, без чего невозможно управлять дерновым покровом и приостановить эрозию почвы.

Институт почвоведения и агрохимии
МСХ Армянской ССР

Получено 20.IX 1984 г.

**ԳԵՈՐԾՏԱՆԻԿԱՅԻ ՀԻՄՆԱԿԱՆ ԻՆՎԻՐՆԵՐԸ ՀՈՂԻ ԷՐՈԶԻԱՅԻ
ԳԵՄ ՊԱՅՔԱՐԻ ՏԵՍԱՆԿՅՈՒՆԻՑ**

Լ. Յ. ՇՈՐԻ-ՐԱՂԳԱՍԱՐՅԱՆ

Հողվածում քննարկվում են ժամանակակից ղեղրտանիկայի պրոբլեմները՝ բուսականության հերթագայությունը և նրա կենսաբանական արդյունափետությունը, որն անմիջական կապ ունի ֆիտոցենոզների փոփոխության և տարրեր կտրվածք ունեցող արոտավայրերի հողի հատկությունների հետ, ինչպես և ճմածածկույթի վերարտադրության հետ՝ լանջերի վրա էրոզիոն պրոցեսների վերափոխության նպատակով:

MAIN PROBLEMS OF GEOBOTANY IN THE ASPECT OF STRUGGLE WITH SOIL EROSION

E. F. SHUR-BAGHDASARIAN

The problems of contemporary geobotany have been discussed—the change of vegetation and its biological productivity, which is in direct connection with phytocenoses change and soils peculiarities on pastures, cut differently, as well as with reproduction of turf cover with the aim of erosion processes prevention on the slopes.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александрова В. Э. Бот. журн., 45, 10, 1567—1582, 1960.
2. Джалилова А. О., Кириллова В. А., Павлова Т. В., Помятовская В. М. Бот. журн., 57, 6, 657—664, 1972.
3. Макаревич В. А., Джалилова А. О., Игнатенко Н. В., Кириллова В. В., Скалоч Н. С. В кн.: Проблемы ботаники, 10, 193—213, Л., 1968.
4. Работнов Т. А. Журн. общ. биол., 9, 5, 557—566, 1967.
5. Работнов Т. А. Фитоценология, 388, М., 1978.
6. Раменский Л. Г. Советская ботаника, 3, 1937.
7. Раменский Л. Г. Введение и комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель, 620, М., 1937.
8. Родин А. Е., Ремезов Н. Н., Базилевич Н. Н. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах 143, Л., 1868.
9. Сукачев В. Н. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 2, 174—186, 1925.
10. Сукачев В. Н. Журн. общ. биол., 28, 5, 501—509, 1967.
11. Шенников А. Н. Введение в геоботанику, 447, Л., 1964.
12. Тихомиров Б. А. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники, Л., 1969.
13. Шур-Багдасарян Э. Ф. Биолог. ж. Армении, 29, 4, 62—66, 1976.
14. Шур-Багдасарян Э. Ф. Тр. НИИ почвоведения и агрохимии МСХ Арм. ССР, 7, 109—159, 1973.
15. Шур-Багдасарян Э. Ф. Эрозия и оползни на склонах. 221, Ереван, 1965.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 2, 1985

УДК 657.62.631.811

О НЕКОТОРЫХ СТАТЬЯХ БАЛАНСА ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ЗЕМЛЕДЕЛИИ ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЫ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

К. А. КОЧАРЯН

Обобщены результаты изучения величины поступления питательных веществ с оросительными водами, атмосферными осадками и данные о вымывании их из почвы в условиях предгорной зоны Араратской равнины. Полученный материал позволяет внести коррективы в балансовые расчеты и может быть использован при разработке рациональной системы удобрения и мероприятий по охране окружающей среды.

Ключевые слова: почвы, оросительные воды, атмосферные осадки, питательные вещества.

В настоящее время большое внимание уделяется исследованию круговорота и баланса питательных веществ в земледелии. По литературным данным [5—10, 14], в почву с оросительными водами и атмосферными осадками поступает значительное количество питательных веществ. Часть их вымывается из почвы [3, 12, 14]. При составлении баланса, помимо данных, касающихся основных статей—внесения с удобрениями и выносе питательных веществ, необходимы сведения об их поступлении с указанными водами и потерях.

С целью изучения баланса питательных веществ в предгорной зоне Араратской равнины нами исследовалось их поступление с оросительными водами, атмосферными осадками и вымывание из почвы.

Материал и методика. Образцы атмосферных осадков брали ежемесячно с гидрометпункта г. Абовяна в течение 1978—1981 гг., а оросительных вод—из центрального канала Арзни-Котайкской системы и поливных каналов опытных участков в четыре срока.

Для определения потерь питательных веществ вследствие вымывания из почвы в посевах се. Котайк и Капутан Абовянского района в условиях орошаемого и богарного земледелия в трех пунктах были установлены лизиметрические поронки 40×50 см, конструкции Шиловой [11] в 3-кратном повторении на глубине 50 см.

Определение химического состава вод проводили по принятым в гидрохимии и агрохимии методам [1, 13].

Результаты и обсуждение. По классификации Алексина [2], оросительные воды относятся ко второму типу магниевой группы гидрокарбонатного класса и характеризуются повышенной минерализацией [7, 9, 10].

В одном литре оросительной воды Арзни-Котайкской системы в среднем содержится (мг): 0,32— NH_4 , 0,08— NO_2 , 0,73— NO_3 , 0,22— P_2O_5 , 17,67— K_2O , 51,85— SO_4 , 30,03—Ca, 47,20—Mg, 54,17—Na, 61,07—Cl.

Сумма растворенных веществ, или степень общей минерализации оросительной воды, достигает 659 мг/л, а в среднем за поливную сезон—582 мг/л, среднегодовое значение pH 8,5.

Среднее содержание общего азота за поливную сезон составляет около 0,46 мг/л, что обусловлено его низким содержанием в севанской воде, откуда берет свое начало р. Раздан. По многолетним данным Гидрометслужбы и сведениям некоторых авторов [7, 8], в определенные периоды в севанской воде обнаруживаются лишь следы азотистых соединений. В связи с малой растворимостью содержание фосфорных соединений в природных водах низкое. В оросительных водах Арзни-Котайкской системы среднегодовое содержание HPO_4 составляет примерно 0,29 мг/л, что несколько больше, чем в водах других систем, орошающих земли Араратской равнины и предгорных районов [7]. Содержание растворенного калия сравнительно высокое—14,6 мг/л.

Как показывают данные табл. 1, при поливной норме 5000 м³ в среднем на гектар поступает незначительное количество азота и фосфора. Калий же поступает в больших количествах (в среднем 70 кг/га в год), что, вероятно, является одной из причин низкой эффективности калийных удобрений на этих почвах [4]. Другие же элементы посту-

Таблица 1

Поступление питательных веществ в почву с оросительными водами, кг/га

Годы исследований	K'	Na'	Ca''	Mg''	NH ₄ '	NO ₂ '	NO ₃ '	Cl'	SO ₄ '	HPO ₄ '
1978	64,5	241,5	176,0	237,5	0,6	0,2	3,2	293,0	310,0	2,1
1979	60,5	234,5	123,5	224,0	2,5	0,5	3,4	281,1	291,3	0,7
1980	94,5	336,5	151,0	246,5	1,8	0,5	2,9	342,0	266,5	1,7
1981	61,8	259,7	123,3	209,7	2,6	1,5	5,1	257,5	224,0	4,2
Среднее за 4 года	70,2	268,1	143,5	229,4	1,9	0,7	3,6	293,4	250,5	2,2

пают в значительно больших количествах, чем выносятся ежегодно с урожаем сельскохозяйственных культур.

Поступление такого количества веществ в почву в условиях орошаемого земледелия существенно изменяет не только их баланс, но сравнению с таковым при богарном земледелии предгорной зоны, но и оказывает определенное влияние на ход и направленность почвенных процессов.

Часть земель предгорной зоны орошается водами Арзни-Шамирамского и Галинского каналов. При средней норме орошения с оросительными водами этой системы поступает соответственно (кг/га): 1,7—4—N, 1,0—1,8—P₂O₅, 102—152—K₂O [7, 8].

Величина поступления питательных веществ с осадками обусловлена их количеством и химическим составом, причем на химический состав осадков большое влияние оказывает близость промышленных объектов.

Количество осадков в предгорной зоне Араратской равнины в 1978—1981 гг. колебалось в пределах 310—425 мм. В одном литре атмосферных осадков, выпадающих на территории Абовянского района, в среднем содержалось 2,4 мг общего азота, 6,6 мг K₂O и 0,4 мг P₂O₅, среднегодовое значение рН 7,2.

В основу определения величины поступления веществ с осадками брались среднегодовые показатели химического состава за 1978—1981 гг. (табл. 2). В предгорной зоне с атмосферными осадками поступает значительное количество сульфатов, хлоридов, кальция и натрия, что оказывает существенное влияние на баланс этих элементов в почве,

Таблица 2

Поступление вещества в почву с атмосферными осадками, кг/га

Годы исследований	K'	Na'	Ca''	Mg''	NH ₄ '	NO ₂ '	NO ₃ '	Cl'	SO ₄ '	HPO ₄ '
1978	20,2	26,5	40,0	4,3	7,8	1,2	16,2	62,1	50,3	0,1
1979	16,3	20,0	35,0	17,5	12,3	2,0	8,2	80,5	47,7	0,8
1980	18,6	15,9	62,8	13,2	2,7	1,9	2,2	55,6	56,1	1,6
1981	16,9	24,3	46,1	11,2	6,4	1,6	7,1	56,0	70,0	1,7
Среднее за 4 года	18,0	21,7	45,0	11,6	7,4	1,7	8,4	63,6	56,0	1,1

Таблица 3

Вымывание питательных веществ из почвы, кг/га

Село, рельеф и характер земле- делия	Годы исследова- ний	Культура	Внесено минеральных удобрений, кг/га			K'	Na'	Ca''	Mg''	NH ₄ '	NO ₂ '	NO ₃ '	Cl'	SO ₄ '	HPO ₄ '
			N	P ₂ O ₅	K ₂ O										
Котанк, ровное плато, орошаемое	1978	табак	238	150	203	11.1	39.8	36.3	41.8	0.5	0.0	13.3	41.8	115.2	0
	1979	кукуруза	102	75	—	5.9	98.9	86.2	63.3	0.8	1.3	6.8	115.8	82.1	0.1
	1980	кукуруза	102	75	—	10.1	125.9	104.8	93.6	0.7	0.8	11.8	140.3	161.3	0.1
	1981	кукуруза	136	95	—	11.7	65.1	68.1	44.0	0.5	0.6	25.9	59.6	57.1	0.1
	1982	табак	240	150	4)	31.9	122.2	120.4	90.0	1.0	0.2	34.0	137.2	156.5	0.1
	среднее			164	109	49	11.7	90.4	83.2	66.5	0.7	0.6	19.0	86.9	114.6
Капуган, слабопо- логий склон, бо- гарное	1979	озимая пшеница	68	56	—	1.9	16.1	20.5	8.9	1.1	0.03	5.6	16.2	40.2	0.03
	1980	озимая пшеница	68	56	—	1.1	12.5	15.4	7.3	0.6	0.03	2.4	28.6	28.7	0.04
	1981	яровая пшеница	68	55	—	3.6	10.5	19.6	5.3	0.4	0.02	4.3	11.3	14.7	0
	1982	яровая пшеница	80	65	—	0.5	10.8	9.9	1.5	0.1	0.02	5.1	2.5	2.2	0.1
	среднее			71	58	—	1.8	12.5	16.4	5.8	0.6	0.03	4.4	15.4	21.5
Капуган, покатыи склон—10°, богар- ное	1979	озимая пшеница	68	56	—	0.9	3.1	25.0	7.5	0.1	0.03	0	4.4	36.3	6
	1980	озимая пшеница	68	56	—	1.2	2.1	12.8	7.4	0.5	0.02	2.1	6.3	26.7	0
	среднее			68	56	—	1.1	2.6	18.9	7.5	0.3	0.03	1.1	5.4	31.5

значительно меньше—калия, магния и азота, последний выпадает в форме нитратов и аммиака.

Содержание катионов в осадках убывает в следующем порядке: $\text{Ca} > \text{Na} > \text{K} > \text{Mg} > \text{NH}_4$; анионов в следующем: $\text{Cl} > \text{SO}_4 > \text{NO}_3 > \text{NO}_2 > \text{HPO}_4$.

Потери питательных веществ из почв и удобрений зависят от ряда факторов: количества выпадающих осадков и интенсивности орошения, механического состава почвы, дозы и сроков внесения удобрений.

Обобщенные данные лизиметрических опытов показывают (табл. 3), что в условиях орошения количество фильтратов в несколько раз больше, чем на богаре, при этом с увеличением крутизны склона оно уменьшается. При орошении возрастает выщелачивание веществ, особенно натрия, хлора, серы, кальция, магния и калия, т. е. тех веществ, которые в значительном количестве поступают в почву с оросительными водами. Характер исходящего ряда анионов в лизиметрических фильтрах при орошении и на богаре одинаков: $\text{SO}_4 > \text{Cl} > \text{NO}_3 > \text{NO}_2$. При орошении в убывающем ряду катионов на первом месте натрий, а затем кальций ($\text{Na} > \text{Ca} > \text{Mg} > \text{K} > \text{NH}_4$), тогда как на богаре на первом месте кальций, затем—натрий. Выщелачивание веществ из каштановых почв в поливных условиях в среднем за 1978—1982 гг. составило 489,7 кг/га, а на богаре—68—78 кг/га (табл. 3).

Сопоставление данных табл. 2 и 3 показывает, что в предгорной зоне Араратской равнины натрий, кальций, сера и хлор выщелачиваются в значительно большем количестве, чем поступают в почву с атмосферными осадками. Величины потерь азота из корнеобитаемого слоя почвы и поступления с осадками близки, а калия с осадками поступает больше, чем выщелачивается. Аналогичные данные приводятся в работах ряда авторов [3, 6, 12, 14].

Оросительные воды Арзни-Котайкской системы содержат мало растворенного азота и фосфора и относительно больше калия, кальция, серы, хлора и других элементов, поступление которых в почву за вегетацию достигает таких величин, которые оказывают существенное влияние на баланс этих веществ.

Таким образом, полученные данные позволяют дать количественную характеристику поступления питательных веществ с оросительными водами и атмосферными осадками, а также их потерь вследствие вымывания; эти данные могут иметь значение также при балансовых расчетах, корректировании доз удобрений, вносимых под сельскохозяйственные культуры.

Институт агрохимических проблем и гидропонии
АН Армянской ССР

Поступило 5.X 1983 г.

ՄՆԵՐԱՏԱՐՔԻՆԻ ՀԱՇՎԵԿՇՈՒ ՄԻ ՔԱՆԻ ԲԱՂՎԱՑՈՒՑԻՉ ՄԱՍԵՐԻ ՄԱՍԻՆ,
ԱՐԱՐԱՏՅԱՆ ՀԱՐԹՕՎԱՅՐԻ ՆԱԽԱԼԵՌՆԱՅԻՆ ԳՅՈՒՂԱՏՆՏԵՍՈՒԿԱՆ ԳՈՏՈՒ
ԵՐԿՐԱԳՈՐԾՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Կ. Ա. ԿՈՉԱՐՅԱՆ

Ռիսամենասիրությունները ցույց են տվել, որ սննդատարրերի մուտքը հող մթնոլորտային տեղումների միջոցով միջին հաշվով տարեկան կազմում է. N՝ 8,4, P₂O₅՝ 1,5, K₂O՝ 21,8, SO₄՝ 56,0, Ca՝ 46,0, Cl՝ 63,6 կգ/հա:

Արդյեր—Կոտայք սիստեմի ոռոգման ջրերը պարունակում են քիչ քանակությամբ ջրալուծվող ազոտ և ֆոսֆոր, սակայն մեծ քանակությամբ կալիում, կալցիում, ծծումբ և քլոր, որն ունի սրոշակի ազդեցություն սննդատարրերի հաշվեկշռի վրա:

Լվացման միջոցով ազոտի և ֆոսֆորի կորուստն աննշան է. կալիումինը՝ 14,7, կալցիումինը՝ 83,2, մագնեկիումինը՝ 66,5, քլորինը՝ 98,9, ծծումբինը՝ 114,6 կգ/հա:

ON SOME COMPONENTS OF THE NUTRIENT ELEMENTS
BALANCE IN CROP FARMING OF THE FOOT--HILLS
OF THE ARARAT VALLEY AGRICULTURAL ZONE

K. A. KOCHARYAN

Yearly average entrance of nutrient elements into soil with atmospheric rainfalls is the following: N—8.4; P₂O₅—1.5; K₂O—21.8; SO₄—56.0; Ca—46.0 and Cl—63.6 kg/ha. The irrigation waters of the Arzni-Kotaiik system contain small quantities of water-soluble nitrogen and phosphorus, while potassium, calcium, sulphur and chlorine are in greater amounts, which has a definite influence on the balance of the nutrient elements. The loss of nitrogen and phosphorus through levgation is insignificant, that of potassium—14.7; calcium—83.2; magnesium—66.5; chlorine—98.9 and sulphur—144.6 kg/ha.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агрохимические методы исследования почв. М., 1975.
2. Алексин О. А. Основы гидрохимии. Л., 1970.
3. Бабяян Г. Б., Рафаелян Р. К. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 14, 1974.
4. Бабяян Г. Б., Кочарян К. А. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 24, 1984.
5. Бобинская М. А. Почвоведение, 9, 1963.
6. Давтян Г. С., Варданян Т. Т. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 9, 1970.
7. Давтян Г. С., Есаян Л. Г., Дарбинян О. А. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 9, 1970.
8. Давтян Г. С., Есаян Л. Г., Дарбинян О. А. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 9, 1970.
9. Есаян Л. Г., Мурадян И. Б., Григорян К. В. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, 17, 1977.
10. Есаян Л. Г., Григорян К. В., Сафразбекян Э. А. Уч. зап. Ер. гос. ун-та (в печати).
11. Методы стационарного изучения почв. М., 1977.

12. Рафасян Р. К. Сообщ. Ин-та агрохимических проблем и гидропоники АН Арм. ССР, 17, 1977.
13. Резников А. А., Муликовская Е. П., Соколов И. Ю. Методы анализа природных вод. М., 1963.
14. Шилва Л. Ж. Землеробство Рес. м. жв. д. темат. наук зб. 2 1967.

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 630.56

ВЛИЯНИЕ ГУСТОТЫ НАСАЖДЕНИЙ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ТОПОЛЯ КАНАДСКОГО

П. А. ХУРШУДЯН, А. М. ПАХЛЕВАНИАН

Изучена продуктивность насаждений тополя канадского во втором классе возраста в зависимости от густоты стояния деревьев, культивируемых на прибрежных песках оз. Севан. Установлено, что густота стояния деревьев во многом определяет накопление и перераспределение элементов фитомассы с максимальным выходом ее при наличии 5—6 тыс. деревьев на га.

Ключевые слова: тополь канадский, густота и фитопродуктивность насаждений.

Вопросу о влиянии густоты насаждений на накопление фитомассы как в целом, так и отдельных морфоструктурных частей деревьев посвящено множество работ [10, 13 и др.], в которых показано, что для каждой породы существует свой оптимум густоты, абсолютное значение которого зависит от комплекса условий произрастания. Установлено, что изменение числа деревьев на единицу площади влечет за собой изменение в освещенности древостоев, что в свою очередь приводит к формированию насаждений с различной интенсивностью роста деревьев [3, 7, 11, 12 и др.].

В настоящей работе приводятся данные о фитопродуктивности 15-летних насаждений тополя канадского при различной густоте стояния деревьев, культивируемых на однофазных мелкопесчаных отложениях Цовинарского лесничества Мартунинского лесхоза.

Материал и методика. Опыты проводили в загущенных (8—10 тысяч стволов на га), среднегустых (4—6 тыс.) и редких (1 тыс. деревьев на га) насаждениях. Объем древесины вычисляли по формуле Губера [1]. Обработку модельных деревьев проводили методами Молчанова [14] и Базилевича [2]. Корневую систему деревьев изучали комбинированным методом «скелета» и «монолита» [5, 9]. Учет корней проводили по фракциям толщины: до 1 мм — активные корни, больше 1 мм — проводящие. Дендрометрические и таксационные параметры определяли путем учета всех деревьев на пробных площадях. После разделения деревьев на фракции был определен абсолютный сухой вес различных фракций.

Результаты и обсуждение. Изучение 15-летних тополевых насаждений, культивируемых на донных грунтах оз. Севан, показало, что степень проникновения световой энергии под полог обусловлена числом

деревьев на единицу площади (рис.). Анализ линейных и объемных показателей деревьев, произрастающих в насаждениях различной густоты, выявил, что повышение густоты приводит к закономерному увеличению высоты деревьев. Так, при увеличении числа деревьев в 10 раз (от 1000 до 10000 стволов на га) высота деревьев увеличивается

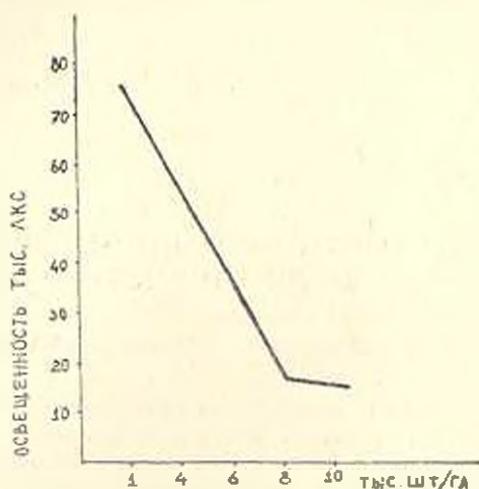


Рис. Изменение освещенности в насаждениях тополя различной густоты.

примерно в 1,6 раза. Аналогичное изменение наблюдается и в степени очищенности ствола от сучьев (соответственно от 0,7 м до 7,2 м), тогда как в показателях толщины ствола обнаруживается обратная тенденция: с повышением густоты насаждений в 10 раз диаметр ствола на высоте 1,3 м уменьшается в 2 раза.

Параллельно увеличению числа особей на га происходит снижение текущего прироста по диаметру, особенно при большой густоте (табл. 1). Так, если при увеличении числа деревьев с 1 тыс. стволов на га до 6 тыс. прирост по диаметру уменьшается незначительно, то при увеличении густоты насаждений до 10 тыс. стволов этот показатель снижается более чем в 3 раза, т. е. чрезмерное загущение приводит к подавлению текущего прироста деревьев по диаметру [6, 8]. Иная картина выявляется при анализе показателей текущего прироста деревьев по высоте: с уменьшением густоты насаждений этот параметр заметно снижается.

Таким образом, в экстремальных условиях Севанского побережья оптимальная густота насаждений тополя канадского во втором классе возраста, при которой формируется наилучший рост деревьев, составляет 6 тыс. стволов на га.

Известно, что между размерами кроны и ростом деревьев существует корреляционная связь. Причем наибольшим приростом отличаются деревья с оптимальным размером кроны, который, как правило, меньше максимального [15]. В условиях Севанского побережья оптимальным размером кроны тополя в изучаемом возрасте можно считать 1,2 м², который формируется при густоте 6000 стволов на га (табл. 1).

Таблица 1

Некоторые дендрометрические и таксационные показатели деревьев гололя каладского при различной густоте стояния

Число деревьев, шт./га	Средний прирост $M \pm m$		Текущий прирост $M \pm m$		Высота очищенной части ствола, м, $M \pm m$	Проекция кроны, м ²	Сомкнутость кроны деревьев	Полнота древостоя	Запас одного дерева, дм ²	Запас насаждений, м ³ /га
	высота, м	диаметр, см	в высоту, см	по диаметру, мм						
1000	7.4±0.2	9.5±0.4	62.0±2.1	3.2±0.1	0.6±0.1	2.20	0.2	0.2	20.7	20.7
4000	9.6±0.2	7.6±0.2	80.0±2.1	3.0±0.1	3.5±0.1	1.45	0.5	0.6	17.3	69.2
6000	10.6±0.2	6.5±0.3	95.0±2.0	3.0±0.2	4.8±0.2	1.20	0.7	0.8	14.0	84.0
8000	11.7±0.3	5.0±0.2	72.0±2.1	1.0±0.1	6.6±0.3	0.95	0.8	0.7	8.8	70.4
10000	12.0±0.3	4.7±0.3	70.0±1.9	1.0±0.1	7.0±0.3	0.95	0.9	0.8	8.2	82.0

Таблица 2

Масса морфоструктурных частей тополей в насаждениях различной густоты

Число деревьев, шт./га	Ствол			Ветви			Листья			Корни			Фитомасса среднего дерева, кг	Фитомасса насаждений, т/га
	одного дерева, кг	насаждений, т/га	% от общей фитомассы	одного дерева, кг	насаждений, т/га	% от общей фитомассы	одного дерева, кг	насаждений, т/га	% от общей фитомассы	одного дерева, кг	насаждений, т/га	% от общего		
1000	14.7	14.7	64.0	4.1	4.1	17.5	1.7	1.7	7.5	3.0	3.0	13.2	22.7	22.7
4000	11.5	46.0	66.8	2.2	8.8	12.7	1.3	5.2	7.5	2.2	8.8	12.7	17.2	69.8
6000	9.6	57.6	74.7	1.1	6.6	8.5	0.8	4.5	5.8	1.4	8.4	10.8	12.8	77.1
8000	3.7	29.6	77.0	0.4	3.3	8.5	0.3	2.0	5.2	0.4	3.4	8.9	4.8	38.4
10000	3.4	34.0	77.2	0.4	3.7	8.4	0.3	2.5	5.6	0.4	4.0	9.0	4.4	44.0

При увеличении числа стволов на га в 4 раза (от 1000 до 4000 ств./га) запас древесины среднего модельного дерева уменьшается в 1,2 раза, и при наличии 8—10 тыс. стволов на га уменьшение запаса составляет соответственно 57,5 и 60,0% по сравнению с таковой при густоте 1000 стволов на га. Причем общий запас загущенных насаждений почти в 4 раза превосходит таковой в рединах, что вызвано не интенсивностью роста деревьев, а их большим числом на единицу площади.

Изучение надземной и подземной массы тополя в насаждениях различной густоты показало (табл. 2), что оптимальные условия для накопления общей фитомассы в данном возрасте создаются при густоте стояния 6 тыс. стволов на га, что по сравнению с редкими и загущенными насаждениями соответственно больше в 3,3 и 1,7 раза. Что касается изменения фитомассы средних деревьев, то с увеличением густоты насаждений она снижается. В частности, увеличение числа стволов на га в 10 раз сопровождается снижением фитомассы в 5 раз. Если при густоте стояния деревьев 4 и 6 тыс. стволов на га, по сравнению с густотой насаждений 1000 стволов на га, фитомасса среднего модельного дерева уменьшается соответственно в 1,3 и 1,7 раза, то в загущенных посадках она интенсивно снижается, соответственно в 4,7 и 5,1 раза.

Сопоставление весовых показателей отдельных элементов фитомассы показывает (табл. 2), что параллельно увеличению числа стволов на га происходит снижение массы всех компонентов фитомассы деревьев (табл. 2). При этом наиболее изменчивой является масса ветвей (разница между крайними вариантами опыта—99%), затем корней (87%) и ствола (76%). Аналогичное изменение обнаруживается и в содержании разных компонентов в общей фитомассе деревьев, за исключением ствола, что, как отмечают ряд исследователей [4, 15 и др.], связано с целым рядом взаимообуславливающих факторов, в частности, со степенью очищенности ствола от сучьев, высоты кроны и др. показателей.

Резюмируя, можно констатировать, что в условиях биосерии оз. Селван как загущение, так и чрезмерное изреживание насаждений тополя канадского во втором классе возраста сопровождается снижением валовой продуктивности древостоев: в первом случае из-за снижения общей фитомассы отдельных деревьев, во втором—из-за малого числа особей на единицу площади. Нормальный рост тополя имеет место при наличии 6 тыс. стволов на га.

Институт ботаники АН Армянской ССР

Поступило 1.XII 1983 г.

ՏՆԿԱՐՈՆՆԵՐԻ ԽՏՈՒԹՅԱՆ ԱԶԳԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԿԱՆԱԳԱԿԱՆ ԲԱՐԴՈՒ ԱՐՏԱԻՐՈՂԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Պ. Ա. ԽՈՒՐՇՈՒԹՅԱՆ, Ա. Մ. ՓԱՀԵՎԱՆՅԱՆ

Որսումնասիրվել է կանադական բարդու արտադրողականության Սեվանի աղաաված հողադրոճտներում՝ կախված միավոր մակերևույթի ծառերի խտությունից: Պարզվել է, որ հասակային երկրորդ դասում տնկարկի խտությունը որոշիչ դեր է խաղում կենսապանդվածի կուտակման և բաշխ-

ման համար Այսպես, ժառուսի խտության մեծացմանը զուգընթաց իջնում է առանձին անհատների արտադրողականությունը: Ամենամեծ արտադրողականությունը աչքի է ընկնում հեկտարում 6000 ծառ խտությամբ տնկարիչը, որն էլ հասակային այդ դասում կարելի է համարել օպտիմալ:

INFLUENCE OF PLANTING DENSITY ON THE PRODUCTIVITY OF CANADIAN POPLAR

P. A. KHURSHUDIAN, A. M. PAHLEVANIAN

The productivity of canadian poplar planting has been studied in dependence on the density of trees. In the second class of age the growth density determines accumulation and redistribution of phytomass elements. The productivity of separate trees decreases in accordance with the increase of number in lha. The maximum meanings of planting general phytomass are noted in case of the density of 6000 trees per hectare which can be counted as the optimum density for such age under conditions of the Lake Sevan region.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Аничин Н. П. Лесная таксация. М., 1977.
2. Базилевич Н. И., Титлякова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Г. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М., 1978.
3. Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск, 1981.
4. Галеев В. И. Тр. по лесному хозяйству Зап. Сибири. 9, 238—243, 1971.
5. Годунов Н. Т. Изучение корневых систем деревьев и кустарников. Сталинград, 1955.
6. Евдокименко М. Д. Лесное хозяйство, 12, 34—36, 1968.
7. Завялова Н. С., Юшков В. И. Тез. докл. Всесоюз. конф. «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений». Красноярск, 1982.
8. Наikov Г. С., Яковенко Н. А. Лесное хозяйство. 9, 21—27, 1973.
9. Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М., 1972.
10. Крайновидов А. Н., Мартынов А. И. Сб. научн. тр. Ленингр. НИИ лес. хоз-ва, вып. 27, 1977.
11. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Яшина А. М. Фотосинтез и дыхание подраста М., 1970.
12. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967.
13. Писаренко А. И., Мерлякко М. Д., Гурцев А. И. Формирование эталонных насаждений 190—193, Каунас—Гирюлис, 1979.
14. Плохимский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
5. Vaks L. Zpr. lesu yzk, 26, 3, 33, 1961.

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

ЗДК 635.64:575.127.2

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКА ВЫСТУПАЮЩЕГО РЫЛЬЦА У ГИБРИДОВ САМОСОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ ТОМАТА С САМОНЕСОВМЕСТИМЫМИ

А. М. АГАДЖАНЯН

Рассматривается наследование признака выступающего рыльца у гибридов высокосо-самосовместимого короткопестичного вида *Lycopersicon esculentum* с самонесовместимыми длинопестичными видами *L. hirsutum* и *L. peruvianum*. Делается пред-

положение, что по выраженности этого признака без прямых измерений самофертильности можно дать сравнительную оценку формам томата в отношении их перекрестноопыляемости. Эта оценка может быть подкреплена и уточнена относительными величинами чашечки и венчика.

Ключевые слова: гибриды томатов, выступающее рыльце, наследование признака.

Длинностолбчатость является естественным состоянием самопесочестных видов томата. Она свойственна, хотя и в менее выраженной форме, также самофертильной (но преимущественно перекрестноопыляющейся) разновидности *L. hirsutum* f. *glabratum*. Редко длинностолбчатость встречается и у самосовместимого вида *L. esculentum* [1, 6—12, 14, 23 и др.]. Тем не менее именно у этого вида довольно обстоятельно изучено наследование данного признака. Бесспорно, этому способствовало экономическое значение вида и возможность использования длиннопестичности в производстве гетерозисных семян культурного томата.

При длинностолбчатости, или лонгостилии, самоопыления культурного томата, как правило, не происходит. Использование длиннопестичных форм в качестве материнских компонентов без кастрации цветков обеспечивает получение 80% и более гибридных семян [9]. Хотя длинностолбчатые цветки легко опыляются при скрещивании, но, ввиду неустойчивости данного признака, лонгостилия не получает применения в производстве гибридных семян [9—12, 14]. Большинство исследователей считают наиболее перспективным для этих целей использование форм с функциональной мужской стерильностью (ФМС), у которых, хотя пыльца и потенциально активна, пыльники не раскрываются. Такие формы, однако, плохо опыляются, так как у основных типов ФМС (Джон Бер и Врбычацкий низкий) пестики обычно расположены ниже уровня колонки тычинок. Поэтому некоторые авторы [6, 7, 9—11] связывают решение проблемы с созданием и использованием сортов, сочетающих в себе ФМС с длиннопестичностью, так как такие сорта не только не требуют трудоемкой работы по кастрации цветков, но и легко опыляются.

По-видимому, основанием для такого заключения служит мнение, что длинностолбчатость, подобно ФМС, является рецессивным признаком [7, 9, 12]. Однако другие исследования [22, 23] показали, что у гибридов между обычными и длинностолбчатыми сортами в F_1 наблюдается промежуточное наследование или неполное доминирование признака выступающего рыльца, что, ограничивая самоопыление, значительно снижает продуктивность гибридов. Вообще обнаружена положительная корреляция между низким расположением пестика и завязываемостью плодов [22]. Напротив, корреляция между низким пестиком и степенью перекрестноопыляемости отрицательная [8, 16, 21]. Поэтому предполагается [22, 23], что длинностолбчатость у мутантов типа rs , г. е. у форм, обладающих ФМС, не может быть использована при получении гибридных семян. Вероятно, это особенно относится к южным районам, так как известно, что высокая температура и сухость воздуха приводят к удлинению столбика [1, 9]; этому способствуют также условия короткого дня и высоких температур [23].

Таким образом, использование лонгостилии в гибридном семеноводстве томата сдерживается не только вследствие заметного влияния условий выращивания на степень развития этого признака у материнских форм, но и значительного проявления длиннопестичности у гибридов F_1 . Все же удалось создать линии с ФМС типа Врбычанский низкий, обеспечивающие максимальный (всего 0,5% самоопыления) выход гибридных семян независимо от погодных условий [14]. У этих линий с геном ps-2 пестики короче тычинок только на 0,5 мм.

Большое значение имеют и исследования по изучению наследования длиннопестичности у самонесовместимых видов томата. Вопрос этот представляет интерес не только в теоретическом плане, но и в практическом отношении в связи с широким вовлечением в селекционных целях диких видов в программу гибридизации с культурным томатом.

В настоящем сообщении приводятся данные, показывающие характер наследования признаков длины столбика и тычинок у гибридов самосовместимого вида *L. esculentum* с самонесовместимыми видами *L. hirsutum* и *L. peruvianum*. Дается также анализ родительских форм и гибридов по степени развития чашечки относительно венчика.

Материал и методика. Изучены гибриды первого поколения, полученные от скрещивания короткопестичных самосовместимых материнских форм *L. esculentum* (сорт Midseason 427) и *L. esculentum* var. *serotiforme* (Вишневидный красный томат) с длиннопестичным самонесовместимым видом *L. hirsutum* (K-2021), и гибриды F_1 того же сорта культурного томата с другим самонесовместимым длиннопестичным видом *L. peruvianum* (K-2020). Проводились измерения длины столбиков и тычинок у раскрывшихся одноцветных цветков гибридных растений и родительских форм. Этому предшествовала визуальная оценка некоторых автофертильных и автостерильных видов томата и ряда гибридов между ними по структуре цветка.

Результаты и обсуждение. Комбинация Midseason 427 × *L. hirsutum*. У материнского сорта Midseason длина тычинок составляет 7 мм, столбика—6—6,5 мм, так что рыльце находится чуть ниже верхнего края тычинок. Вообще у культурного томата рыльце обычно расположено несколько ниже тычиночной колонки или, реже, на одном уровне с ней, что легко обеспечивает самоопыление.

Отметим также, что у этого томата в фазе бутонов чашечка несколько (на 1—3 мм) длиннее венчика, но у зрелого цветка они выравниваются, а иногда чашечка по размерам даже чуть уступает венчику. Интересно, что в этом отношении даже у филогенетически наиболее близкого к культурному томату вида *L. pimpinellifolium* чашечка не достигает длины венчика не только у зрелого цветка, но и у самого молодого бутона. У молодого бутона этого вида длина чашечки составляет приблизительно 3/4 длины венчика, а у раскрывшегося цветка—только 1/3. С этой точки зрения *L. pimpinellifolium* больше напоминает самонесовместимые виды.

У отцовского вида *L. hirsutum* столбики зрелых цветков выступают над колонкой тычинок примерно на 3, иногда до 4 мм. Например, средние данные промеров 30 цветков разных растений за 1976 г. составляют: длина столбиков— $13,10 \pm 0,19$ мм, длина тычинок— $10,63 \pm 0,24$ мм. Следует при этом подчеркнуть, что хотя столбики одних цветков по сво-

ей длине уступают тычинкам других цветков, в пределах одних и тех же цветков они всегда бывают длиннее тычинок.

Стоит, однако, заметить, что не на всех стадиях развития цветка столбики длиннее тычинок. Более того, у молодых цветков наблюдается обратная картина. Например, у еще очень мелких, но уже доступных визуальному анализу бутонов при длине тычинок 2 мм высота столбика составляет только около 0,5 мм. У бутонов покрупнее тычинки и столбики имеют длину 4—5 и 1,5—2 мм соответственно. В фазе бутонов, достигших величины зрелого цветка, но имеющих еще зеленовато-желтые пыльники, рыльца находятся уже на уровне тычинок. По мере дальнейшего развития цветка столбики удлиняются все больше и постепенно начинают выступать над колонкой тычинок. Когда рыльца выдвигаются примерно на 1 мм, пыльца уже зрелая, но пыльники еще не лопаются. Пыльца начинает высыпаться, когда рыльце выдвигается приблизительно на 2 мм, а когда оно возвышается на 3—4 мм, в пыльниках пыльцы уже бывает мало.

Отношение длины чашечки к длине венчика составляет примерно 1:1 у самых маленьких бутонов, 1:2—у бутонов крупных и 1:3—у зрелых цветков.

Гибриды первого поколения от скрещивания культурного томата с самонесовместимым *L. hirsutum* обычно оказываются некротическими с сублетальным эффектом, и только редкие растений F_1 в некоторых сочетаниях имеют нормальный фенотип [2]. Это свойственно и комбинации Midseason 427 \times *L. hirsutum*.

Для измерения использовались цветки как нормальных, так и некротических растений F_1 . В целом столбики выступают над тычиночной колонкой на 1—1,5, иногда до 2 мм. Длина столбика цветков у здоровых растений составляла $11,6 \pm 0,29$ мм, тычинок— $10,7 \pm 0,22$ мм. Цветки некротических растений чуть мельче цветков нормальных растений.

Чашечка у молодого бутона равна венчику, у крупного бутона она составляет $3/4$, а у зрелого цветка— $1/2$ величины венчика или чуть меньше его.

*Комбинация Вишневидный красный \times *L. hirsutum*.* В отличие от культурного томата и других форм *L. esculentum* вишневидные томаты при скрещивании с самосовместимым *L. hirsutum* образуют гибриды с нормальным фенотипом [2].

У этих гибридов наследование длины столбика и тычинок носит примерно такой же характер, как и в комбинации Midseason 427 \times *L. hirsutum*.

*Комбинация Midseason 427 \times *L. peruvianum*.* У самонесовместимого вида *L. peruvianum* цветки заметно мельче, чем у другого автостерильного вида (*L. hirsutum*). Длина столбика составляет около 9—10, а тычинок—8 мм. Рыльце выступает над колонкой тычинок всего на 1—1,5, реже 2 мм. Как видим, в этом отношении виды *L. peruvianum* и *L. hirsutum* значительно отличаются друг от друга.

У гибридов F_1 между культурным и перуанским томатами, которые, как известно, получаются чрезвычайно трудно, обнаруживается некоторый гетерозис по величине цветков. Высота столбика равна 10—

10,5, тычинок—9,5—10 мм. Над колонкой тычинок рыльце здесь выступает лишь на 0,5 мм, а нередко находится на одном с ней уровне или даже чуть ниже.

Таким образом, у гибридов между сортом Midseason 427 высокосамосовместимого короткопестичного вида *L. esculentum* (рыльце находится почти на уровне конуса тычинок) и самонесовместимым длиннопестичным видом *L. hirsutum* (рыльце выступает на 3—4 мм), наблюдается или промежуточное наследование длины столбика или некоторое отклонение в сторону длинностолбчатого компонента скрещивания (степень доминантности равна 0,56). Важно подчеркнуть, что здесь длиннопестичный родитель по высоте столбика более чем в два раза превосходит родителя с коротким пестиком. Вероятно, промежуточным следует считать и наследование отношения длины чашечки к длине тычинки.

По длине тычинок у этих же гибридов наблюдается доминирование родителя с лучшим выражением этого признака (степень доминантности 1,04). Разница между исходными родительскими формами в степени развития данного признака значительно меньше. Тут родительский компонент с длинными тычинками (он же и с длинными столбиками) превосходит компонент с короткими тычинками только на 50%.

В гибридной комбинации Midseason 427 × *L. peruvianum* имеет место сверхдоминантное наследование длинного пестика (степень доминантности 1,47). Длиннопестичный родитель (*peruvianum*) относится к короткопестичному компоненту по длине столбика как 1,5:1. Казалось бы, рыльце у гибрида должно было быть выдвинуто больше, чем это фактически имело место. Но дело в том, что наследование длины тычинок происходит еще более сверхдоминантно (степень доминантности 4,50), что и, по существу, выравнивает столбики и тычинки у растений.

Тут отношение родителя с лучшей выраженностью признака (*peruvianum*) к худшему родителю составляет 1,14:1. Впрочем, тенденция к более доминантному наследованию длины тычинок по сравнению с пестиками наблюдается и у гибридов с *L. hirsutum*.

Следовательно, чем меньше отличаются родительские виды по степени развития признаков гинецея и андроцея, тем в большей степени (вплоть до сверхдоминирования) полученные гибриды уклоняются в сторону родителя, у которого данный признак развит лучше.

Любопытно, что сходная тенденция отмечена в литературе в отношении наследования ряда количественных признаков у некоторых растений.

Уместно провести здесь параллель между характером наследования такого признака, как выступающее рыльце, и физиологическим проявлением самонесовместимости у гибридов. Прежде всего напомним, что гибриды между типичными самосовместимыми и типичными самонесовместимыми видами томатов (и других растений) оказываются самонесовместимыми. Интересно, однако, что несмотря на полное фенотипическое

типическое проявление самонесовместимости, определяемое путем экспериментальных самоопылений, косвенные характеристики показывают, что по степени развития автостерильности такие гибриды заметно уступают самонесовместимому компоненту скрещивания [3, 5, 15, 17, 18].

Очевидно, что реакция автостерильности и тут может быть обеспечена, ввиду большой резервной мощности данного признака у диких видов, и при неполном доминировании самонесовместимости или даже промежуточном ее наследовании. Факты, показывающие нарушение независимого действия S-аллелей у гетерозигот $S_c S_r$, а отсюда и ослабление самонесовместимости гибридов F_1 по сравнению с автостерильным родителем, рассмотрены ранее [3, 5]. Здесь мы хотим лишь обратить внимание на необоснованность, как нам кажется, взгляда о неприемлемости использования термина «доминирование» в отношении наследования свойства автостерильности—автофертильности при гаметофитной системе несовместимости [13 и др.]. Такой подход казался логичным, пока считался неизбывным принцип индивидуального действия S-аллелей у гибридов между видами и другими таксонами с разным типом этих аллелей. В соответствии с этим принципом гибриды самосовместимых видов с самонесовместимыми должны обладать такой же сильной реакцией автостерильности, как и самонесовместимый родитель. Между тем мы располагаем достаточным количеством фактов [3—5, 15, 17—20], которые прямо или косвенно свидетельствуют об ослаблении ингибирующей функции S_r -аллелей в пестике гибридов между самосовместимыми и самонесовместимыми видами и функциональной активности S_r -несущей пыльцы, продуцируемой ими. А если так, то нет, стало быть, серьезных ограничений для применения термина «доминирование» (и других терминов, производных от него) в отношении свойства самонесовместимости—самосовместимости у гибридов, гетерозиготных в любом варианте сочетания аллелей S_r , S_f и S_c .

Разумеется, автостерильны и все последующие поколения гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми. Более того, автостерильность гибридов вследствие спонтанного замещения генома самосовместимого вида геномом самонесовместимого неуклонно возрастает от поколения к поколению. И по мере такого замещения происходит постепенное восстановление функциональной независимости S-аллелей. Чем старше поколение гибрида, тем в большей мере реакция пыльников определяется ее собственным S-генотипом. Примечательно, что постепенно в ряду поколений параллельно восстанавливаются и структурные особенности цветков самонесовместимых видов. Мало-помалу различия между поколениями гибридов в уровне пестичной и пыльцевой совместимости сглаживаются. В результате, если скрещивания между ранними смежными поколениями гибридов удаются только при использовании младшего поколения в качестве материнского компонента, а старшего—в качестве отцовского [4], то скрещивания между поздними соседними поколениями оказываются успешными уже в обоих направлениях. По этой же причине становятся возможными и скрещивания самонесовместимого родительского вида со старшими поколениями гибридов, причем результаты от поколения к поколению улучшаются,

между тем как пыльца ранних поколений гибридов, особенно первого, подавляется в пестиках автостерильного родителя [3].

Итак, у гибридов самосовместимых видов томата с самонесовместимыми в последовательных поколениях происходит усиление самонесовместимости и одновременно с этим увеличение признака выступающего рыльца.

Следовательно, по параметрам выдвинутости столбика можно охарактеризовать виды (пусть только сравнительно) по степени выраженности свойства автостерильности. Вместе с тем возможно и даже вероятно, что степень развития чашечки относительно венчика также отражает отношение вида к способам опыления. Очевидно, чем слабее развита чашечка, тем выше степень перекрестноопыляемости данной формы. Таким образом, по степени выдвинутости столбика и относительным величинам чашечки и венчика можно без прямых измерений самофертильности сравнительно оценить формы томатов, а может быть, и других растений по склонности к перекрестному опылению.

Институт земледелия МСХ Армянской ССР,
отдел селекции и генетики

Поступило 20.VIII 1984 г.

ԵՆԻՄՏԱԶԵՎ ՍՊԻՆ ՀԱՏԿԱՆԻՇԻ ԺԱՌԱՆԳՈՒՄԸ ՏՈՄԱՏԻ
ԻՆՔՆԱՀԱՄԱՏԵՎՆԻ ԵՎ ԻՆՔՆԱՆՀԱՄԱՏԵՎՆԵՐԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ
ԽԱՉԱԶԵՎՈՒՄԻՑ ՍՏԱՑՎԱԾ շԻՐՔԻՆԵՐՈՒՄ

Ա. Մ. ԱԳՁԱՆՅԱՆ

Ուսումնասիրվել է *Lycopersicon esculentum* բարձր ինքնահամատեղելի կարճ վարսանդ ունեցող և *L. hirsutum* ու *L. peruvianum* ինքնահամատեղելի երկար վարսանդով տեսակների խաչաձևումից ստացված հիրքիդներում:

Ենթադրվում է, որ այդ հատկանիշի չափանիշներով, առանց ինքնաֆերտիլության ուղղակի չափումների, կարելի է տալ տոմատի համեմատական գնահատականն՝ բոլոր խաչաձև փոշոտելիություն մակարդակի Այդ գրնահատականը կառող է հաստատվել և ճշտվել բաժակի և պսակի հարաբերական չափերի պարամետրերով:

INHERITANCE OF THE SIGN OF JUT OUT STIGMA IN HYBRIDS
BETWEEN SELF-COMPATIBLE AND SELF-INCOMPATIBLE
SPECIES OF TOMATO

A. M. AGHADJANIAN

The inheritance of the sign of jut out stigma in hybrids between high self-compatible short-styled species *Lycopersicon esculentum* with self-incompatible long-styled species *L. hirsutum* and *L. peruvianum* has been considered. It has been suggested that by the criterion of this sign comparative appraisal of the forms of tomato according to level of cross-pollination can be given without straight measuring of self-fertility. This appraisal may be verified and stated exactly by parameters of relative quantities of calyx and corolla.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авдеев Ю. И., Щербинин Б. М., Дюнова А. С., Кондратьева И. Ю. IV съезд ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., 2, 8—9, Кишинев, 1982.
2. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 26, 10, 16—23, 1973.
3. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 31, 12, 1246—1253, 1978.
4. Агаджанян А. М. Биолог. ж. Армении, 32, 1, 81—84, 1979.
5. Агаджанян А. М. Генетика, 16, 3, 493—500, 1980.
6. Брежнев Д. Д., Симонов А. А. В кн.: Докл. сов. уч. к 19-му междунар. конгр. по садоводству. 349—352, М., 1974.
7. Кавсников Б. В. В кн.: Гетерозис в овощеводстве. 3—24, Л., 1968.
8. Кетрарь Ф. В. Тр. Всесоюзн. съезда по ген., селек., сем. и племен. животноводству, 3, 277—291, Л., 1930.
9. Симонов А. А. Вестн. с.-х. науки, 2, 27—33, 1967.
10. Симонов А. А. Вестн. с.-х. науки, 3, 40—43, 1970.
11. Ткаченко Ф. А., Сокол П. Ф. В кн.: Генетические основы селекции растений. 466—504, М., 1971.
12. Троничкова Е. В кн.: Гетерозис в овощеводстве, 103—110, Л., 1968.
13. Abdalla M. M. F. Agr. Res. Rep., 748, 1—213, 1970.
14. Gnerogulev H., Atanassova H. Genet. and breed. tomato, Proc. meet. Eucarpia tomato work, 221—223, Montpellier, 1981.
15. Hardon J. J. Genetics, 37, 4, 795—880, 1967.
16. Lesley J. W. J. Heredity, 15, 5, 233—235, 1924.
17. Martin F. W. Genetics, 46, 1443—1454, 1961.
18. McGillre D. C., Rick C. M. Hilgardia, 23, 4, 101—124, 1954.
19. Pandey K. K. Amer. Nat., 102, 927, 475—489, 1968.
20. Pandey K. K. Heredity, 31, 3, 381—400, 1973.
21. Rick C. M. Evolution, 4, 110—122, 1950.
22. Rick C. M., Dempsey W. H. Bot. Gar., 130, 3, 180—186, 1959.
23. Williams W. Rept. Tomato Genet. Cooperat., 11, 27—28, 1961.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 633.71:575.11:575.115

ПАРАЛЛЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОРТОВ ТАБАКА ПО СОДЕРЖАНИЮ СУХИХ ВЕЩЕСТВ

В. А. МАРКАРЯН, М. А. ГЮЛЬХАСЯН, Л. М. МОВСИСЯН
С. О. БАЗБАЗЯН, О. Х. КАЗАНЧЯН

Установлено, что для наследования содержания сухих веществ у табака характерно сверхдоминирование и что высокие положительные значения этого признака у сортов Трапезонд 42 и Трапезонд 10 управляются рецессивными генами. Между эффектами общей комбинационной способности и этим показателем нет полного соответствия. В практической селекционной работе при подборе родительских пар рекомендуется использовать сорта Трапезонд 42, Трапезонд 10 и Самсон 36, характеризующиеся высоким эффектом общей комбинационной способности.

Ключевые слова: табак, комбинационная способность, параллельный анализ, отбор.

Интенсивное развитие табаководства предъявляет повышенные требования к селекции, предполагающее, в частности, ускоренные тем-

пы выведения новых продуктивных сортов. Успешное решение этой задачи связано с дальнейшим развитием теории селекции и оптимизацией ее ключевых звеньев—подбора родительских пар и отбора в расщепляющихся гибридных поколениях.

На современном этапе развитие генетики количественных признаков связано с применением генетико-математических моделей, позволяющих объективно судить о ценности генофонда исходного материала и разработать методы, способствующие повышению эффективности отбора. Надежным критерием подбора родительских пар считается комбинационная способность исходных форм. Его использование позволяет эффективно подбирать родительские сорта как при гетерозисной селекции, так и при создании новых сортов. С помощью моделей полигенного анализа можно также выявить генетические детерминации изучаемых количественных признаков.

Проведенные в этом направлении исследования на сортах табака зарубежной селекции позволили усовершенствовать принцип подбора родительских пар и определить генетические детерминации хозяйственно-ценных количественных признаков [5, 8—13]. Аналогичные работы на сортах табака отечественной селекции почти отсутствуют, а диаллельный анализ содержания сухих веществ проводится впервые нами.

Материал и методика. В работе использовали семь сортов табака (Самсуи 36, Самсуи 959-11, Трапезонд 12, Трапезонд 10, Остролист 14, Юбилейный, Иммуны 580) и их прямые и реципрокные гибриды, полученные по полной диаллельной схеме скрещивания. В 1981—1982 гг. сорта и гибриды изучали на экспериментальной базе Армянской опытной станции по табаку НИО «Табак» в четырехкратной повторности при полной рандомизации вариантов во всех повторениях. Каждая делянка опыта занимала 7 м² площади. Для определения содержания сухого вещества из 10-ти растений каждого варианта брали по два листа среднего яруса. В работе использовали методику определения содержания сухого вещества, разработанную в ВИТИМе [1]. Математическую обработку исходных данных вели методами Фишера [1], Гриффина [6] (модель 1, метод 1) и Хеймана [7] в ВЦ Арм. СНИ на ЭВМ «Наури 3-2».

Результаты и обсуждение. Результаты дисперсионного анализа средних значений содержания сухих веществ у сортов и гибридов и варианты комбинационной способности представлены в табл. 1. Сорта и гибриды, а также варианты общей и специфической комбинационной способности (ОКС, СКС) достоверно различались по изучаемому признаку. Высокая достоверность различий вариантов ОКС и СКС указывает на существенное значение аддитивных и неаддитивных эффектов генов при генетическом контроле признака. Примечательно, что варианты ОКС в 3,37 (1981 г.)—6,26 (1982 г.) раз превосходили варианты СКС. Недостоверность реципрокных эффектов (РЭ) свидетельствует о том, что содержание сухих веществ существенным образом не зависит от наследственных факторов цитоплазмы. Высокая достоверность вариантов ОКС и СКС и недостоверность вариантов реципрокных эффектов позволили перейти к вычислению эффектов и вариантов эффектов ОКС и СКС.

Усредненные показатели содержания сухих веществ, эффекты ОКС (g) и варианты эффектов ОКС и СКС ($\sigma^2 G_i$, $\sigma^2 S$) представлены

Таблица 1

Дисперсионный анализ средних значений признака и комбинационной способности сортов и гибридов по содержанию сухих веществ

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Средний квадрат M , по содержанию сухих веществ	
		1981 г.	1982 г.
Общий	195	71,593	110,103
Повторность	3	121,770	37,057
Вариант	48	172,143*	268,466*
Случайный	144	37,031	58,837
ОКС	6	169,011*	344,363*
СКС	21	50,078*	55,029*
Р-Э	21	1,700	0,859
Ошибка	144	0,690	14,595

* $P < 0,01$.

в табл. 2. Их сопоставление выявило резкие различия. Стабильными и высокими значениями указанного признака характеризовались сорта Т-10 и Т-42, а низкими—О-44. Сравнение средних значений его у гибридов и родительских сортов показало, что, по данным 1981 г., только у одного гибрида (И-580×С-36) наблюдался положительный гетерозис, у 12 гибридов—полное доминирование лучшего родителя, у 12 гибридов—полное доминирование худшего родителя, а у остальных—промежуточное наследование признака. В 1982 г. лишь у двух гибридов (С-36×И-580 и И-580×С-36) выявлен положительный гетерозис, у 23-х наблюдалось промежуточное наследование признака, у 7-ми—полное доминирование лучшего родителя, у 10-ти—доминирование худшего родителя. Характерной особенностью наследования содержания сухих веществ у них было отсутствие достоверного отрицательного гетерозиса.

Анализ комбинационной способности по модели Гриффинга показал, что сорта с высоким содержанием сухих веществ в основном характеризуются высокими показателями эффектов ОКС (g_i), а сорта с низким показателем признака имеют сравнительно низкие значения g_i .

В частности, сорт Т-42 имел высокие показатели как признака, так и эффектов ОКС, а сорт О-44 характеризовался низкими значениями их.

Однако такого соответствия между показателем признака и g_i не наблюдалось у остальных сортов. Как видно из данных, приведенных в табл. 2, сорт Т-10 имел более высокие показатели признака, чем сорта Т-42 и С-36 в 1981 г., а также сорта И-580, Ю. и С-36 в 1982 г. Однако несмотря на это, сорта с сравнительно низким значением признака обладали более высоким показателем эффектов ОКС, и даже эта разница у сортов С-36 (1981 г.) и И-580 (1982 г.) была высокодостоверной. Аналогичная картина была выявлена в опытах 1981 г. при сравнении сорта Ю. с сортами С-36 и С-959-11, и у сортов Ю. и И-580 с сортом С-959-11.

Таблица 2

Результаты анализа комбинационной способности по содержанию сухих веществ*

Сорт	С-36	С-959-11	Т-12	Т-10	О-44	Ю.	И-580	\bar{g}_i	$\sigma^2 G_i$	$\sigma^2 S_i$
С-36	61.92	64.58	72.89	65.17	55.99	55.92	68.73	2.441	5.367	14.831
	54.45	47.0	63.41	67.44	59.10	60.78	74.58	-0.061	-0.890	34.163
С-959-11	64.25	54.03	70.76	61.14	56.98	56.84	57.05	-1.297	1.089	6.328
	55.13	53.03	51.46	54.74	54.35	52.63	62.52	-5.985	34.931	11.889
Т-12	70.16	70.01	69.77	77.89	59.32	61.08	54.93	5.242	26.884	40.120
	69.48	56.65	83.92	71.78	56.48	61.73	78.69	7.934	62.058	28.868
Т-10	62.74	58.99	78.94	73.40	50.54	60.24	56.62	2.113	3.870	29.991
	63.65	64.99	63.30	68.50	49.07	62.77	58.89	-1.038	0.183	20.491
О-44	58.89	55.94	60.36	50.88	52.02	56.92	57.62	-5.251	26.983	15.101
	60.32	48.76	71.18	47.49	52.93	55.76	59.47	-5.178	25.919	21.450
Ю.	59.81	58.18	61.79	60.56	59.06	62.29	59.52	-1.614	2.011	7.797
	61.76	57.73	69.83	62.19	53.76	61.74	67.52	-0.239	-0.837	1.856
И-580	70.52	58.47	55.02	58.47	59.25	62.19	59.03	-1.634	2.076	31.692
	78.60	68.76	71.40	51.15	56.08	59.41	63.56	4.567	19.963	21.476

$$MCP_{05} = \frac{8.434}{10.631} : (g_i - \bar{g}_j) = \frac{1.176}{1.443}$$

* В числителе данные за 1981 г., в знаменателе — за 1982 г.

Таким образом, проведенный анализ указывает на необходимость оценки сортов по комбинационной способности, поскольку не выявлено четкого соответствия между показателями признака и эффектами ОКС, и поэтому высокие значения анализируемого признака не всегда будут правильным ориентиром в селекции табака при подборе родительских пар.

Соотношение дисперсий эффектов ОКС и СКС (σ^2G_i , σ^2S_i) показало преобладающее значение неаддитивных эффектов генов в генетическом контроле содержания сухих веществ, так как у большинства сортов неаддитивные эффекты преобладали над аддитивными, т. е. $\sigma^2S_i > \sigma^2G_i$. Исключение составил сорт О-11, у которого наблюдалось обратное явление. Аналогичное проявление генетического контроля обнаружено также у сортов С-959-11 и Т-42 лишь в 1982 г.

Наиболее полная информация о генетическом контроле указанного признака получена с помощью модели полигенного анализа Хеймана. Одним из ограничений этой модели является необходимость отсутствия неаллельных генов взаимодействия (эпистаз) в генетической детерминации признака. Однородность разности $W_r - V_r$ доказана с помощью критерия t , которая равнялась 0,482 и 0,074 соответственно по годам, и при $n=5$ числе степеней свободы была незначительной, чем и показано отсутствие эпистаза. Поскольку коэффициенты корреляции между W_r и V_r составляли соответственно +0,920 и +0,692, линии регрессии на графиках зависимости W_r , V_r существенно не отличались от линии единичного наклона (рис.).

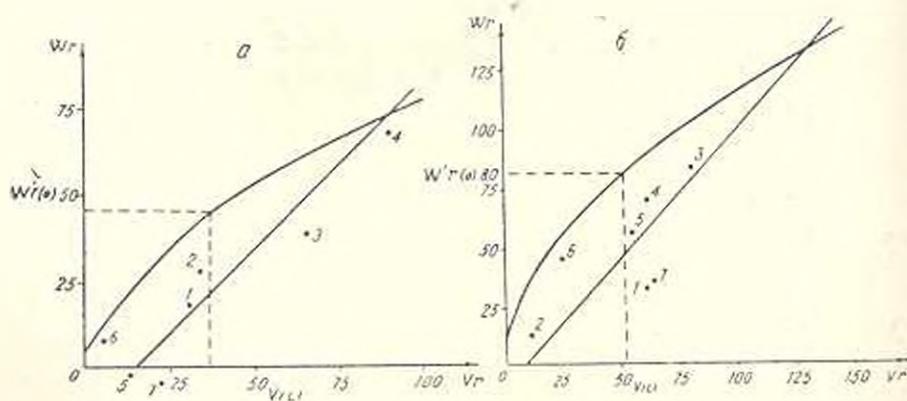


Рис. Графики зависимости (W_r , V_r) по содержанию сухих веществ в 1981 г. (а) и в 1982 г. (б): 1. С-35; 2. С-959-11; 3. Т-42; 4. Т-10; 5. О-44; 6. Ю; 7. И-560.

На приведенных графиках зависимости (W_r , V_r) линия регрессии пересекает ось OW_r ниже начала координат, что объясняется несильно выраженным эффектом сверхдоминирования в генетическом контроле рассматриваемого признака. Это подтвердилось также показателями средней степени доминантности $\left(\frac{1b}{D}\right)^{1,2}$, которые равнялись соответственно 1,38 и 1,02, т. е. были больше единицы.

По расположению сортов вдоль линии регрессии судят о роли доминантных и рецессивных генов в генетической детерминации признака у родительских сортов.

На графике зависимости (W_i, V_i) сорт Т-10 расположен у верхнего конца линии регрессии, это означает, что в генотипе имеется максимальное число рецессивных генов (рис., а). Этот сорт характеризовался также наиболее высоким показателем признака. Сорт О-14 расположен у нижнего конца линии регрессии и обладает наибольшим числом доминантных генов, хотя имеет низкий показатель признака. Следовательно, высокий показатель содержания сухих веществ контролировался максимальным числом рецессивных генов, а низкий — максимальным числом доминантных генов. Это подтвердилось также при вычислении коэффициента корреляции между показателем признака (\bar{X}) и суммой дисперсии и ковариации ($W_i + V_i$), который равнялся $+0,117$. Следовательно, изменение рассматриваемого признака в сторону возрастания контролируется рецессивными генами.

Сходные данные были получены также в 1982 г. (рис., б). В расположении сортов вдоль линии регрессии наблюдались некоторые сдвиги, однако эта закономерность подтвердилась на второй год исследований. У сортов Т-42 и Т-10 высокий показатель содержания сухих веществ управлялся наибольшим числом рецессивных генов, а у сорта С-959-11, характеризующегося низким значением признака, наблюдалось накопление максимального числа доминантных генов. Остальные сорта сгруппировались в середине линии регрессии, что позволяет утверждать важность значений доминантных и рецессивных генов в генетическом контроле признака. Коэффициент корреляции между \bar{X} и $W_i + V_i$ в 1982 г. был положительным и равнялся $+0,19$.

Следует, однако, отметить, что только у сортов Т-10 и Т-12 как в 1981 г., так и в 1982 г. параметр F (направление доминирования у каждого сорта) имел отрицательное значение и равнялся в 1981 г. соответственно $-178,72$ и $-72,96$, а в 1982 г. $-21,73$ и $-85,79$, т. е. суммарное число рецессивных генов превалировало над доминантными, что и подтвердилось результатами графического анализа.

Итак, проведенные двухлетние исследования позволили установить важность рецессивных генов в генетическом контроле содержания сухих веществ у сортов с высоким показателем этого признака. Аналогичное явление наблюдалось нами при диаллельном анализе количества листьев, когда у многолистных сортов число листьев контролировалось накоплением рецессивных генов [2]. Положительное значение рецессивных генов, контролирующих число листьев у табака, отмечено и в литературе [3]. Результаты наших исследований позволили внести некоторые коррективы в методику отбора у табака в расщепляющихся гибридных поколениях. У гибридных комбинаций, родительскими компонентами которых являются сорта с высоким показателем содержания сухих веществ, ценные генотипы могут выщепляться в старших поколениях, и в F_2 не следует проводить жесткую браковку, поскольку это может привести к неоправданным потерям нужных форм.

У изученных нами сортов генетическая регуляция сухих веществ осуществлялась аддитивными и неаддитивными эффектами генов, что подтвердилось достоверностью вариантов ОКС и СКС. Характерной особенностью наследования этого признака являлось сверхдоминирование, о чем свидетельствовали показатели средней степени доминантности и результаты анализа графиков регрессии. Проведенный анализ доказал, что эффекты цитоплазматических генов и неаллельные генные взаимодействия отсутствуют. При подборе родительских пар необходимо учитывать то обстоятельство, что между эффектами ОКС и показателями признака существует слабая сопряженность. В практической селекционной работе для получения продуктивных сортов и гибридов табака рекомендуются использовать в качестве ценных родительских форм сорта Т-42, С-36 и Т-10, которые имели высокие показатели эффектов ОКС. Однако параллельным анализом установлено, что генотипы с высокими значениями содержания сухих веществ при участии сортов Т-42 и Т-10 будут выщепляться в поздних гибридных поколениях, так как у них генетический контроль признака осуществляется преимущественно рецессивными генами, а у гибридов, родительскими компонентами которых был сорт С-36, ценные формы могут появиться в более ранних поколениях, ибо детерминация признака в данном случае — результат контроля доминантных генов. Следовательно, в первом случае отбор целесообразно проводить только в поздних поколениях, тогда как во втором — в более ранних поколениях.

Армянская опытная станция по табаку ИПО «Табак»,

Армянский сельскохозяйственный институт

Поступило 20.XI 1984 г.

ՄԱԿԻՈՏԻ ՍՈՐՏՆԵՐԻ ԳԵՆԱԿԵ ԱՆԱԻԾՆ ԸՍՏ ՉՈՐ ԿՅՈՒԹԵՐԻ ՔԱՆԱԿԻ

Վ. Ա. ԽԱՐԿՈՐԱՆ, Մ. Ա. ԿՅՈՒԿՈՅԱՆ, Լ. Մ. ՄՈՎՍԻՍՅԱՆ,
Ս. Հ. ԲԱԶՐԱԶՅԱՆ, Օ. Խ. ՂԱԳԱՆՅԱՆ

Միասխոսի սորտերի չոր նյութերի բանակի գենետիկական անալիզի արդյունքներով հաստատվել է, որ ուսումնասիրվող հատկանիշի ժառանգմանը բնորոշ է դերդոմինանտությունը, իսկ նրա դրական, բարձր ցուցանիշների դրսևորումը Տրապեզոնդ 42 և Տրապեզոնդ 10 սորտերի մոտ պայմանավորված է սեյեսիվ գեներով: Պարզվել է, որ ընդհանուր կոմբինացիոն ունակության էֆեկտի ու հատկանիշի ցուցանիշների միջև բացակայում է կաշուն համապատասխանությունը: Երաշխավորվել է գործնական սելեկցիոն աշխատանքում բարձր բերքատու սորտերի ու հիրբիդների ստացման համար օգտագործել Տրապեզոնդ 42, Տրապեզոնդ 10 և Սամսոն 36 սորտերը, որոնք բնութագրվել են ընդհանուր կոմբինացիոն ունակության բարձր ցուցանիշներով:

DIALLEL ANALYSIS OF TOBACCO TYPES ACCORDING TO DRY SUBSTANCES CONTENT

V. A. MARKARIAN, M. A. GULKHIASSIAN, L. M. MOVSISIAN
S. O. BAZBAZIAN, O. KH. KAZANCHIAN

The results of genetic analysis of tobacco types according to the dry substances content have shown that superdomination is characteristic of the inheritance of the tested property, while its high positive significance, in such varieties as Trapezond 12 and Trapezond 10, is conducted by recessive genes. It has been revealed that the effects of general combining ability and the sign of index do not fully correlate. It is recommended to use the Trapezond 10 and Samsun 36 types, characterized by high index of GCA effect.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бурлакина А. В., Дьячкин Н. П., Лисенко Л. В. Сб научн. работ ВНИИ табака и махорки, 167, 15—19, 1978.
2. Маркарян В. А. Тез. докл. юбилейной научной сессии Армянского отделения ВООиС им. Н. П. Вавилова, посвящен. 60-летию образования СССР, 57, 1982.
3. Нерсисян П. М., Саакян Ж. Г. Биолог. ж. Армении, 23, 1, 26—33, 1970.
4. Фишер Р. А. Статистические методы для исследователей, М., 1958.
5. Gopinath D. M., Ramani Rao Y. Y., Subrahmanyam M., Narayana C. L. Euphytica 15, 171—178, 1966.
6. Griffing B., Austral. J. Biol. Sci., 9, 463—483, 1956.
7. Hayman B. J. Genetics, 39, 759—809, 1954.
8. Legg P. D., Collins G. B., Litton C. C. Crop science, 10, 705—707, 1971.
9. Marani A., Sachs I. Crop science, 6, 19—22, 1966.
10. Matzinger D. F., Mann T. T., Coesterham C. C. Crop science, 2, 353—356, 1962.
11. Ogilvie I. S., Kozumplik V. Can. J. Genet. Cytol., 22, 173—182, 1980.
12. Povital's B. Can. J. Genet. Cytol., 8, 336—346, 1966.
13. Shamsuddin A. K. M., Newaz M. A., Kuzcaqir C. A. Z. Pflanzenzüchtg., 47, 139—147, 1980.

«Биолог. ж. Армении» т. XXXI III, № 2, 1985

УДК 577.121.7:576.7:121.4+577.151.33

ВЛИЯНИЕ ФРАКЦИИ ПРОПОЛИСА НА НЕКОТОРЫЕ СТОРОНЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА МОЗГА И ПЕЧЕНИ КРЫС

А. А. СИМОНЯН, Р. А. СТЕПАНИАН, Р. Б. БАДАЛЯН, Г. Г. БАТНЯКЯН

Исследовано влияние фракций прополиса на окислительную активность тканей мозга и печени крыс. Показано, что они позволяют повысить окислительное фосфорилирование, АТФазную, малатдегидрогеназную и изоцитратдегидрогеназную активности. Лактатдегидрогеназная активность в присутствии минимальных количеств водорастворимой фракции прополиса движется в сторону образования молочной кислоты.

Ключевые слова: прополис, митохондрии, окислительное фосфорилирование, АТФ-аза, малатдегидрогеназа.

Широкий спектр биологического и фармакологического действия прополиса (бактерицидного, местно-анестезирующего, противотоксического, антивирусного, дерматопластического и т. д.) является следствием большого разнообразия его химического состава [7, 8, 15].

Прополис—натуральный пчелиный продукт, содержащий около 55% смол и клейких веществ, 10% летучих масел, 30% воска и 5% пыли [2]. В нем обнаружено 19 веществ разной химической структуры: ванилин и изованилин, пиностробин, галаингин, хризин и др. [11].

Несмотря на большое число исследований, проводимых с целью изучения химического состава и фармакологического действия прополиса, многочисленные вопросы, связанные с его влиянием на энергетический обмен клетки, остаются еще не изученными.

В настоящей работе представлены данные, полученные при исследовании влияния прополиса на окислительную активность мозговой и печеночной тканей крыс.

Материал и методика. Исследовали влияние двух фракций прополиса на окислительное фосфорилирование, АТРазиую, лактатдегидрогеназную (ЛДГ), малатдегидрогеназную (МДГ) и изопитридегидрогеназную (ИЦДГ) активности.

Фракции прополиса выделяли по методу Боерну и Деренич [2]. Использовали две фракции прополиса—водорастворимую и фракцию, растворимую в холодном этаноле.

Для изучения водорастворимой фракции 15 г прополиса обрабатывали 80 мл бидистиллированной воды в фарфоровой чашке, постепенно нагревали и кипятили в течение трех минут. Затем содержимое чашки охлаждали. Горячее экстрагирование и охлаждение повторяли трехкратно. Водорастворимую фракцию добавляли к пробе из расчета 1 мг исходного прополиса в 0,01 мл воды.

Оставшуюся на фильтре фракцию после предварительного просушивания растворяли в 80 мл этанола и нагревали до 70—80°. Фильтровали при 70°, полученный фильтрат охлаждали. Нерастворимое в холодном этаноле соединение отделяли путем повторного холодного фильтрования, в результате чего получали вторую фракцию—растворимую в холодном этаноле. Фракцию добавляли к пробе из расчета 7 мг сухого прополиса в 0,01 мл этанола.

Исследования проводили на митохондриях мозга и печени крыс. Ткань измельчали в гомогенизаторе Поттера с тефлоновым пестиком в 0,25 М сахарозе—0,02 М трис-НСI буфере, рН 7,4 (среда выделения). Ядерную фракцию осаждали при 600—800 г в течение 15 мин, митохондриальную фракцию—при 18000 г (мозг) и 12000 г (печень) в течение 15 мин. Митохондриальную фракцию суспендировали в среде выделения.

Поглощение кислорода митохондриями измеряли манометрическим методом Варбурга [10] при 26° в течение 15 мин. Инкубационная смесь содержала (в мкмольх) субстрат окисления (сукцинат или глутамат)—50, K_2HPO_4 —40, KCl—100, $MgCl_2$ —10, глюкозу—150, АТФ—3 и 1 мг кристаллической гексокиназы (Sigma). Об интенсивности окислительного фосфорилирования судили по убыванию неорганического фосфата в среде в результате его фосфорилирования. Содержание неорганического фосфата определяли по Лоури и Лопес [7] в модификации Пелла и Лохмея [11], активность АТРазиы—по нарастающему количеству неорганического фосфата [9].

Определение активности ИЦДГ проводили по методу Геббеля и сопр. [4], активность МДГ—методом Оча и Кинга [5]. Методы выделения ферментного препарата и определения общей активности МДГ подробно описаны в наших предыдущих работах [1]. Активность ЛДГ рассматривали в единицах Вроблевского на мг белка [16]. Белок определяли по Лоури и сопр. [13]. Данные подвергались обычной статистической обработке [6]. Результаты, полученные при изучении влияния растворимой в этаноле фракции, рассчитаны в процентах от контроля (без добавления этой фракции).

Результаты и обсуждение. В табл. 1 сведены данные о влиянии различных добавок водорастворимой фракции прополиса на интенсивность дыхания и окислительного фосфорилирования в митохондриях мозга и печени крыс. При использовании в качестве субстрата окисления сукцината высокий уровень поглощения кислорода митохондриями мозга был отмечен в контрольных опытах. В присутствии прополиса уровень тканевого дыхания понижается, причем чем больше его количество, тем ниже уровень поглощения кислорода: при добавлении 0,01 мл водорастворимой фракции прополиса он составляет по сравнению с контролем 88%, а при 0,1 мл—всего 66%. Аналогичным изменениям подвергается и процесс эстерификации неорганического фосфата. При использовании в качестве субстрата окисления глутамата и увеличении количества водорастворимой фракции прополиса от 0,05 до 0,15 мл дыхание и эстерификация проявляют тенденцию к резкому понижению.

В той же таблице приведены данные, касающиеся поглощения кислорода и эстерификации неорганического фосфата в митохондриях печеночной ткани крыс. Сопоставление приведенных данных показывает более высокий уровень дыхания при использовании сукцината и угнетающее действие прополиса на потребление кислорода и связывание неорганического фосфата. Причем с увеличением концентрации прополиса степень ингибирования обоих процессов возрастает.

Результаты исследования влияния фракции, растворимой в этаноле, на процесс окислительного фосфорилирования приведены в табл. 2. В качестве контроля использовали также пробы с добавлением соответствующих количеств этанола.

При использовании в качестве субстрата окисления сукцината дыхание и эстерификация фосфата подавляются, причем при добавлении прополиса в количестве 0,01 мл поглощение кислорода уменьшается на 80,2%, тогда как увеличение его до 0,15 мл подавляет этот процесс на 99%. Аналогичное подавление дыхания в мозгу отмечалось и при использовании глутамата. Процесс эстерификации неорганического фосфата также оказался чувствительным к изменению количества добавленного прополиса. Последовательное подавление процесса поглощения кислорода и эстерификации неорганического фосфата наблюдалось также в печеночной ткани крыс.

Сопоставление данных табл. 1 и 2 показывает, что водорастворимая фракция прополиса подавляет процесс поглощения кислорода значительно меньше, чем фракция, растворимая в этаноле.

В табл. 3 представлены результаты определения АТРазной активности мозга и печени крыс при добавлении различных количеств прополиса. Активность митохондриальной АТРазы мозга и печени крыс проявляет тенденцию к понижению, причем если водорастворимая фракция позволяет активность фермента в мозгу на 15%, а в печени—всего на 8%, то растворимая в этаноле фракция прополиса ингибирует АТРазу мозга и печени почти в одинаковой степени (91 и 95,5% соответственно).

Таблица 1

Влияние водорастворимой фракции прополиса на интенсивность дыхания и окислительного фосфорилирования митохондрий мозга и печени крыс. ΔO и ΔP в мкатамах/мг белка $M \pm m$

Количество фракции прополиса, мг	М о з г						П е ч е н ь					
	сукцинат			глутамат			сукцинат			глутамат		
	ΔO	ΔP	P/O	ΔO	ΔP	P/O	ΔO	ΔP	P/O	ΔO	ΔP	P/O
Контроль (без фракции прополиса)	4.18± 0.10 (9)	2.81± 0.10 (9)	0.18	1.69± 0.26 (9)	1.52 0.21 (9)	0.90	2.05± 0.12 (12)	1.98± 0.10 (12)	0.97	1.21± 0.03 (9)	1.60± 0.04 (9)	1.32
0.01	3.69± 0.07 (6)	2.05± 0.18 (4)	0.49	1.39± 0.28 (6)	1.27± 0.18 (6)	0.97	1.66± 0.16 (8)	1.84± 0.02 (8)	0.98	1.06± 0.01 (6)	1.60± 0.07 (6)	1.53
0.03	2.77± 0.25 (6)	0.60 (+) (6)	—	0.60± 0.16 (6)	0.12 (—) (6)	—	1.52± 0.02 (8)	0.49 (8)	—	0.30± 0.04 (6)	0.038 (+) (6)	—
0.10	2.77± 0.16 (9)	0.51 (+) (9)	—	0.56± 0.13 (6)	0.16 (+) (6)	—	1.06± 0.01 (8)	0.09 (8)	—	0.03 (6)	0.11 (—) (6)	—
0.15	2.35± 0.16 (9)	0.50 (+) (9)	—	0.46± 0.12 (6)	0.25 (+) (6)	—	0.54± 0.10 (8)	0.12 (—) (8)	—	0.06 (6)	0.27 (+) (6)	—

(+) — Прирост свободного фосфата. В скобках количество опытов.

Таблица 2

Влияние растворимой в этаноле фракции прополиса на интенсивность дыхания и окислительного фосфорилирования в митохондриях мозга и печени крыс, % к контролю.

Количество фракции прополиса, мл	М о з г				П е ч е н ь			
	сукцинат		глутамат		сукцинат		глутамат	
	О	Р	О	Р	О	Р	О	Р
Контроль (без добавления фракции)	100	100	100	100	100	100	100	100
Контроль на этанол	37.00	26.50	44.80	20.00	44.20	9.52	34.80	4.52
0.01	19.80	1.80	15.00	15.00	25.40	4.70	17.00	4.52
0.05	3.96	3.00	4.67	8.20	9.94	5.70	12.60	3.51
0.10	1.98	5.40	0.93	8.95	6.07	4.28	3.16	3.51
0.15	1.00	4.80	0.93	5.97	6.62	3.33	7.60	6.03

Средние данные 4—6 опытов.

Таблица 3

Действие фракций прополиса на АТФазную активность митохондрий мозга и печени крыс, Р и мкатомах/мг белка/30 мин. М±m

Количество фракции прополиса, мл	Ф р а к ц и и			
	водорастворимая		этанолрастворимая	
	мозг	печень	мозг	печень
Контроль (без фракции прополиса)	4.98±0.27 (6)	2.40±0.27 (4)	3.83±0.17 (8)	1.62±0.01 (4)
Контроль на спирт	—	—	2.16±0.27 (8)	1.23±0.02 (4)
0.01	4.10±0.31 (6)	2.16±0.28 (4)	1.71±0.04 (8)	1.02±0.01 (4)
0.05	3.42±0.20 (6)	2.37±0.22 (4)	0.51±0.06 (8)	0.41±0.05 (4)
0.10	3.13±0.17 (6)	2.26±0.20 (4)	0.34±0.03 (8)	0.14±0.01 (4)
0.15	2.74±0.15 (6)	2.21±0.26 (4)	0.22±0.03 (8)	0.09±0.01 (4)

Мы нашли целесообразным исследовать также изменения активности некоторых окислительных ферментов, участвующих в энергетическом метаболизме. Нам было изучено влияние различных фракций прополиса на активность ЛДГ, МДГ и ПИДГ в митохондриях и гяллоплазме мозга и печени крыс.

Результаты проведенных исследований показали, что водорастворимая фракция прополиса в митохондриях почти полностью подавляет

активность МДГ и ИЦДГ. Активность ЛДГ измеряли как в прямой так и в обратной реакциях. Данные, приведенные в табл. 4, показывают что с увеличением количества прополиса общая активность ЛДГ в присутствии НАД в гиалоплазме и митохондриях мозга несколько подавляется. Иная картина наблюдается в обратной реакции — в гиалоплазме

Таблица 4

Действие водорастворимой фракции прополиса на общую удельную активность лактатдегидрогеназы в мозге и печени крысы, мкмоль пиридиннуклеотида/мг белка/мин ($M \pm m$)

Коферменты	Ткань	Источник фермента	Количество добавленной фракции, мг			
			контроль (без добавления фракции)	0,01	0,05	0,10
НАД	мозг	гиалоплазма	0.11±0.001	0.11±0.009	0.09±0.001	0.08±0.001
НАДН		митохондри	0.13±0.001	0.12±0.01	0.11±0.009	0.07±0.001
	печень	гиалоплазма	3.30±0.09	4.00±0.09	3.60±0.14	2.14±0.04
		митохондри	3.08±0.08	3.54±0.04	2.96±0.05	2.20±0.05
НАД	печень	гиалоплазма	0.10±0.006	0.08±0.004	0.08±0.005	0.06±0.001
НАДН		митохондри	0.07±0.001	0.06±0.003	0.05±0.002	0.05±0.001
	печень	гиалоплазма	2.60±0.09	2.84±0.07	1.72±0.07	1.09±0.02
		митохондри	1.98±0.04	2.43±0.04	2.38±0.01	1.53±0.02

Средние данные 4 опытов.

ме и митохондриях мозга в контрольных опытах активность фермента высокая, при добавлении прополиса в небольших количествах (0,01 мг/мл) она несколько возрастает, а с увеличением его концентрации уменьшается и поднимается. Аналогичное воздействие на активность ЛДГ прополис оказывает и в печеночной ткани, подавляя скорость прямой реакции и несколько активируя обратную.

Резюмируя полученные результаты, можно заключить, что выделенные фракции прополиса содержат вещества, угнетающие окислительное фосфорилирование и подавляющие активность некоторых ферментов. Сдвиг активности ЛДГ в сторону образования молочной кислоты, вероятно, носит скорее компенсаторный характер, связанный с нарушениями тканевого дыхания.

Институт биохимии АН Армянской ССР

Получено 25 I 1984 г.

ՊՐՈՊՈԼԻՍԻ ՏՐԱԿՏԻԱՆԵՐԻ ԱԶԳԵՅՈՒԹՅՈՒՆՆ ԱՌՆԵՏՆԵՐԻ ՈՒՂԵՂԻ ԵՎ ԼՅԱՐՊԻ ԷՆԵՐԳԵՏԻՎ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ԿՈՂՄԵՐԻ ՎՐԱ

Ա. Ա. ՍԵՄՆՅԱՆ, Թ. Ա. ՍՏԵՓԱՆՅԱՆ, Գ. Բ. ԲԵՐԱՇՅԱՆ, Գ. Հ. ԲԱՏԻՅԱՆ

Հետազոտվել է պրոպոլիսի անջատված ջրալուծ և էթանոլում լուծվող ֆրակցիաների ազդեցությունը միտոքոնդրիաների շնչառության և օքսիդացիոն ֆոսֆորիլացման, ինչպես նաև՝ ԱՏՖազայի, իզոցիտրատ-, մալատ- և լակտատդեհիդրոգենոլայի ակտիվության վրա: Յուրյ է արվել, որ պրոպոլիսի անջատված ֆրակցիաների ազդեցությամբ միտոքոնդրիաներում օքսի-

դացիոն ֆոսֆորիլացման պրոցեսը ճնշվում է: Տարբեր շափով արդելակվում է նաև ուսումնասիրված ֆերմենտների ակտիվությունը: Ինքնադրվում է, որ պրոպոլիսից անջատված ֆրակցիաները պարունակում են մի միացություն, որը և արգելակում է ուսումնասիրված օրգիզացման սեպիցիաները:

EFFECT OF PROPOLIS FRACTIONS ON SOME ASPECTS OF ENERGETIC METABOLISM OF RAT LIVER AND BRAIN

A. A. SIMONIAN, R. A. STEPANIAN, R. B. BADALIAN, G. H. BATIKIAN

The effect of fractions of propolis dissoluble in water and ethanol on the oxidative activity of rat liver and brain has been investigated. It has been shown that both fractions inhibit the oxidative phosphorylation, as well as the activity of ATP-ase, malate dehydrogenase and isocitrate dehydrogenase. The activity of lactate dehydrogenase has been displaced to the side of formation of lactic acid in the presence of minimum quantities of water-dissoluble fraction of propolis. The studied fractions of propolis contain substances inhibiting the energetic metabolism.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ботикян Г. Г., Симонян А. А. Биолог ж. Армении, 34, 8, 807, 1981.
2. Босриу В., Деревич А. В кн.: Прополис, 5, Бухарест, 1981.
3. Вьехет Л. В кн.: Прополис, 51, Бухарест, 1981.
4. Ещенко Н. Д. В кн.: Методы биохимических исследований. 195, Л., 1982.
5. Ещенко Н. Д., Вольский Г. Г. В кн.: Методы биохимических исследований. 212, Л., 1982.
6. Закугинский Д. И., Селиванова Л. И. Биологическая оценка препаратов для профилактики и лечения лучевой болезни. 97, М., 1960.
7. Палмбаха С. Е., Поправко С. А. В кн.: Прополис, 20, Бухарест, 1975.
8. Поправко С. А. В кн.: Прополис, 17, Бухарест, 1975.
9. Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М., 1962.
10. Умбретт В. В., Бурис Р. Х., Штауффер Дж. Ф. Монометрические методы изучения тканевого обмена. М., 1951.
11. Чижмарик Н., Магел Н. В кн.: Прополис, 33, Бухарест, 1981.
12. Lowry O. H., Lopez J. A. J. Biol. Chem., 162, 421, 1946.
13. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Biol. Chem., 193, 265, 1951.
14. Pell J. L., Zoughman B. C. Biochem. J., 65, 709, 1957.
15. Villanueva V., Bogdanovski D., Barbler M., Gounet M., Lavie P. Ann. Inst. Pasteur, 105, 292, 4124, 1963.
16. Wroblewski F., La Duc J. S. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 20, 210, 1955.

УДК 577.112

К ВЫЯВЛЕНИЮ ПРИНЦИПА ПОСТРОЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ СТРУКТУРЫ БЕЛКА

1. Систематизация аминокислот, основанная на электронном уровне рассмотрения биомолекул

Г. А. ГЕВОРКЯН

На основе суммарного электронного состава биомолекул идентифицированы ами-
нокислоты. Выявлен факт разделения аминокислот на две естественные группы

Настоящий подход позволяет систематизировать аминокислоты одной единой си-
стемой так, чтобы в будущем имелась возможность связать структурные особенности
этих биомолекул с генетической информацией, включающей их в полипептидные цепи

Ключевые слова: аминокислотные радикалы, систематизация аминокислот, первич-
ная последовательность

Настоящий подход возник при поисках принципа построения первичной структуры природных полипептидов, из которых состоят белки со всеми своими индивидуально-специфическими и общебиологическими характеристиками. Естественно было предположить, что для включения в разнообразные и специфичные полипептидные цепи аминокислоты конечного природного набора должны удовлетворять определенным критериям универсального характера.

При оценке этого положения мы исходили из основных положений периодической системы химических элементов и истории открытия периодического закона Д. И. Менделеевым, когда, расположив химические элементы в порядке возрастания атомных весов, он обнаружил периодическую зависимость химических свойств от атомных весов элементов. Сделав «идею о периодичности всеобщим достоянием», Менделеев продолжал размышлять над «неизвестной еще причиной периодической зависимости элементов» [1, 4]. Теория химического строения органических соединений А. М. Бутлерова позволила понять строгую причинность и закономерность связей и расположения атомов в сложных молекулах [5]. В то же время до сих пор не существует удовлетворительной теории, позволяющей выявить основные принципы систематизации аминокислот и включения их в полипептидные цепи и учитывать особенности их химической структуры. Поскольку аминокислоты и вообще все биологические макромолекулы состоят из простых химических элементов и являются избирательно «сконструированными» и относительно самостоятельными молекулярными агрегатами конечного набора, они обязательно должны содержать структурную специфическую химико-биологическую информацию о своей системной принадлежности и о своих индивидуальных признаках.

В настоящее время существуют многочисленные литературные данные о различных экспериментально выявленных и расчетных параметрах аминокислот, например, константы диссоциации, точки плавления, спектры поглощения, гидрофобность и т. д., определены R-группы (т. е. аминокислотные радикалы), которые служат как бы «буквами» в молекулярном алфавите белковых структур [6, 7, 9].

Из многочисленных попыток классифицировать аминокислоты наиболее рациональная основана на различиях в природе их R-групп, которые подразделяются на четыре основных класса [7]: 1) неполярные, или гидрофобные (Ала, Вал, Лей, Иле, Про, Фен, Три, Мет); 2) полярные, но незаряженные (Гли, Сер, Тре, Цис, Тир, Асп, Гли); 3) отрицательно заряженные (Асп, Глу); 4) положительно заряженные (Гис, Лиз, Арг).

Такой подход способствует пониманию лишь вторичных, третичных и т. д. структур и не достаточно информативен в отношении осмысления семейственно-системной принадлежности аминокислот и дальнейшего отражения исходного принципа построения первичной структуры природных полипептидов.

Использование вычислительной техники позволяет устанавливать лишь наиболее вероятные, повторяемые участки в последовательности аминокислот в пептидных цепях на основе анализа многочисленного статистического материала. Однако этот феноменологический подход не в состоянии выявить принципы построения крупных полипептидных цепей [8].

Для разработки предлагаемого нами подхода огромное значение имели как открытие Д. И. Менделеевым и А. М. Бутлеровым указанных выше химических закономерностей, так и труды акад. В. М. Кедрова, где он наряду с обсуждением многих вопросов и проблем, связанных с периодической системой, отмечает три уровня развития учения о периодичности — химический, электронный (атомный) и ядерный [2].

После многих попыток поиска основного химико-биологического параметра, позволяющего систематизировать аминокислоты в целях последующего выявления принципа построения первичной структуры белка, мы остановились на электронном уровне рассмотрения аминокислотных молекул, ибо только в этом случае появилась возможность системного рассмотрения всего семейства природных аминокислот.

Примечательно, что еще Менделеев при расстановке химических элементов в порядке увеличения атомных весов, был вынужден в некоторых местах таблицы внести поправки исходя из «химической природы» элементов и в конце концов заметил, что закон периодичности отлично демонстрирует порядковые номера химических элементов. А порядковый номер это не что иное, как суммарное число всех орбитальных электронов, вращающихся вокруг атомного ядра.

При рассмотрении аминокислот в порядке нарастания рассчитанного нами суммарного числа электронов в их радикальных участках выявился факт разделения их на две естественные группы.

В первую группу, которую мы назвали канонической (из-за равно-

мерного увеличения вышеуказанного параметра) и которая начиналась с глицина, вошли следующие 12 аминокислот: Гли, Ала, Сер, Цис, Тре, Вал, Лей, Иле, Лиз, Мет, Фен, Тир. Во вторую группу, названную смешанной, вошли остальные 8 природных аминокислот: Про, Асп, Асп, Глу, Гли, Гис, Арг, Три.

Как известно, построение периодической системы, заключающей в себе определенные циклы, диктуется генезом самих атомов химических элементов и их химической природой. Для выявления системной принадлежности аминокислот мы исходили из принятого Менделеевым порядка расположения химических элементов. При использовании восьмичленных периодов наблюдается нормированное распределение двух натуральных групп аминокислот по двум столбцам (табл. 1). Две циклические аминокислоты, а именно гистидин и триптофан, гребуют к себе особого внимания, ибо они не входят в состав как первой (канонической), так и второй (смешанной) групп, представляют как бы аномалию—исключение из общего правила.

Так как и природных полипептидах аминокислоты характеризуются в основном своими радикалами, представлялось необходимым рассмотреть указанную выше закономерность в отношении этих радикалов. Из табл. 2 следует, что для радикалов повторяется закономерность семейственно-системной принадлежности свободных аминокислот.

Для выявления закономерного местонахождения вышеуказанных двух аминокислот, а именно гистидина и триптофана, являющихся как бы аномалией (табл. 1 и табл. 2), мы воспользовались октаэдрической схемой расположения аминокислот по объединяющейся спирали. Из рисунка видно, что гистидин занимает «антипозицию» по отношению к смешанной группе, а триптофан—к группе канонических аминокислот.

Важность местонахождения этих двух ключевых аминокислот относительно двух основных групп выявляется при рассмотрении процесса регуляции синтеза полипептидов оптимальной длины. До сих пор эту роль приписывали трем кодомам, считающимся «бессмысленными» [7], ибо им не соответствует генетически кодируемая аминокислота.

К числу регулирующих синтез «бессмысленных» кодонов мы присоединяем и «смысловые» кодоны гистидина и триптофана.

Из табл. 1 и 3 отчетливо видно, что речь идет о более общей закономерности в систематизации аминокислот, чем это было известно до настоящего времени. Одновременно по рассматриваемому параметру вся природная совокупность генетически детерминированных аминокислот распадается на отдельные семейства: Мет и Лиз; Лей и Иле; Асп и Асп; Глу и Гли; Цис, Тре и Вал. Остальные аминокислоты индивидуальны.

На вопрос Менделеева о «причине периодической закономерности элементов», исходя из результатов проведенных расчетов и исследований, можно ответить, что эта причина, или причинность, заключается в системной принадлежности любого дифференцированного конечного набора, будь то химические элементы, аминокислоты или любые другие более сложные уровни организации. Продолжая исследования в на-

Таблица 1

Систематизация аминокислот в рамках восьмичленных циклов

1	2	3	4	5	6	7	8
9	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30	31	32
33	34	35	36	37	38	39	40
41	42	43	44	45	46	47	48
49	50	51	52	53	54	55	56
57	58	59	60	61	62	63	64
					Про		Цис Тре Вал
65	66	67	68	69	70	71	72
					Аси Аси		Лей Иле
73	74	75	76	77	78	79	80
					Глу Гли		Лиз Мет
81	82	83	84	85	86	87	88
	Гис						Фен
89	90	91	92	93	94	95	96
					Арг		Тир
97	98	99	100	101	102	103	104
105	106	107	108	109	110	111	112
			Три				

Таблица 2

Систематизация аминокислотных радикалов в рамках восьмичленных циклов

1	2	3	4	5	6	7	8
Гли							
9	10	11	12	13	14	15	16
Ала							
17	18	19	20	21	22	23	24
Сер						Про	
25	26	27	28	29	30	31	32
Цис Тре Вал						Аси Аси	
33	34	35	36	37	38	39	40
Лей Иле						Глу Гли	
41	42	43	44	45	46	47	48
Лиз Мет		Гис					
49	50	51	52	53	54	55	56
Фен						Арг	
57	58	59	60	61	62	63	64
Тир							
65	66	67	68	69	70	71	72
				Три			
73	74	75	76	77	78	79	80

правлении расширения области применения наблюдаемой закономерности, мы выяснили, что аналогичной четко выраженной закономерностью обладают и семейства моносахаридов, из которых состоят полисахариды, и жирные кислоты (насыщенные и ненасыщенные), из которых состоят липиды и т. д.

Почему же из всех биологических молекул именно аминокислоты оказались подходящими для связанного рассмотрения с вышеприведенными проблемами. Дело в том, что все пять основных компонентов клетки (ДНК, РНК, белки, липиды, полисахариды) являются образованиями много-вневьевого чередования с непрерывной оптимальной перичной структурой и для всех этих структур, несомненно, имеют силу фундаментальные законы химии и образования химических связей. Но из продуцируемых в клетке полимерных компонентов только для входящих в состав полипептидов аминокислот выявлены прямые контакты с генетическим аппаратом через кодирующие их триплеты. И полипептидные образования (белки) как бы являются экраном, прямо отражающим совокупную картину разыгрывающихся внутри клетки процессов и одновременно «аккумулирующим» в своей структуре некую память генетической детерминированности чередования, что специалисты по праву называют «молекулярной логикой живого» [7].

Следовательно, без систематизации аминокислот (и всевозможных других биомолекул), основанной на расчете их электронного состава с последующим выявленнем специфической химико-биологической информации их структуры, невозможно прийти к решению проблемы построения белка: этому должно способствовать фокусирование усилий смежных научных дисциплин, занятых исследованиями на различных уровнях биологической организации клетки (физиология, биохимия, молекулярная биология, генетика, геновая инженерия и др.).

Наши дальнейшие исследования по выявлению корреляционных отношений между кодами аминокислот подтвердили правомерность электронного подхода, позволившего обнаружить факт естественного разделения аминокислот на две группы, причем оказалось, что корреляция в основном реализована между аминокислотами именно этих двух групп.

Этот факт позволяет в будущем учитывать и использовать информацию комплементарного строения ДНК при решении задач, связанных с определением принципа построения белка.

Новизна рассматриваемого в настоящей работе подхода, наряду с систематизацией аминокислот, заключается в принципиальной необходимости распространения закономерностей химического строения и взаимосвязи элементов на более сложно организованные молекулы и далее—на макромолекулы биополимеров.

В настоящем сообщении мы ограничились лишь изложением результатов первой стадии исследований по поставленной многоэтапной проблеме.

Институт биохимии АН Армянской ССР

Получено 19.XII 1981 г.

ՍՊԻՏԱԿՈՒՑԻ ԱՌԱՋՆԱՅԻՆ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԻ ՍԿԶՐՈՒՆԲԸ ԲԱՑԱՀԱՅՏԵԼՈՒ
 ՓՈՐՁ: 1. ԱՄԻՆԱԹԹՈՒՆԵՐԻ ԴԱՄԱԿԱՐԳՈՒՄԸ՝ ՀԻՄՆՎԱԾ
 ԲԻՈՄՈԼԵԿՈՒԼՆԵՐԻ ԴԻՏԱՐԿՄԱՆ ԷԼԵԿՏՐՈՆԱՅԻՆ ՄԱԿԱՐԿԱԿԻ ՎՐԱ

Գ. Հ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ

ՈՒՍՏԱՆՆԱՍԻՐՎԵԼ ԵՆ ԼՈՒՆԱԽՐԵՎՄԱՆ ԴՐՈՒՄԻՆԵՐԻ ԴԱՍԱԿԱՐԳՄԱՆ
 ՀԱՅՄՆԻ ԿԳՆԱԿՆԵՐՆ՝ ԸՕՄ ԴՈՆԱԳԱՆ ՓԻՂԻԿԱ-ՔԻՄԻԱԿԱՆ ԱՐԱՐԱՄԵՆՏՐԵՐԻ:

Տույց է արվել այդ բոլոր մոտեցումների անբավարարությունը՝ ամինաթթու-
ների դասակարգելու մեկ միասնական համակարգով այնպես, որ հետագա-
յում հնարավոր լինի դրանց կառուցվածքային առանձնահատկությունները
պոլիպեպտիդային շղթաներում ներգրավելու ժառանգական ինֆորմացիան
բացահայտորեն կապակցել միմյանց հետ:

Առաջարկվող մոտեցումը հիմնված է ամինաթթվային մուլեկուլների
գումարային էլեկտրոնային կազմի դիտարկման վրա, որով և հնարավոր է
դառնում այդ բիոմուլեկուլների սկզբունքորեն նոր դասակարգումը:

TO THE DISCOVERY OF THE PROTEIN PRIMARY STRUCTURE PRINCIPLE

1. Classification of Amino Acids, Based on Electronic Level Investigation of Biomolecules

G. H. GEVORGIAN

Amino acids have been classified on the basis of biomolecules
summary electronic composition. It has been found out that amino acids
can be divided into two natural groups. This approach allows to classify
the amino acids according to a uniform system to show the relationship
between structural peculiarities of these biomolecules and genetic infor-
mation, including them in polypeptide chain.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Кедров Б. М. Мировая наука и Менделеев М., 1983.
2. Кедров Б. М., Трифонов Л. П. О современных проблемах периодической системы
М., 1974.
3. Менделеев Д. И. Основы химии. СПб., 1906.
4. Менделеев Д. И. Периодические законы. Доп. материалы ред. и коммент. Б. М. Кедрова. М., 1960.
5. Бутлеров А. М. Химическое строение и «Теория замещения». СПб., 1885.
6. Майстер А. Биохимия аминокислот. М., 1961.
7. Ленинджер А. Биохимия. М., 1974.
8. Levinthal C. Sci. Am., 214, 43. 1966.
9. Akintola A., Aboderin. Int. J. Biochem., 2, 537-541. 1971.

«Биолог» «Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 577.16/17+612.43/45

СОДЕРЖАНИЕ МОНОАМИНОВ И АКТИВНОСТЬ МОНОАМИНОКСИДАЗЫ В МОЗГЕ ПРИ ДЕЙСТВИИ АДЕНОЗИН-3',5'-МОНОФОСФАТА И ИМИДАЗОЛА

Г. С. ХАЧАТРЯН, Г. Г. БАКУНИЦ

Изучалось содержание моноаминов и активность моноаминоксидазы в мозге при
внутриинтестинальном введении циклического 3',5'-АМР и имидазола. Установлено по-
вышение содержания катехоламинов, снижение уровня серотонина под действием
3',5'-АМР и уменьшение количества катехоламинов, серотонина на фоне введения ими-

дазол. Выявлено также снижение активности MAO при введении 3',5'-АМР и повышение ее под влиянием имидазола. Обнаружена корреляция между изменениями в активности MAO и сдвигами в содержании моноаминов мозга при действии 3',5'-АМР и имидазола.

Ключевые слова: моноаминоксидаза, цАМР, имидазол.

Ранее нами было установлено [11], что аденозин и 3',5'-АМР способствуют повышению содержания катехоламинов и снижению уровня серотонина в мозге, а имидазол и гистидин вызывают уменьшение количества катехоламинов и серотонина. Для раскрытия механизмов действия этих веществ на количество моноаминов в мозге необходимо было изучить активность моноаминоксидазы (MAO) при тех же воздействиях.

Материал и методика. Опыты ставили на белых крысах-самцах массой 150—200 г, которым в/д вводили цАМР и имидазол в концентрациях, соответствующих их естественному содержанию в клетке. Подопытных животных в нужный момент исследования на 5-, 15-, 30-й мин после введения указанных физиологически активных веществ забивали в жидком азоте для фиксации биохимических сдвигов в мозге.

Серотонин определяли в одной пробе мозговой ткани вместе с норадреналином и дофамином спектрофлуориметрическим методом в описании Анселя и Бисона [12]. Мозговую ткань гомогенизировали в кислом бутаноле. После экстракции моноаминов их переводили в водную фазу, затем добавляли 2 М уксуснокислый натрий, после чего катехоламины адсорбировали на окиси алюминия. В дальнейшем серотонин и катехоламины определяли отдельно. Серотонин—щелочной экстракцией бутанолом в боратном буфере, рН 10, и последующим переходом его в фосфатный буфер, рН 7. Затем добавляли нингидрин, и пробы нагревали в водяном термостате при 75° 30 мин, после чего их оставляли при комнатной температуре на один час, в течение которого развивалась флуоресценция нингидринового производного серотонина. Пик возбуждения серотонина—385 мкм, пик флуоресценции—495 мкм. Катехоламины элюировали с окиси алюминия 0,25 М уксусной кислотой, рН элюата доводили до 6,5. Окисление проводили триоксинидоловым методом. В качестве окислителя применяли йод. Пики возбуждения норадреналина и дофамина соответствовали 385 и 320 мкм, а пики флуоресценции—485 и 370 мкм. Определение активности MAO проводили по методике Горкина и соотр. [1], основанной на том, что при окислительном дезаминировании β-фенилэтиламина образуется окрашенное соединение, дающее максимум поглощения в водных растворах при 420—450 мкм [20]. Оптическую плотность опытной пробы измеряли против контрольной сразу же после добавления субстрата при 450 мкм на спектрофотометре СФ-4 с термостатируемым кюветодержателем при 37°. Измерения повторяли каждые 60 сек в течение 6 мин. За единицу активности фермента принимали такое количество его, которое в стандартных условиях определения вызывает увеличение оптической плотности на 0,001 за 1 мин.

Результаты и обсуждение: Результаты исследования активности MAO в мозге при в/д введении цАМР и имидазола представлены в табл. 1.

По данным таблицы, цАМР вызывает достоверное, по сравнению с контролем, понижение активности фермента до $14,42 \pm 1,187$ единиц. Введение имидазола повышает активность MAO в мозге до $21,87 \pm 0,928$ единиц.

Сравнение этих данных с результатами определения содержания моноаминов мозга при в/д введении цАМР и имидазола (табл. 2) обнаруживает наличие корреляции между изменениями моноаминоксидазной активности и сдвигами в содержании моноаминов при действии указанных веществ.

Таблица 1
Активность MAO в мозге (в единицах активности на 1 мл гомогената) при введении цАМР и имидазола (15-я мин после введения)

Контроль	цАМР (0.15 мкМ)	Имидазол (15 мкМ)
M±m 18.81±0.359	14.4±1.197	21.87±0.928
n 9	11	11
p	<0.005	<0.025

Таблица 2
Содержание серотонина и катехоламинов в мозге (мкг/г ткани) при в/в введении 3',5'-АМР (0.15 мкМ/150 г массы)

Моноамины		Введение 3',5'-АМР, мин			
		контроль	5-я	15-я	30-я
Серотонин	M±m	0.703±0.013	0.569±0.019	0.710±0.020	0.680±0.017
	n	10	8	8	8
Норадреналин	M±m	0.410±0.011	0.490±0.025	0.520±0.021	0.460±0.017
	n	10	8	8	8
Дофамин	M±m	1.397±0.018	1.634±0.025	1.730±0.028	1.550±0.024
	n	9	8	8	8
	p		<0.001	>0.5	>0.5
	p		<0.025	<0.001	<0.025
	p		<0.001	<0.001	<0.001

Таблица 3
Содержание серотонина и катехоламинов в мозге (мкг/г ткани) при введении имидазола (15 мкМ/150 г массы)

Моноамины		Введение имидазола, мин			
		контроль	5-я	15-я	30-я
Серотонин	M±m	0.698±0.018	0.590±0.019	0.620±0.014	0.660±0.011
	n	9	6	6	6
Норадреналин	M±m	0.450±0.017	0.378±0.012	0.350±0.014	0.360±0.015
	n	7	7	7	7
Дофамин	M±m	1.380±0.015	1.290±0.018	1.240±0.02	1.310±0.014
	n	7	7	7	7
	p		<0.01	<0.01	>0.05
	p		<0.01	<0.001	<0.01
	p		<0.01	<0.001	<0.01

В настоящее время идентифицированы два типа MAO: А и Б, различающиеся не только чувствительностью к тормозящему действию ацетиленовых ингибиторов этого фермента, но и локализацией в тканях и субстратной специфичностью [6, 7, 19]. В тканях мозга синьих, тромбоцитах человека обнаружены только MAO типа Б, тогда как в мозге человека, печени крысы имеются MAO типа как А, так и Б. К числу специфических субстратов MAO типа А относят серотонин и норадреналин, для MAO типа Б специфичными субстратами являются бензил-

амин и β -фенилэтиламин. Дофамин и тирамин—общие субстраты для MAO обоих типов. В тканях печени и мозга MAO находится почти исключительно в митохондриях, которые содержат 60—80% общего компонента фермента гомогената [4, 5, 13, 14, 21]. Установлено, что MAO прочно связана с нерастворимыми структурами митохондриальных мембран [3], т. е. является структурносвязанным ферментом.

Для анализа полученных нами данных необходимо рассмотреть особенности кинетики реакций, катализируемых мембраносвязанными моноаминоксидазами. Мантл и Вилсон [18] показали, что при использовании любых субстратов, в том числе серотонина, кривые зависимости v от $[S_0]$ имеют гиперболический вид. Исследование торможения серотонином ферментативного окисления тирамина привело к выводу, что фермент связывает серотонин при участии обоих активных центров, но каталитическое превращение субстрата осуществляется лишь на одном из этих центров. Горкин и соотр. [2], анализируя результаты собственных исследований, пришли к заключению, что их данные противоречат двухкомпонентной модели MAO в связи с тем, что если допустить, что тирамин является субстратом двух типов фермента (или двух неэквивалентных активных центров в пределах одной полипептидной цепи), а серотонин окисляется лишь одним типом фермента (или одним типом активных центров), то кинетическая кривая при использовании в качестве субстрата тирамина должна быть сложнее, чем при окислении серотонина. Однако был получен противоположный результат. Обнаруженные особенности кинетики окисления серотонина и тирзмина митохондриальной MAO указывают на возможное проявление ферментом кооперативных свойств в момент связывания субстратов, что характерно для аллостерических ферментов [9, 16]. При рассмотрении возможных моделей строения и функционирования митохондриальной MAO сделано допущение [2], что в мембранных структурах клетки мономеры собраны в регулярные олигомеры, имеющие по несколько А и Б центров. Если серотонин связывается при участии обоих активных центров, но окисляется на одном из них значительно быстрее, чем на другом, то второй центр можно рассматривать как аллостерический, по отношению к которому он выступает как специфический аллостерический эффектор [2]. Было показано [18], что по отношению к процессам деаминации тирамина или дофамина, которые окисляются при участии обоих центров, серотонин является конкурентным ингибитором. Особенно сложный характер кривой зависимости v от $[S_0]$ при использовании в качестве субстрата серотонина свидетельствует о возможном непосредственном связывании его с митохондриальной мембраной вне олигомеров MAO, что может привести к конформационному переходу митохондриальной мембраны, отражающемуся на каталитических и аллостерических параметрах MAO.

Рассматривая установленное нами понижение активности MAO при введении цАМФ, можно допустить возможность связывания его с аллостерическими центрами фермента, изменяющего конформацию олигомерной MAO и функционирования каталитических центров. Можно предположить также, как и в случае с серотонином, связывание цАМФ

ние каталитических и регуляторных центров фермента, приводящее к конформационным изменениям митохондриальной мембраны. Не исключена возможность взаимодействия цАМР с рецепторами митохондриальной мембраны, изменяющего каталитические и регуляторные характеристики МАО. Она допускается для серотонина в предложенной Горкиным и сотр. [2] модели МАО. Таким образом, самой митохондриальной мембране, в которую «встроена» МАО, отводится активная регуляторная роль, это подтверждается опытами, в которых изменение физико-химического состояния митохондрий оказывало значительное воздействие на свойство мембраны митохондрий претерпевать конформационные переходы [10].

В исследованиях Горкина и Романовой [8] были получены данные об участии ионов двухвалентных металлов в каталитическом действии митохондриальной МАО печени и мозга крыс: показано, что ее активность обратимо ингибируется *in vitro* комплексообразователями (8-оксихинолином, плюмбоном, диэтилдитиокарбаматом и др.). В опытах с использованием оксихинолина при изучении распределения свободной и связанной цАМР на анионообменной смоле в присутствии ионов металлов доказана возможность образования комплексов цАМР с ионами двухвалентных металлов— Mg^{2+} , Ca^{2+} , Mn^{2+} , Ni^{2+} , CO^{2+} [17]. Имидазольные группы характеризуются высоким сродством к ионам металлов, что обуславливает их участие в образовании координационных комплексов с металлами, входящими в состав активного центра ферментов [15]. Из вышесказанного следует, что цАМР и имидазол, введенные *в/в*, по-видимому, могут образовывать комплексы с ионами металлов, входящими в состав активного центра МАО. Это в свою очередь может привести к изменениям активности МАО.

Ереванский государственный медицинский институт,
лаборатория биосинтетических реакций мозга, ЦНИИ

Поступило 25.X 1983 г.

ՄՈՆԻՏՈՐԻՆԵՐԻ ՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՎ ՄՈՆՈԱՄՆՈՔՍԻԳՆԱԶԱՅԻ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅՈՒՆԸ ՈՒՎԵՂՈՒՄ ԱԿԵՆՈԶԻՆ—3', 5'—ՄՈՆՈՖՈՅՄԱՏԻ ԵՎ ԻՆԴՊԱՋՈՒԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՏԱԿ

Գ. Ս. ԿԱԶԱՏՐՅԱՆ, Դ. Գ. ԲԱՌՈՒՅ

ՈՒՆՈՒՄՆԱԿԻՐՎԱԾ է մոնոամինների քանակը և մոնոամինօքսիդազա (ՄԱՕ) ակտիվությունը ուղեղում՝ ցիկլիկ 3', 5'—ԱՄՖ-ի և իմիդազոլի ներցիտերնալ ներարկման ժամանակ: Բացահայտված է կատեխոլամինների քանակի բարձրացում և սերոտոնինի իջեցում 3', 5'—ԱՄՖ-ի ազդեցությանից, ինչպես նաև կատեխոլամինների, սերոտոնինի քանակների նվազում իմիդազոլի ազդեցության տակ: Բացահայտված է ՄԱՕ-ի ակտիվության իջեցում 3', 5'—ԱՄՖ-ի ներարկման ժամանակ և ՄԱՕ-ի ակտիվության բարձրացում իմիդազոլի ներարկմամբ: Ի հայտ է բերված ՄԱՕ-ի ակտիվության և մոնոամինների քանակական անզաչարմերի միջև փոխադարձ կապ՝ 3', 5' ԱՄՖ-ի և իմիդազոլի ներարկումից:

CONTENTS OF MONOAMINES AND ACTIVITY OF MONOAMINOXIDASE IN THE BRAIN UNDER THE EFFECT OF ADENOSINE-3', 5'-MONOPHOSPHATE AND IMIDAZOLE

G. S. KHACHATRIAN, G. G. BAKUNTS

Contents of monoamines and activity of monoaminoxidase (MAO) in the brain during the Intracisternal injection of cyclic 3', 5'-AMP and imidazole was studied. An increase of the catecholamine content, decrease of serotonin content under the effect of 3', 5'-AMP and decrease of the content of catecholamines, serotonin under the effect of imidazole was established. A decrease of MAO activity during the injection of 3', 5'-AMP and increase of its activity during the injection of imidazole was revealed.

A correlation between the changes of MAO activity and amounts of brain monoamines during the injection of 3', 5'-AMP and imidazole was established.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Брусова Л. В., Виноградова Л. А., Горкин В. Э. Укр. биохим. журн., 37, 1, 483, 1965.
2. Васильевых Я. Г., Горкин В. Э., Каган Э. С. Биохимия, 44, 9, 1542, 1979.
3. Версанина И. В., Горкин В. Э., Митюшин В. М., Эльшикер Н. Е. Биофизика, 9, 503, 1964.
4. Галбов Р. Н. Усп. совр. биол., 70, 26, 1970.
5. Горкин В. Э. В кн.: Химические факторы регуляции активности биосинтеза ферментов. 169, М., 1969.
6. Горкин В. Э. Мол. биол., 10, 4, 717, 1976.
7. Горкин В. Э. В сб.: Катеколаминергические нейроны. 202, М., 1979.
8. Горкин В. Э., Романов Л. А. Биохимия, 24, 826, 1959.
9. Каган Э. С. В сб.: Аллостерические ферменты. 8, 164, М., 1975.
10. Каков С. Б., Аксентьев С. П., Черницкий Е. А. В кн.: Кооперативные переходы белков и клетки. М., 1970.
11. Хачатрян Г. С., Бахуни Г. Г. Биол. ж. Армении, 33, 9, 948, 1980.
12. Ansell G. V., Beeson A. F. Analytical Biochem., 23, 2, 196, 1968.
13. Arnat G. R., Roberts E. D. J. Neurochem., 503, 1962.
14. Baudhuin R., Beaufay H., Pahmanl J., Selinger O. Z., Wattiaux R., Jacques P. de Duve C. J. Biochem., 92, 179, 1954.
15. Kayulla A., Berthon G. Bioelectrochem. and Bioenerg., 6, 3, 337, 1979.
16. Kurganov B. I., Kagan Z. S., Dnrozhko A. I., Yakovlev V. A. J. Theoret. Biol., 47, 1, 1, 1974.
17. Lonsborough J., Luskart T.—M. J. Cycl. Nucleotide Res., 5, 2, 145, 1979.
18. Mantle T. J., Wilson K., Long R. F. Biochem. Pharmacol., 24, 22, 2039, 1975.
19. Yang H.—Y. T. Neff N. J. Pharmacol. and Exp. Ther., 189, 3, 733, 1974.
20. Zeller E. A., Buerki H. R., Ishimaru I. Fed. Proc., 21, 246, 1962.
21. Zubrzycki Z., Standtinges H. Z. Physiol. Chem., 348, 639, 1967.

УДК 577.17+577.164.13

НОВЫЕ ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЕ АНАЛОГИ КАЛЛИДИНА И НЕЙРОТЕНЗИНА

Т. Н. АКОПЯН, А. М. АРЗУМАНЯН, А. Г. АГАДЖАНЯН,
А. А. АРУТЮНЯН, А. Х. ХАНАЗАДЯН

Два флуоресцентных производных каллидина и одно производное нейротензина получены с помощью химической модификации нативных пептидов пирридоксаль-5-фосфатом (ПДФ). Анализ аминокислотного состава полученных аналогов показал, в одном из производных каллидина ϵ -аминогруппа лизинового остатка замещена ПДФ (ϵ -(P-pxy)-каллидин), тогда как в другом — замещение происходит как по ϵ -, так и по α -концевым аминогруппам пептида (α, ϵ -di-(P-pxy)-каллидин); аналог нейротензина модифицируется по ϵ -аминогруппе лизинового остатка (ϵ -(P-pxy)-нейротензин). Все полученные аналоги обладают сократительной активностью, сопоставимой с активностью нативных пептидов. Под действием плазмы человека они расщепляются быстрее, чем нативные пептиды.

Ключевые слова. нейротензин, каллидин, ПДФ, флуоресцентные аналоги.

Флуоресцентные производные пептидных гормонов могут быть использованы для изучения лиганд-рецепторных взаимодействий, транспорта гормонов, локализации рецепторов и т. д. Их применение может быть эффективным при условии наличия у них биологической активности, сопоставимой с активностью нативного пептида, высокой флуоресценцией в водных растворах и относительной резистентностью к метаболизму. ПДФ — коферментная форма витамина B_6 — часто используется для химической модификации белков [1]. Известно, что ПДФ образует с ϵ -аминогруппой лизинового остатка и N-концевой аминогруппой белков шиффовы основания, которые могут быть восстановлены до стабильного вторичного амина с помощью NaBH_4 [1]. Такие ПДФ-производные обычно обладают УФ поглощением в области 300–335 нм и флуоресценцией 400–420 нм.

В настоящей работе сообщается о получении и изучении некоторых свойств ПДФ-производных каллидина и нейротензина (рис. 1).

Материал и методика. В работе использовали каллидин и нейротензин (Peninsula Laboratories, США). Плазму человека получили из гепаринизированной крови восьми здоровых доноров и хранили при -10° . ϵ -(P-pxy)-каллидин, α, ϵ -di-(P-pxy)-каллидин и ϵ -(P-pxy)-нейротензин получали при смешивании каллидина ($4,2 \times 10^{-3}$ М) и нейротензина (3×10^{-3} М) с 3-кратным избытком ПДФ в обратном буфере, pH 2,7. Через 10 мин к реакционной смеси постепенно добавляли NaBH_4 до утраты желтого цвета. Разделение модифицированных пептидов проводили с помощью электрофореза на бумаге Ватман 3ММ (60 в/см, пропионатный буфер, pH 5,5, 40 мин). Контролем служили пробы, содержащие каллидин, нейротензин и ПДФ, обработанные NaBH_4 . Положение пептидных аналогов на бумаге определяли по их ярко-голубой флуоресценции в ультрафиолетовом свете. Контрольные полоски бумаги окрашивали нингидриновым реагентом. Пятна, соответствующие модифицированным пептидам, элюировали 0,1 М уксусной кислотой. После сушки полученные пептиды растворяли

фосфатном буфере, pH 7,6, и хранили при -10° . Гомогенность пептидов проверяли с помощью электрофореза на бумаге и формат-ацетатном буфере, pH 1,9. Определение N-концевой аминокислоты и аминокислотного состава пептидов проводили по описанному ранее методу [2]. P-xy-лизин был приготовлен как в [3]. Спектры поглощения модифицированных пептидов снимали в 0,05 М фосфатном буфере, pH 7,6, на спектрофотометре «Спекорд UV» (ГДР). Сократительную активность пептидов измеряли на изолированной кишке морской свинки [1]. Для сравнения биологической активности паттерного пептида и аналогов были сняты кривые зависимости доза-эффект. Для определения деградации каллидина, нейротензина и их аналогов пептиды (2×10^{-5} М) инкубировали с плазмой крови человека (40 мкл) при 37° в разное время в 65 мкл 0,05 М фосфатного буфера, pH 7,6. Содержание пептидов определяли до остаточной сократительной активности на изолированной кишке морской свинки.

Результаты и обсуждение. Как каллидин, так и нейротензин, при pH 9,7 образуют с ПДФ шиффовы основания, регистрируемые по длинноволновому сдвигу максимума поглощения хромофора (415 нм). По-

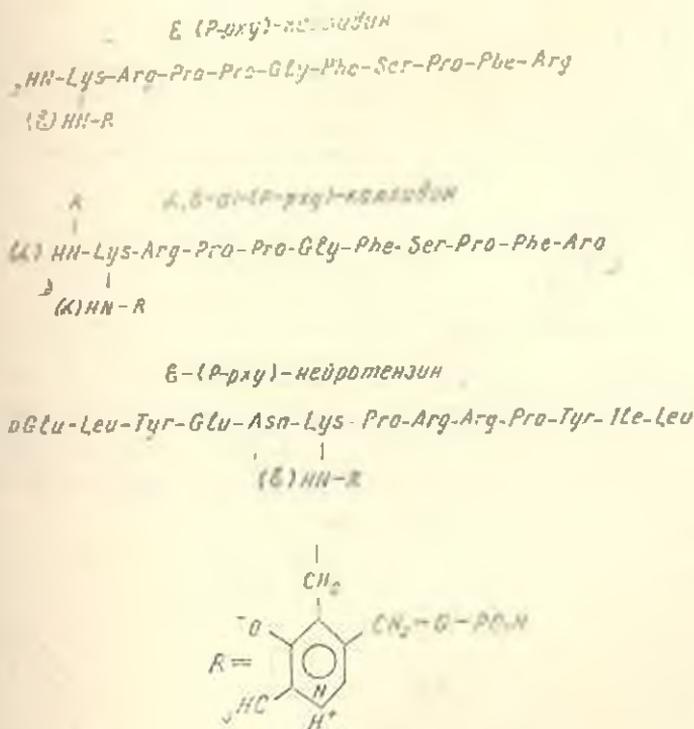


Рис. 1. Структура ε-(P-xy)-каллидина, α,ε-di-(P-xy)-каллидина и ε-(P-xy)-нейротензина.

сле обработки реакционной смесью NaBH_4 электрофорез продуктов реакции выявляет наличие двух новых флуоресцентных пятен для каллидина и одного для нейротензина. При окрашивании нингидрином оказалось, что один из аналогов каллидина является нингидрин-положительным, тогда как второй, как и аналог нейротензина, — нингидрин-отрицательным. Определение аминокислотного состава показало наличие всех составляющих аминокислот в молярном соотношении у всех пептидных производных за исключением лизинового остатка, который

не детектируется ни в нингидрин-положительном пятне, ни в нингидрин-отрицательных пятнах.

Наличие Р-рху-лизина в гидролизатах аналогов нейротензина и каллидина (нингидрин-положительном аналоге) было установлено с помощью синтетического Р-рху-лизина. Из полученных экспериментальных данных следует, что нингидрин-положительный аналог каллидина соответствует пептиду, модифицированному ПДФ по ϵ -группе лизинового остатка, тогда как нингидрин-отрицательный аналог — по ϵ - и α -концевой аминокетильным группам пептида; в аналоге нейротензина ПДФ связан с ϵ -аминогруппой (рис. 1). Максимум поглощения для полученных аналогов наблюдается при 330 нм, что характерно для восстановленных оснований Шиффа (рис. 2). Молярный коэффициент экстинкции полу-

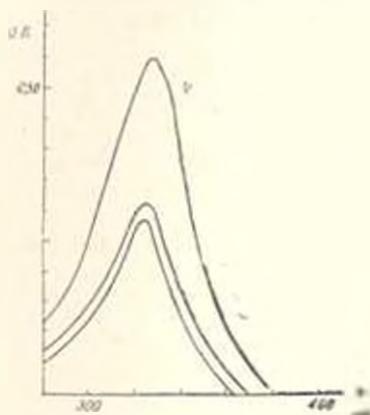


Рис. 2. Спектры поглощения α, ϵ -di-(P-рху)-каллидина (1), ϵ -(P-рху)-каллидина (3) и ϵ -(P-рху)-нейротензина (2) в 0,05 М фосфатном буфере pH 7,6. Концентрация пептидов — 3×10^{-4} М.

ченных аналогов составляет: $\epsilon_{330} = 18\ 800 \text{ см}^{-1}$ для α, ϵ -di-(P-рху)-каллидина, $9\ 200 \text{ см}^{-1}$ для ϵ -(P-рху)-каллидина и $10\ 500 \text{ см}^{-1}$ для ϵ -(P-рху)-нейротензина. Приведенные для аналогов каллидина коэффициенты экстинкции подтверждают наличие двух эквивалентов ПДФ-остатка в α, ϵ -di-(P-рху)-каллидине.

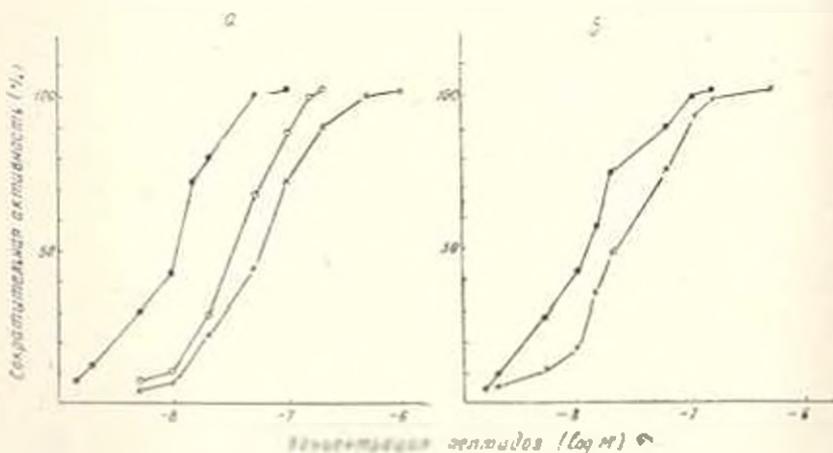


Рис. 3. Кривые зависимости сократительной активности от концентрации пептидов для а) каллидина (●), ϵ -(P-рху)-каллидина (○), α, ϵ -di-(P-рху)-каллидина (X) и б) нейротензина (●), ϵ -(P-рху)-нейротензина (X)

Интенсивность флуоресценции ПДФ-аналогов позволяет обнаружить 0,5 пикомоль α, ϵ -di-(P-рху)-каллидина, 1 пикомоль ϵ -(P-рху)-калли-

лидина и ϵ -(P-рху)-нейротензина ($v=1$ мл, 0,05 М фосфатный буфер, рН 7,6).

На изолированной кишке морской свинки была измерена сократительная активность полученных аналогов. Все модифицированные пептиды обладают биологической активностью, соизмеримой с активностью нативных пептидов. ЭД₅₀ для каллидина— $1,2 \times 10^{-8}$ М, ϵ -(P-рху)-каллидина— $3,4 \times 10^{-8}$ М, α , ϵ - β -каллидина— 6×10^{-8} М, для нейротензина— $1,3 \times 10^{-8}$ М, ϵ -(P-рху)-нейротензина— $2,4 \times 10^{-8}$ М (рис. 3).

Полученные ПДФ-производные каллидина и нейротензина метаболически более стабильны, чем нативные пептиды. Как видно из рис. 4, при инкубации пептидов и их аналогов с плазмой крови человека натив-

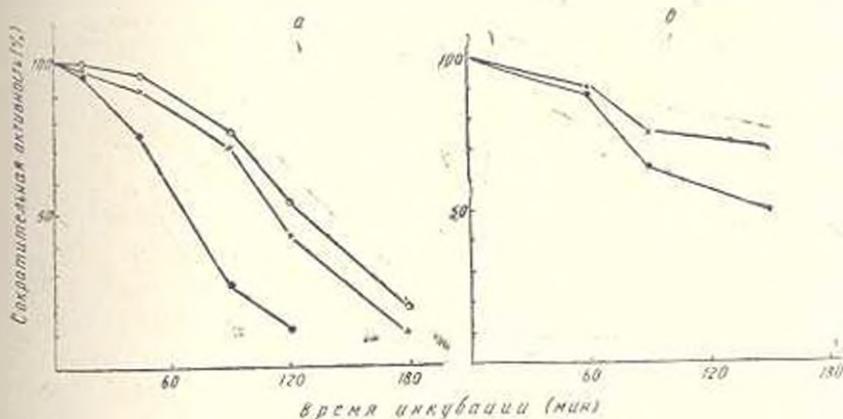


Рис. 4. Расщепление пептидов и их аналогов под действием плазмы человека а) каллидин (●), ϵ -(P-рху)-каллидин (○), α , ϵ - β -каллидин (×) и б) нейротензин (●), ϵ -(P-рху)-нейротензин (×). Исходная биологическая активность пептидов (0 время) принята за 100%.

ные пептиды расщепляются быстрее, чем их флуоресцентные производные, что, очевидно, связано с резистентностью аналогов к действию трипсиноподобных ферментов.

Таким образом, изучение свойств аналогов каллидина и нейротензина показывает, что полученные производные удовлетворяют требованиям, предъявляемым к флуоресцентным аналогам гормонов, используемых для исследований лиганд-рецепторных взаимодействий.

Институт экспериментальной биологии
АН Армянской ССР

Поступило 19.XII 1984 г.

ԱՐՄԵՆԻ ԵՎ ՆՅՅՐՈՏԵՆԻՆԻ ԵՈՐ ՀԻՍՏՐՈՆՏԵՆՏԱՅԻՆ ԱՐԱՆՑԱՆԵՐԸ

Բ. Ն. ՀԱՅՈՒՅԱՆ, Ս. Ս. ԱՐՁՈՒՇԱՆՅԱՆ, Շ. Գ. ԱՎԱԽՈՂԱՆ, Ս. Շ. ՉՈՐՈՓՅԱՐՅԱՆ,
Ա. Խ. ԽԱՆՍՊԻՅԱՆ

Նախիվ պեպտիդների շինիական մոդիֆիկացիան պիրիդոլիսուլ-5-ֆոսֆատի (ՊԼՖ) օգնությունը թույլ է ապելլ ստանալ ֆլուորեսցենտային ածանցյալ-

ներ կալլիդինի և մեկ ածանցյալ՝ նեյրոտենսինի համար: Ստացված ածանցյալների ամինաթթվային կազմի ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ կալլիդինի մեկ ածանցյալի մեջ ՊԼՖ-ն կապված է ϵ -ամինախմբին, իսկ մյուսի մեջ ինչպես ϵ - անպես էլ N-ծայրային ամինախմբին: Նեյրոտենսինի ածանցյալի մեջ ՊԼՖ-ն միացած է ϵ -ամինախմբին: Բոլոր ստացված ածանցյալները հարթ միանների նկատմամբ կծկողական ակտիվություն են ցուցաբերում, որը հատուկ է նախիվ պեպտիդներին: Ածանցյալների կազմի մեջ մտնող ՊԼՖ-ի ֆլուորեսցենցիան թույլ է տալիս որոշել 0,5—1 պիկոմոլյոլ պեպտիդի բանակությունը: Եղված կալլիդինի և նեյրոտենսինի ածանցյալները մարդու, արյան շիճուկի ազդեցության տակ քայքայվում են համեմատաբար ավելի դանդաղ, քան նախիվ պեպտիդները:

NEW FLUORESCENT DERIVATIVES OF KALLIDIN AND NEUROTENSIN

T. N. AKOPYAN, A. M. ARZUMANYAN, H. G. AGHAJANYAN,
A. A. ARUTUNYAN, A. Kh. KHANAZADYAN

Two fluorescent derivatives of kallidin and one—of neurotensin have been prepared by chemical modification of native peptides by pyridoxal-5'-phosphate (PLP). The determination of amino acid composition shows that in one of the derivatives of kallidin ϵ -amino group and in the other ϵ —as well as N—terminal amino groups have been substituted by PLP. In the derivative of neurotensin ϵ -amino group has been substituted by PLP. All the obtained derivatives possess spasmogenic activity like native peptides. The fluorescence of PLP residues of derivatives permits to detect 0.5—1 pmol/ml of peptides. The mentioned analogues are degraded by human plasma slower than the native peptides.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Арцунян А. А., Северин Е. С., Варшанский Я. М. Биохимия, 10, 1, 378, 1975.
2. Lillie B., Riordan J. Annual Rev. Biochem., 35, 733, 1969.
3. Severin E., Galeev A., Khurs F., Khomutov R. Biochem. Biophys. Res. Commun. 35, 318, 1969.
4. Webster M., Prady L. Methods in Enzymology, 19, 681, 1970.

«Биолог. ж. Армени», т. XXV, III, № 2, 1965

УДК 547.963.3

АКТИВАЦИЯ ГЛЮКОКОРТИКОНОДОМ $\text{Ca}^{++}/\text{Mg}^{++}$ -зависимой ЭНДОУКЛЕАЗЫ В КЛЕТКАХ ЛИМФОИДНОЙ ТКАНИ

Р. А. ЗАХАРЯН

Установлено, что в клетках лимфоидной ткани—селезенке, тимусах крысы, лейкоцитах периферической крови человека—активируемый глюкокортиконом фермент, ответственный за межукусомальную деструкцию хроматина, относится к классу

Ca^{++} - Mg^{++} -зависимых эндонуклеаз и что уровень поли-АДФ-рибозилирования в клетках и поли-АДФ-рибозилирующая активность хроматина в условиях активации глюкокортикоидами энзиматической межнуклеосомальной фрагментации хроматина в значительной степени снижены.

Ключевые слова: глюкокортикоиды, Ca^{++} - Mg^{++} -зависимая эндонуклеаза, лимфоидная ткань, межнуклеосомальная фрагментация.

Феномен одновременной дезинтеграции и стимуляции новообразования зрелых форм лейкоцитов, в том числе вызванных адренокортикоидной стимуляцией и выбросом в кровь глюкокортикоидных гормонов, широко представлен в лимфоидной ткани. Адренокортикоидная стимуляция или введение глюкокортикоидов, в зависимости от степени стимуляции и дозы введенного гормона, вызывают разрушение гормонально-чувствительных лейкоцитов вплоть до инволюции лимфоидной ткани, сопровождающееся уменьшением митозов, карioreкнезом, энзиматической деградацией хроматина и высвобождением из ядра фрагментированного материала ДНК, захватываемого клетками ретикуло-эндотелиальной системы (РЭС) костного мозга, селезенки, печени и др. [3, 6]. В результате серии экспериментальных работ установлено явление постоянной реутилизации фрагментированного генетического материала ДНК-РНК протенидных комплексов, в дифференцировке и образовании зрелых форм клеток РЭС [13—15, 17, 18]. Однако конкретные молекулярные механизмы, лежащие в основе этого процесса, изучены недостаточно.

Ранее нами [1], а затем и другими авторами [19, 20] было показано, что детальное действие глюкокортикоидов на чувствительные клетки лимфоидной ткани *in vitro* и *in vivo* опосредовано активацией эндонуклеазной активности, осуществляющей межнуклеосомальную фрагментацию ДНК.

В данной работе исследован характер активируемой глюкокортикоидами энзиматической активности, ответственной за межнуклеосомальную деструкцию хроматина и возможные цусковые механизмы ее активации.

Материал и методика. Опыты проводились на белых беспородных крысах линии Вистар массой 180—200 г. Животным вводили дексаметазон (Серва) в дозе 50 мкг на 100 г массы, через 8 ч после инъекции гормона их забивали, выделяли тимус и селезенку. Ядра из клеток выделяли по методу Ходарева и др. [7] в среде, содержащей 0,25 М сахарозы, 0,25 М, 5 мМ, 50 мМ трис-НСl (рН 7,2). Лейкоциты периферической крови человека выделяли ее центрифугированием в градиенте «Phicol-Нурас» [9], инкубировали в среде MEM (10%-ная бычья сыворотка), содержащей 10⁻⁶ М дексаметазон-ацетата (Серва). Ядра из тимоцитов, селезенки, лейкоцитов выделяли в инкубационную смесь из расчета 100—150 мкг ДНК на пробу. Были использованы следующие инкубационные смеси для определения активности эндонуклеаз: в эксперименте I—буфер А, содержащий 50 мМ трис-НСl, рН 7,2; 0,25 М сахарозы, 0,025 М КСl; II—буфер А—10 мМ MgCl_2 , 2 мМ CaCl_2 ; III—буфер А—10 мМ MgCl_2 , IV—буфер А—2 мМ CaCl_2 . Пробы инкубировали при 37°. В I, III и IV случаях ядра перед аутолизом предварительно инкубировали при 4° 10 мин с 0,2 мМ ЭГТА, 0,2 мМ ЭДТА или 2 мМ ЭГТА, или 2 мМ ЭДТА соответственно.

После окончания инкубации пробы охлаждали до 0°, ядра осаждали при 800Хg 5 мин; супернатант сливали (супернатант практически не содержал сколько-нибудь значительного количества ДНК, 2—5% от исходного количества ДНК в пробе). Из

ядерного осадка в присутствии 0,7 мМ ЭДТА, рН 7,2, экстрагировали продукты аутолиза хроматина, которые отделяли при $20.000 \times g$ 15 мин; и супернатанте и в осадке количество ДНК определяли спектрофотометрически при μ -260 мк [19]. К инкубированным ядерным пробам добавляли 10% раствора додецилсульфата натрия до конечной концентрации 1%, 10 мМ Na_2 ЭДТА, рН 7,0, и равный объем 2 М NaCl; полученный лизат дважды депротеинизировали равным объемом смеси хлороформ-изоамиловый спирт, 24:1; депротеинизированную ДНК осаждали этанолом при -20° и анализировали (10–20 мкг ДНК) электрофоретически в 2%-ном ПААГ—0,7%-ной агарозе.

При определении синтеза поли-(АДФ-рибозы) в лимфоцитах 10^6 клеток суспендировали при 0° в 10 мМ трис-НСl, рН 7,8; 0,25 М сахарозе, 1 мМ ЭДТА; 1 мМ MgCl_2 , 30 мМ 2-меркаптоэтанол; оставляли в ледяной бане в течение 15 мин; далее лимфоциты переносили в 0,3 мл 100 мМ трис-НСl (рН 7,8), 40 мМ MgCl_2 , 1 мМ $[^3\text{H}]$ НАД (3,3 Сл/мол New England Nucleat) инкубировали при 30° . Реакцию останавливали при 0° добавляем ТХУ до конечной концентрации 10%, осадок промывали на фильтре «Миллипор» (0,45 мк); радиоактивность измеряли в счетчике SL-30. Активность поли-(АДФ-рибоза) полимеразы хроматина определяли в инкубационной среде, содержащей 50 мМ трис-НСl (рН 7,8), 40 мМ MgCl_2 ; 10 мк $[^3\text{H}]$ НАД; 1 мМ дитиотрейтола, ядерную суспензию, соответствующую 0,3 мг ДНК; 10 мМ ПАМФ (рН 7,8); инкубационную смесь инкубировали в течение 15 мин при 25° . Реакцию останавливали 10%-ной ТХУ, осадок обрабатывали для радиосчета, как описано выше.

Результаты и обсуждение. Данные, полученные нами [1], а затем и другими исследователями [19, 20], позволили сделать вывод о наличии в клетках лимфоидной ткани активируемой *in vitro* и *in vivo* глюкокортикоидами эндонуклеазной активности, ответственной за межнуклеосомальную и, по всей вероятности, программированную деструкцию генома-ДНК хроматина. Остаются невыясненными характер обнаруженной эндонуклеазной активности и возможные пусковые механизмы ее активации и специфической фрагментации хроматина.

На рис. 1 представлена кинетика аутолитического расщепления хроматина ядер тимоцитов в зависимости от полного состава инкубационной среды.

В экспериментах 1, 2 и 3 ядра, выделенные из клеток, перед аутолизом выдерживали при 4° в течение 10 мин с 0,2 мМ ЭГТА и 2 мМ ЭДТА; 0,2 мМ ЭГТА или 2 мМ ЭДТА соответственно.

Полученные данные показывают, что при рН 7,2 аутолитическое переваривание ДНК изолированных ядер интенсивно протекает в присутствии катионов Ca^{++} и Mg^{++} ; замена одного другим или отсутствие одного из них угнетает процесс фрагментации ДНК хроматина ядер тимоцитов.

Полученные результаты совпадают с данными ряда работ о характере внутриядерных нуклеаз в клетках лимфоидной ткани [3, 4, 8]. Сравнение кинетики нуклеолитической фрагментации ДНК в ядрах тимоцитов контрольных животных и животных, получивших дексаметазон, свидетельствует о том, что последний значительно активировал Ca^{++} - Mg^{++} -зависимую эндонуклеазу при концентрациях 2 и 10 мМ соответственно, т. е. при концентрации, обеспечивающей синергизм и действие между катионами Ca^{++} и Mg^{++} [7]. В первые 5 мин инкубации эта активность возрастает более чем в 4 раза, и *in vitro* возможный «полный» аутолиз хроматина (40–50%) завершается через 10 мин инкубирования. Дексаметазон практически не активировал другие типы эндо-

нуклеазных активностей. Аналогичная закономерность выявлена в экспериментах с клетками селезенки. Как видно из рис. 2, через 6 ч после воздействия 10^{-5} М дексаметазона на лейкоциты в изолированных яд-

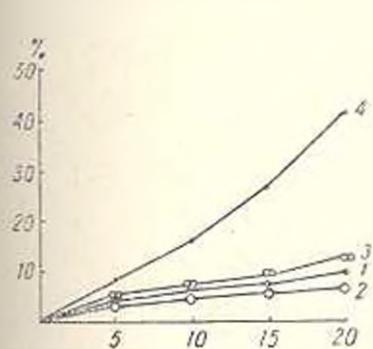


Рис. 1а.

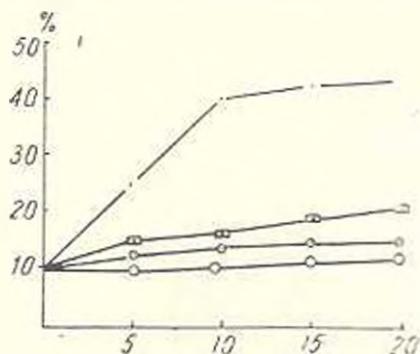


Рис. 1б.

Рис. 1. Нуклеолитическое расщепление ДНК хроматина эндогенными нуклеазами в изолированных ядрах тимоцитов. а) 1—Инкубация ядер в среде А; 2—в среде А, содержащей 10 мМ $MgCl_2$; 3—в среде А, содержащей 2 мМ $CaCl_2$; 4— в среде А, содержащей 10 мМ $MgCl_2$ и 2 мМ $CaCl_2$; б) то же через 6 ч после воздействия 50 мкг дексаметазона (100 г массы крысы). 1—Инкубация ядер в среде А; 2—в среде А, содержащей 10 мМ $MgCl_2$; 3— в среде А, содержащей 2 мМ $CaCl_2$; 4— в среде А, содержащей 10 мМ $MgCl_2$ и 2 мМ $CaCl_2$. По оси абсцисс—время инкубации, мин, по оси ординат—количество ДНК в экстрагируемых фрагментах, процент от всей ДНК в пробе.

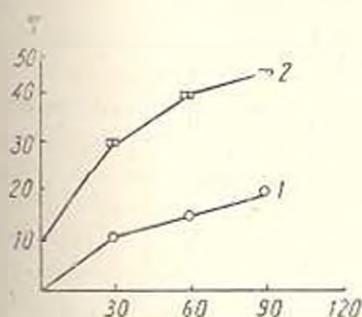


Рис. 2а.

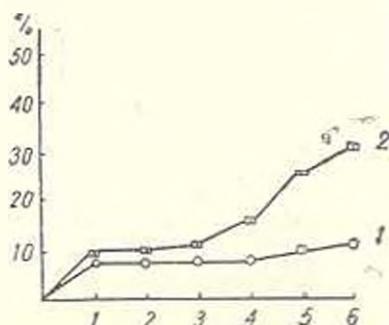


Рис. 2б.

Рис. 2. Нуклеолитическое расщепление ДНК хроматина в ядрах лейкоцитов периферической крови человека. а) 1. Ядра лейкоцитов, преинкубированных в течение 6 ч в отсутствие дексаметазона, инкубированы в среде А с 0,2 мМ $CaCl_2$ и 10 мМ $MgCl_2$; 2. ядра лейкоцитов, преинкубированных в течение 6 ч в присутствии 10^{-5} М дексаметазона, инкубированы в среде А с 0,2 мМ $CaCl_2$ и 10 мМ $MgCl_2$. б) 1. лейкоциты, преинкубированные в течение 1—6 ч в отсутствие дексаметазона; через разные интервалы времени преинкубации ядра выделялись из лейкоцитов и инкубировались в среде А с 10 мМ $MgCl_2$ и 2 мМ $CaCl_2$ в течение 30 мин; 2. лейкоциты, преинкубированные в течение 1—6 ч в присутствии 10^{-5} М дексаметазона, далее, как в предыдущем случае. По оси абсцисс обозначения те же, что и на рис. 1

рах значительно возрастает активность Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндо-нуклеазы; повышение активности фермента заметно уже через 4 ч инкубирования лейкоцитов в среде с дексаметазоном.

На рис. 3 показано электрофоретическое распределение фрагментов ДНК хроматина ядер тимочитов, селезенки, лейкоцитов, расщепленного в регулярные повторяющиеся участках в области спейсеров Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндонуклеазой, активированной введением дексаметазона. Фрагменты ДНК распределены в виде дискретных полос соответственно нуклеосоме и ее олигомерам.

Картина распределения фрагментов аналогична таковой при воздействии микрококковой нуклеазы и указывает практически на отсутствие или, во всяком случае, незначительную активацию индуцируемой дексаметазоном соответствующей протеазной активности, что было показано и ранее [1, 10, 19].

Ca^{++} , Mg^{++} -зависимая эндонуклеаза относится к классу ферментов, прочно связанных с хроматином, и избирательность ее действия в отношении межнуклеосомального расщепления ДНК в хроматине определяется, по всей вероятности, локализацией в ограниченных районах хроматина — возможно, в межнуклеосомальных участках.

Вместе с тем в литературе есть ряд сообщений относительно возможных механизмов регуляции активности нуклеаз, в том числе Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндонуклеазы, в частности, описано ингибирование активности нуклеаз в результате их поли-АДФ-рибозилирования поли-(АДФ-рибозы) полимеразой [16, 21—23], ферментом, прочно связанным с межнуклеосомальными линкерными участками хроматина [11, 12]. С позиции вышеназванного исследования активность поли-АДФ-рибозилирования в лейкоцитах периферической крови человека в условиях активации дексаметазоном межнуклеосомальной фрагментации хроматина Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндонуклеазой.

Данные, представленные на рис. 4, показывают, что подавление процесса поли-АДФ-рибозилирования в клетке ассоциировано с активацией межнуклеосомальной деградации хроматина и по времени совпадает с индукцией глюкокортикоидом активности Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндонуклеазы. Наблюдаемое ингибирование поли-АДФ-рибозилирования следует отнести в основном за счет подавления поли-АДФ-полимеразной реакции в хроматине, и оно может быть вызвано уменьшением в хроматине протенинов, акцепторов поли-АДФ-рибозы; понижением поли-(АДФ-рибоза) синтетазной активности; повышением активности поли-АДФ-рибоза гликогидролазы. Для выяснения ясности в полученный результат была изучена поли-(АДФ-рибоза) синтетазная активность хроматина тимочитов, лейкоцитов периферической крови человека в норме и после воздействия дексаметазона в условиях подавления поли-(АДФ-рибоза) гликогидролазной активности хроматина. Данные, представленные на рис. 5, свидетельствуют о том, что под влиянием глюкокортикоида поли-(АДФ-рибоза) синтетазная активность хроматина клеток лимфатической ткани понижается. Это понижение возможно как за счет уменьшения самой синтетазы, локализованной межнуклеосомно, так и протенинов — основных акцепторов поли-(АДФ-рибозы): гистонов H1, H2В и ряда негистоновых, преимущественно кислых белков, локализованных в том же участке хроматина [12]. Как бы то ни было, понижение уровня поли-АДФ-рибозилирования хроматина в условиях

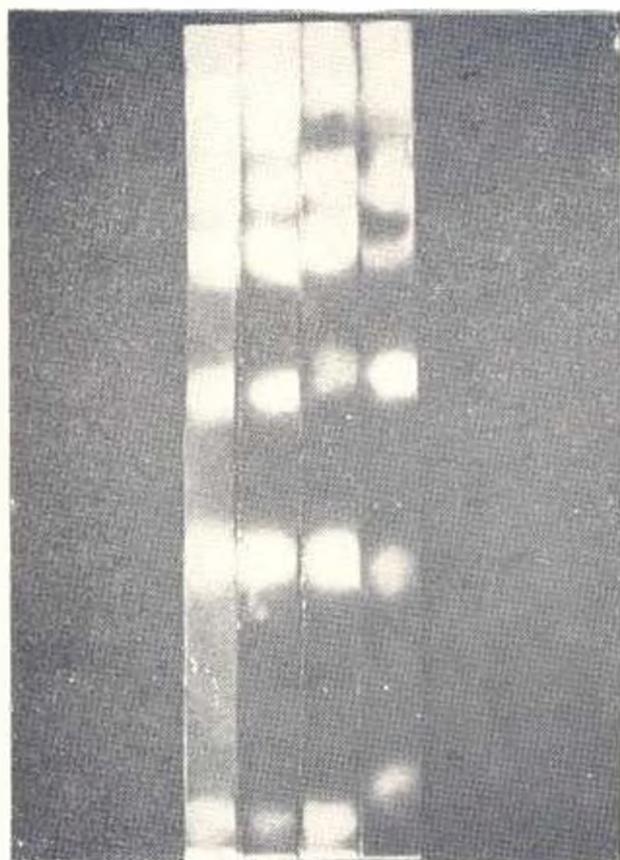


Рис. 3. Электрофоретическое распределение фрагментов ДНК хроматина (1—ядер тимоцитов, 2—селезенки, 3—лейкоцитов), расщепленной Са/Mg-зависимой нуклеазой, активированной дексаметазоном (см. методы).

активации дексаметазоном межнуклеосомной деструкции его свидетельствует о значении данной модификации для нативной структуры хроматина; нарушение степени поли-АДФ-рибозилирования хроматина яв-

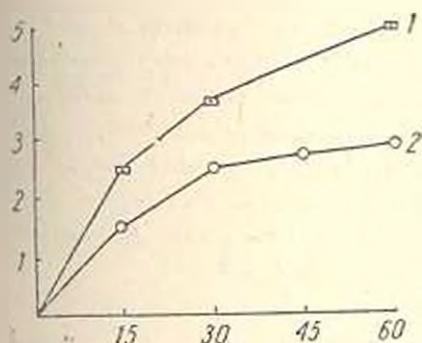


Рис. 4а

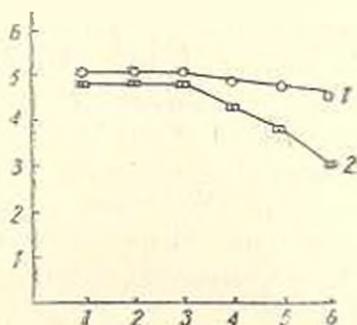


Рис. 4б.

Рис. 4. Синтез поли-(АДФ-рибозы) в лейкоцитах периферической крови человека (см методы) а) 1. Лейкоциты, предварительно инкубированные в течение 6 ч в отсутствие дексаметазона; 2. лейкоциты, предварительно инкубированные в течение 6 ч в присутствии 10^{-4} М дексаметазона. По оси абсцисс — радиоактивность в имп/мин 10^{-3} ; ординат — время инкубации клеток с $[^3\text{H}]$ НАД. б) 1. Лейкоциты, предварительно инкубированные в течение 1–6 ч в отсутствие дексаметазона, через обозначенные интервалы времени ядра выделялись из лейкоцитов и инкубировались в буфер А с 10 мМ MgCl_2 и 2 мМ CaCl_2 ; 2. лейкоциты, предварительно инкубированные в течение 1–6 ч с 10^{-4} М дексаметазоном, далее, как в предыдущем случае.

ляется фактором, повышающим доступность «линкеров» Ca^{++} , Mg^{++} зависимой эндонуклеазе, которая, что не исключается, в свою очередь может быть активируема на фоне пониженного уровня поли-АДФ-рибозилирования [16, 21–23].

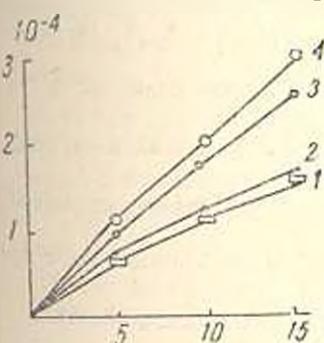


Рис. 5. Поли-(АДФ-рибоза) полимеразная активность изолированных ядер тимоцитов и лейкоцитов периферической крови человека в норме и после воздействия дексаметазона (см. методы). 1—ядра тимоцитов после воздействия дексаметазона; 4—ядра тимоцитов, норма; 2—ядра лейкоцитов после воздействия дексаметазона; 3—ядра лейкоцитов, норма. По оси абсцисс — включение НАД в полимер АДФ-рибозы; по оси ординат — время инкубации выделенных ядер с $[^3\text{H}]$ НАД в мин.

Таким образом, физиологическая связь между повышением функции коры надпочечника и инволюцией лимфоидной ткани, сформулированная Селье [5] как единый механизм адаптации организма к различным стрессорным воздействиям, реализуется через активацию глюкокортикоидами Ca^{++} , Mg^{++} -зависимой эндонуклеазы, осуществляющей программированную межнуклеосомальную деструкцию хроматина на фоне пониженного уровня поли-АДФ-рибозилирования в клетке и высокой поли-(АДФ-рибоза) синтетической активности хроматина.

Институт экспериментальной биологии

АН Армянской ССР

Поступило 22.11 1984 г.

**Ca⁺⁺/Mg⁺⁺-ԿԱՆՅԱԿ ԷՆԳՈՆՈՒԿԼԵԱԶԱՅԻ ԱԿՏԻՎԱՅՈՒՄՆ,
ԳԼՅՈՒԿՈԿՈՐՏԻԿՈՒԳՈՒԼ ԼԻՄՖՈՒԻԴ
ՀՅՈՒՅՎԱԾՔԻ ԲՋԻՋՆԵՐՈՒՄ**

Ռ. Ա. ԶԱԽԱՐԻԱՆ

Պարզվել է որ լիմֆոիդ նյութածրի բջիջներում փայծաղում, առնետի տիմոզիտներում, մարզու պերիֆերիկ արյան լեյկոցիտներում, գլյուկոկորտիկոիդով ակտիվացվող ֆերմենտը, որը պատասխանատու է բրոմատինի միջնուկլեոսոմալ զևսարուկցիոսի համար, պատկանում է Ca⁺⁺/Mg⁺⁺ կախյալ էնդոնուկլեազների զասին և պոլի ԱՆՑ-սիրոզացման մակարդակը բջիջում ու պոլ-ԱՆՑ-սիրոզացնող ակտիվությունը բրոմատինում զգալի չափով բնկած են գլյուկոկորտիկոիդներով բրոմատինի էնդոնուկլեոսոմալ ֆրագմենտացիաների ակտիվացման պայմաններում:

**ACTIVATION BY GLUCOCORTICOIDES OF Ca⁺⁺/Mg⁺⁺-DEPENDENT
ENDONUCLEASE OF LYMPHOID TISSUE CELLS**

R. A. ZAKHARIAN

In lymphoid cells of spleen, thymocytes of mice, leucocytes of human plasma the enzyme that is activated by glucocorticoides and responsible for internucleosomal degradation of chromatin belongs to the Ca⁺⁺/Mg⁺⁺-dependent endonucleases.

The activation by glucocorticoides of internucleosomal destruction of chromatin is accompanied by low level of poly-(ADP-ribose) polymerization in cell and poly (ADP-ribose) polymerase activity in chromatin.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Захарян Р. А., Погосян Р. Г. Докл. АН АрмССР, 67, 110, 1978.
2. Иванчик В. Р., Голубева Р. В., Прохуряков С. Я., Рябченко Н. И. Биохимия, 44, 1478, 1979.
3. Никонова Л. В., Нелинович П. А., Уманский С. Р. Радиобиология, 22, 2, 160, 1982.
4. Никонова Л. В., Емцева И. М., Уманский С. Р. Радиобиология, 22, 4, 441, 1982.
5. Селье Г. Очерки об адренокортикальном синдроме. М., 1960.
6. Сергеев П. В., Сейфулли Р. Д., Майский А. И. В кн.: Молекулярные аспекты действия стероидных гормонов 121, М., 1971.
7. Ходарев Н. Н., Вотрин И. И., Баснакьян А. Г., Дебов С. С. Биохимия, 44, 4, 622, 1979.
8. Ходирев Н. И., Иванова Т. И., Вотрин И. И. ДАН СССР, 268, 1, 1000, 1983.
9. Вэст А. Scand. J. Clin. Lab. Invest., 21, 97, 1968.
10. Christensen B. C., Ottossén J. Acta Haematol., 13, 239, 1955.
11. Giri Ch. P., West M. H. P., Ramirez M. L., Smulson M. Biochemistry, 17, 3501, 1978.
12. Giri Ch. P., West M. H. P., Smulson M. Biochemistry, 17, 3495, 1978.
13. Hamilton C. D. J. Clin. Invest., 33, 939, 1954.
14. Hamilton L. D. Nature, 178, 597, 1956.
15. Hill M. Nature, 183, 1059, 1959.
16. Leone F., Farina B., Faralone M., Mavro A. Симпоз. СС СР—Италия, 20, М., 1980.
17. Ormond E. E., Tivey H., Davollon K. B., Swamin A. J., Li J. G. Cancer, 5, 331-1952.

18. Ottesen J. Acta Physiol. Scand, 32, 75, 1954.
19. Umansky S. R., Korol B. A., Nellpouish P. A. Biochimica et Biophysica Acta 635, 9, 1981.
20. Wyllie A. H. Nature, 284, 555, 1980.
21. Yamada M., Nagao M., Miwa M., Sugimura T. J. Bioch., 77, 10—11, 1975.
22. Yoshikawa K., Tanigawa Y., Buzzio L., Koide S. S. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 72, 289—293, 1975.
23. Yoshikawa K., Tanigawa Y., Koide S. S. Biochem. Biophys. Res. Comm., 59, 2, 658, 1974.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 539.16.047

ОЦЕНКА ДОЗЫ ИЗЛУЧЕНИЯ С ПОМОЩЬЮ РЕГРЕССИОННОЙ МОДЕЛИ, ВКЛЮЧАЮЩЕЙ ЭНЗИМАТИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

В. Б. МАТЮШИЧЕВ

С помощью множественного регрессионного анализа изучена связь уровней 11-ти энзиматических показателей с дозой (40—100 грэй) внешнего бета-облучения крыс. Отобрана группа из 6-ти тестов, совместный учет которых позволяет прогнозировать полученную животным дозу с ошибкой 13—17%.

Ключевые слова: ферменты, бета-излучение, регрессионный анализ.

Среди требований, предъявляемых к энзиматическим (и вообще биологическим) индикаторам лучевого поражения, ведущим является существование дозовой зависимости изменений соответствующих показателей [2]. До сих пор, однако, не выявлено теста, способного самостоятельно шкалировать сколько-нибудь значительные диапазоны дозовых нагрузок, и, вероятно, его вообще нет. Более обнадеживающими представляются поиски таких свойств у некоторого комплекса параметров, но подобные исследования пока единичны [3]. В этой связи задача настоящей работы сводилась к многомерному анализу пострадиационных сдвигов активности ферментов, проявивших в предварительных экспериментах способность отражать своими модуляциями выраженность нарушений, возникающих в разгар лучевой болезни, с целью выявления ферментных систем, информативных при внешнем бета-облучении организма. В качестве субстратов активности наиболее рациональным представлялся выбор плазмы крови и кожи как ткани, непосредственно повреждаемой малопроникающим излучением.

Материал и методика. Беспородных белых крыс-самцов массой 160—180 г с эпилированной кожей спины помещали в герметичную камеру и подвергали внешнему бета-облучению от ^{45}Kl в дозах 40, 60, 80 и 100 грэй. Через 1, 3, 5, 7 суток после воздействия по 10 животных из каждой подопытной группы вместе с 10-ю интактными особями декапитировали под эфирным наркозом. В плазме крови и водных экстрактах кожи, взятой с участков, лишенных перед опытом шерсти, стандартными методами измеряли активности щелочной фосфатазы, альфа-амилазы, лактатдегидрогеназы, ала-

иннаминотрансферазы, обозначаемых далее соответственно как ЩФП, ЩФК, АМП, АМК, ЛДГП, ЛДГК, АЛТП, АЛТК. Определяли также суммарную активность дегидрогеназ пентозного цикла в плазме (ДПП), активности аспартатаминотрансферазы и щелочной ДНКазы кожи (АС-ТК, ДШК). Абсолютные величины пострадикационной активности ферментов (мкмоль/мин на 5 мл плазмы или 1 мг экстрагированного белка кожи) выражали в долях от принятого за 1 среднего уровня их в соответствующей контрольной серии. Нормированные таким образом материалы использовались для последующего анализа. Непосредственные данные эксперимента приведены ранее [4].

Результаты и обсуждение. Среди объективных приемов изучения дозовой зависимости выявленных изменений одним из наиболее целесообразных является регрессионный анализ, позволяющий количественно оценить меру связи колебаний ферментативной активности с величиной лучевой нагрузки. По непонятным причинам, однако, этот подход еще не пользуется вниманием экспериментаторов, да и возможности метода реализуются лишь частично. Немногочисленные попытки обратиться к регрессионной модели не идут дальше простейшего варианта, описывающего парную ковариацию, причем эндогенным признаком служит доза, а предикантом какой-либо единственный биохимический показатель. В таком виде регрессионный анализ малоэффективен (если вообще не лишен смысла), а его результаты невозможно использовать. Для прогнозирования полученной организмом дозы излучения по итогам замеров ферментативной активности интерес, очевидно, представляет обратное соотношение составляющих, где доза выступает функциональным параметром уравнения связи. Не нуждается в специальном обосновании и предположение о возрастании значимости статистической процедуры с привлечением дополнительных факторных признаков. Речь идет о множественном регрессионном анализе. Хотя в действительности доза излучения, естественно, не зависит от биохимического статуса организма, по формальным мотивам мы имеем право условно принять противоположную позицию с тем, чтобы, пожертвовав четкостью интерпретации, получить взамен строгие критерии отсева неинформативных тестов. Во всяком случае для цели настоящей работы такой анализ не только корректен, но и целесообразен [5, 6]. Он был проведен на ЭВМ по стандартной программе. Получены характеристики уравнений вида: $y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_{11}x_{11}$, оценивающих связь совокупности экзогенных биохимических признаков с дозой излучения, где y — средняя величина дозы при значениях x_1, x_2, \dots, x_{11} ферментных показателей, b_0 — свободный член, b_1, \dots, b_{11} — частные коэффициенты регрессии. Оказалось, что на 1-, 5- и 7-е сутки эксперимента уровни F -критерия достоверно выше теоретически определенных величин, т. е. в эти сроки линейная модель достаточно работоспособна. Общая адекватность введенных интерполяционных формул исходным данным косвенно подтверждается цифрами коэффициентов детерминации (R^2): соответственно 85, 83 и 82% варьирования дозы обусловлено существованием линейной связи между лучевой нагрузкой и совокупностью независимых переменных. Значения средних ошибок аппроксимации (ϵ) также говорят об удовлетворительной точности предсказания. Прогностические возможности системы, построенной на данных третьих суток опыта, за-

метно скромнее. Лишь в, видимо, в силу случайности выборочной оценки, находится в пределах, зафиксированных для 1-, 5-, 7-х суток, достоверность же регрессии не достигает 95%-ного порога, 26% колебаний целевой функции не воспроизводится регрессорами, а остаточная дисперсия (σ_2^2), отражающая неучтенную уравнением часть общей дисперсии дозы, максимальна.

Особую ценность для нас представляют значения коэффициентов регрессии (b_1), позволяющие решить вопрос о вкладе отдельных энзиматических показателей в прогнозирование дозы излучения. Чем больше величина коэффициента регрессии, выражающего количественную «зависимость» дозы от соответствующей переменной при исключенном влиянии всех остальных признаков, тем выше дозиметрические коэффициенты теста. Неравнозначность апробированных параметров в этом аспекте очевидна. Существенной связью со степенью лучевой нагрузки обладают на 1-е сутки ЛДГП, АЛТК, ЩФП, на 3-е—ЛДГП, ЛДГК, ДПП, на 5-е—АМК и ЛДГК, на 7-е—ЛДГК, ДЩК, АЛТК. Эти констелляции выделяются и в соответствии с критерием стандартизованных коэффициентов регрессии, показывающих, насколько «меняется» нормированное отклонение дозы при изменении нормированного отклонения данного признака на единицу. Остальные составляющие как несущественные, избыточные должны быть исключены из рассмотрения.

То, что выбраковка засоряющих систему балластных переменных действительно является полезной мерой, подтвердилось на практике (табл.). Хотя для повторного анализа было отобрано всего по 2—3

Таблица
Показатели связи уровней энзиматической активности с дозой бета-излучения

Сутки экспозиции	Фермент	Характеристики редуцированных уравнений регрессии							
		b_1	σ_{x1}	b'_0	σ^2	σ	R^2	$2 \frac{\sigma}{R}$	F
1	ЩФП	-41.59*	0.231						
	ЛДГП	34.69*	0.532	-2.19	103.57	13.85	0.771	0.087	4.95*
	АЛТК	26.43*	0.237						
3	ЛДГП	14.17*	0.162						
	ЛДГК	-28.57*	0.275	96.29	227.91	16.75	0.543	0.207	2.25*
	ДПП	-35.52*	0.543						
5	АМК	20.34*	0.056	91.54	87.64	13.14	0.791	0.077	5.85*
	ЛДГК	-85.07*	0.914						
7	ЛГК	-52.91*	0.431						
	ДЩК	51.22*	0.437	66.07	152.97	15.56	0.678	0.129	3.35*
	АЛТК	15.34*	0.132						

* — $p \leq 0.05$.

ферментных теста, качество редуцированных уравнений регрессии заметно улучшилось: повысилась их адекватность (связь с дозой всюду достоверна), уменьшились ошибки аппроксимации и величины остаточной дисперсии. Снижение уровней R^2 следует, естественно, приписать отсеянным признакам, при всей своей малозначимости, связанным все же с до-

зой и между собой, но в силу детерминированности принятой модели этот факт не имеет решающего значения. Поскольку ошибка предсказания дозы в 1-е и 5-е сутки составляет 13—14%, полученные линейные уравнения можно считать оптимальными в данных условиях [1]. Менее уверенный прогноз сопутствует 3-м и 7-м суткам, однако и в этих случаях добиваться большей точности только за счет исходных переменных подбором других форм связи, видимо, иррационально, необходимо вводить новые признаки.

Представление о той роли, которую играют отдельные предикаторы в определении дозы, дают параметры b_1 и δ_{ij} , характеризующие относительную долю участия признака и прогнозировании значений дозы. В обновленных вариантах уравнений также отчетливо просматриваются ведущие и подчиненные биохимические показатели. Так, в 1-е сутки бесспорно доминирующее положение ЛДГП, на 3-и — ДПП, на 7-е сутки равноправными опорными тестами служат ЛДГК и ДЩК, тогда как 5-е — отмечены тем, что доля ЛДГК в оценке дозы превышает 91%, а АМК принимает в этом чисто символическое участие. Кроме АМК, от которой можно отказаться без видимого ущерба, вспомогательные позиции занимают ЛДГП (3-и сутки) и АЛТК (7-е). Из 11-ти исходных тестов, таким образом, достаточно шести, чтобы маркировать все сроки обледования в порядке снижения разрешающей способности — ЛДГК, ЛДГП, ДПП, ДЩК, АЛТК, ЩФП.

Значение полученных результатов не исчерпывается отбором группы ферментов, обладающих задатками индикаторов бета-поражения организма. Не менее важным представляется сам факт применимости многомерного анализа к дозиметрическим исследованиям. Рассматривая выведенные прогностические уравнения как формальное средство для стохастической оценки полученной животным дозы по совокупности значений биохимических переменных, нельзя не отметить хорошее качественное соответствие структуры регрессионного множества явлениям, наблюдаемым в действительности. Знаки при коэффициентах регрессии, указывающие направление влияния факторов на результативный признак, даже в корреляционных моделях в силу взаимосвязей между предикаторами могут инвертировать вектор того или иного изолированного эффекта. Тем весомей выглядит отсутствие существенного дрейфа теоретических данных относительно реальных. Параметры выведенных аналитических формул в целом верно отражают основные тенденции постлучевых изменений энзиматических показателей. Учитывая дополнителные искажающие моменты — сдвиги активностей ряда ферментов обнаруживают отклонения от линейной зависимости, отсчет же начинается не с нулевой точки, а с уровня, определяемого меньшей из доз, — итог апробированного метода множественной регрессии следует признать вполне удовлетворительным. Причем имеются значительные резервы минимизации расхождений между истинными и расчетными значениями дозы, способы совершенствования интерполяционных систем.

Весьма вероятно, что дальнейшие исследования выявят более эф-

фактивные тесты. Как показал эксперимент, в набор показателей, подлежащих регрессионной процедуре, не следует включать параметры, сильно коррелирующие между собой, вяло реагирующие на облучение организма или же проявляющие высокую лабильность, но дающие выраженную трансгрессию, т. е. варьирующие в узком диапазоне. Для обработки, кроме того, наиболее подходят переменные, обладающие четким дозовым трендом, непрерывным увеличением или снижением параллельно росту лучевой нагрузки. Волнообразность динамики автоматически переводит признак в разряд незначимых (даже при достоверных колебаниях активности с широкой амплитудой и различиях по отдельным воздействиям, связь с дозой в рамках линейной модели не проявится). Кажется бы, всегда есть возможность, изменив вид уравнения, сделать информативными и такие тесты, однако это абстрактная и зачастую тупиковая задача, не имеющая реального выхода. Поскольку при фазных изменениях поведение параметров непредсказуемо, получение по уравнению промежуточных между точками градуировки значений предиканта превращает идентификацию доз в неразрешимую проблему. Линейные модели в этом отношении более надежны, и вообще ценность прогностической формулы тем выше, чем она проще и чем меньше составляющих, рассчитываемых по опытным данным, содержит. Существенно, что в работе продемонстрирована пригодность метода для кластеризации потенциальных радионидиакторов. Что же касается использования регрессионного анализа в практической дозиметрии, то оно наталкивается на ограничения, справедливые для любого другого косвенного подхода и зависящие от мощности нагрузки, ее пространственного распределения, индивидуальной радиочувствительности, состояния организма в момент воздействия, хронологии самих измерений и т. п. Число степеней свободы, следовательно, здесь невелико, и экстраполяция выведенных выражений за пределы конкретных условий эксперимента чревата грубыми просчетами.

Особый интерес в этом плане представляет полностью игнорировавшаяся исследователями связь биоэффекта с типом применяемого излучения. Между тем она существует и со всей отчетливостью, в частности, выявляется при сопоставлении полученных результатов с данными нашей предыдущей работы [3]. Оказывается, что предсказание дозы рентгеновского и в особенности сочетанного излучения получается гораздо менее точным и уверенным, чем при обладающем упрощенным механизмом реализации воздействия внешнем бета-облучении, имеющем, таким образом, наиболее благоприятные перспективы ферментной индикации. Вообще же, поскольку каждый тип излучения даст свой спектр ферментных нарушений, энзимодиагностика может быть видимо, только конкретной, опирающейся на объективную информацию об источнике и общих условиях лучевого воздействия. Бессмысленны поэтому и укоренившиеся представления об отдельных тестах в качестве «хороших» или «плохих» [2]. Как было показано нами, показатели, адекватно оценивающие действие рентгеновского излучения, иногда несостоятельны в отношении характеристики последствий более мягкого бета-облучения и наоборот.

Подобные очевидные априори и подтвержденные экспериментально факты подчеркивают ошибочность господствующей ныне концепции фиксированности тестирующих свойств ферментов и помогают осознать абсолютную нереальность помыслов о практической энзимодозиметрии. В то же время индикация тяжести радиационного поражения как определенного состояния организма, по-видимому, вполне достижима именно на этом пути. На модели проведенных нами дозиметрических исследований выявлены значительные и ранее не использовавшиеся резервы радиобиоиндикации. Отсеивающее балластные показатели скрининг-тестирование, основанное на множественном регрессионном анализе результатов измерения ферментативной активности, есть основание расценивать как многообещающее направление. Выигрышной стороной такой методологии является возможность замены обычных и таких случаях отвлеченных деклараций о перспективности тех или иных тестов их точной количественной характеристикой, построенной на учете конкретных условий воздействия и подкрепленной потенцированием значимости отдельных параметров за счет эффекта суммации. Причем несомненно большие перспективы открываются именно в сфере приложимости многомерной статистики к составляющему следующий шаг исследования анализу сопряженности биохимических предсказывающих факторов с тяжестью лучевого поражения. А этой цели, в конечном счете, и служит селекция ферментных показателей, проводимая на уровне регистрации дозовых параметров.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Получено 3.1.1984 г.

ՀԱՌՈՒԿՎՈՅԹՄԱՆ ԳՈՋԱՅՆ ԳԵՆԸԱՏՈՒՄԸ ԷՆԶԻՄԱՏԻԿ ՑՈՒՑԱՆԻՇՆԵՐՆ
ԸՆԴԳՐՐՈՂ ՌԵԳՐԵՍԻՎՆ ՄՈԴԵԼԻ ՕԳՆՈՒԹՅԱՄԲ

Վ. Բ. ՄԱՏՅՈՒՇԻՉԵՎ

Բազմադիր ռեգրեսիոն անալիզների օգնությամբ ուսումնասիրված է 11 էնզիմատիկ ցուցանիշների կապը առնետների արտաքին բևտա-ճառագայթման զոզայի հետ (40—100 գր.)

Ընտրված է 6 սեխտից բաղկացած մեկ խումբ, որոնց համատեղ հաշվառումը ցույց է տալիս 13—17% սխալով նախատեսել կենդանիների ճառագայթման զոզան:

ESTIMATION OF IRRADIATION DOSE BY MEANS OF REGRESSION MODEL, INVOLVING THE ENZYMATIC INDICES

V. B. MATYUSHICHEV

By means of multivariate regression analysis the relationship of 11 enzymatic indices levels with the dose (40—100 gray) of rats outward beta-irradiation has been studied. A group has been selected, consisting of 6 tests, the joint calculation of which permits the predict the dose received by the animal with error in 13—17 per cent.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Королев Ю. Г. Метод наименьших квадратов в социально-экономических исследованиях. М., 1980.
- 2 Мазурик В. К. В кн.: Итоги науки и техники. Серия «Радиационная биология», 3, 78—102, М., 1980.
- 3 Матюшичев В. Б. Дозиметрические аспекты использования ферментных критериев радиационного поражения организма. Деп. в ВНИИТИ, № 3189-83 от 9 июня 1983 года.
- 4 Матюшичев В. Б., Таратухин В. Р., Тимофеева О. Е. Радиобиология, 6, 915—918, 1981.
- 5 Мисюк Н. С., Мистыкин А. С., Кузнецов Г. П. Корреляционно-регрессионный анализ в клинической медицине. М., 1975.
- 6 Хейс Д. Причинный анализ в статистических исследованиях. М., 1981.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 577.352.5+577.354

АКТИВАЦИОННОЕ И ИНАКТИВАЦИОННОЕ ДЕЙСТВИЕ ТРАНСМЕМБРАННОГО ПОТОКА ВОДЫ НА ИОННЫЕ ТОКИ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ ГИГАНТСКОГО АКСОНА КАЛЬМАРА

С. Н. АБРАПЕТЯН

Исследовалось действие осмотического градиента на мембране на возбудимые свойства мембраны гигантского аксона кальмара. Показано, что входящий поток воды активизирует натриевые и инактивирует калиевые каналы, тогда как выходящий поток воды, наоборот, инактивирует натриевые и активизирует калиевые каналы. Количество ТТХ-чувствительных натриевых каналов, которые участвуют в генерации одиночного потенциала действия, увеличивается при входящем и уменьшается при выходящем потоках воды.

Выходящий поток воды через мембрану приводит к устранению хвостового выходящего калиевого тока, независимо от амплитуды натриевого и калиевого токов в конне деполяризационного импульса.

Предполагается, что электрогенный натриевый насос осуществляет метаболический контроль возбудимости мембраны путем регуляции трансмембранного потока воды.

Ключевые слова: гигантский аксон кальмара, трансмембранный поток воды.

Известно, что клеточная мембрана проницаема для воды, и трансмембранный перенос ионов сопровождается также трансмембранным потоком воды и направлением осмотического градиента [2].

В предыдущих наших работах, выполненных на гигантских нейронах улитки, было показано, что клетки при активации электрогенного натриевого насоса теряют воду и уменьшаются в размере, а при инактивации или возбуждении — поглощают воду и набухают [1, 4]. Поскольку набухание клетки сопровождается повышением, а уменьшение ее размера, наоборот, понижением хемочувствительности и возбудимости мембраны [4, 6], нами была выдвинута гипотеза, согласно которой электрогенный натриевый насос регулирует возбудимость клетки не только путем изменения уровня мембранного потенциала (МП), как это

обычно предполагается, но и путем регуляции трансмембранного потока воды [7]. Для дальнейшей проверки этой гипотезы исследовалось действие осмотического градиента на мембране на возбудимые свойства мембраны гигантского аксона кальмара.

Перфузию аксона проводили согласно методике Бекера и др. [8] с модификацией Хунта и Ямагиси [10]. Внутриклеточный раствор непрерывно перфузировали с помощью гидростатического давления.

Контрольный изотонический наружный раствор содержал (в мМ) NaCl—517, KCl—5, CaCl₂—50, Хепес—12,7. Раствор с низкой концентрацией натрия готовили путем замещения 300 мМ NaCl 500 мМ глюкозой. Внутриклеточный раствор содержал (в ммольях): K—100, глюкоза—888, Хепес—12. Гипертонический и гипотонический наружный и внутренний растворы готовили путем добавления или, соответственно, уменьшения, 500 мМ глюкозы в растворах. МП измеряли с помощью тонкого капиллярного электрода, заполненного 3 М KCl. В качестве такового использовали платинированный платиновый электрод, помещенный внутри, вдоль аксона. Не использовали стандартную методику фиксации напряжения на мембране. Регистрацию мембранного тока и потенциала осуществляли с помощью прибора с переходящей памятью, на выходе которого был подключен чернильный самописец.

На рис. 1 показано семейство кривых трансмембранных ионных токов в условиях перфузии аксона. Видно, что при уменьшении осмотического давления внутренней стороны мембраны, т. е. при выходящем потоке воды через мембрану, происходит значительное ускорение шак-

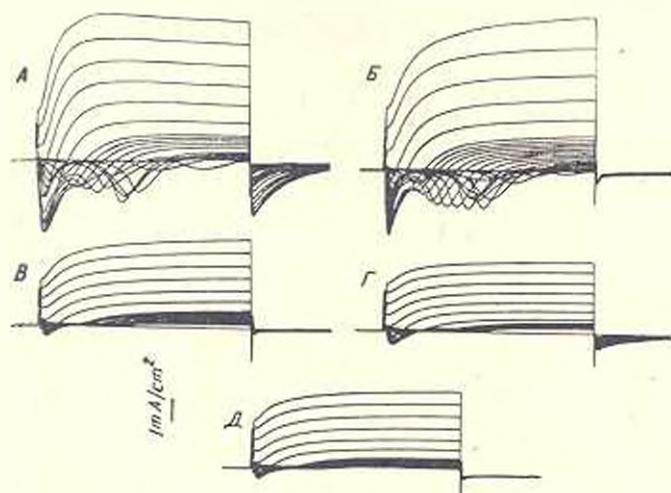


Рис. 1. Трансмембранные ионные токи в условиях перфузии аксона: А—спнаружи и внутри изотоническими, Б, В и Д—спнаружи изотоническими, а внутри гипотоническими и Г—спнаружи и внутри гипертоническими растворами. А и Б—наружный раствор содержит 517, а В, Г и Д—217 ммоль натрия.

тивации натриевого тока и уменьшение его амплитуды. Калловый ток при этом изменяется противоположным образом: замедляется его инактивация и увеличивается максимальная амплитуда. Чтобы убедиться в том, что отмеченные изменения ионных токов действительно вызваны выходящим потоком воды, мембрану с обеих сторон перфузировали гипотоническими растворами. При этом, когда на мембране отсутствует осмотический градиент, исчезает инактивационное и активационное дей-

ствии выходящего потока на натриевый и калиевый токи мембраны соответственно.

На рис. 2 показано действие выходящего (Б) и входящего (В) потоков воды на потенциал действия (ПД) одного и того же аксона при создании осмотического градиента на мембране путем соответствующего уменьшения и добавления 500 мМ глюкозы во внутриаксональный перфузирующий раствор.

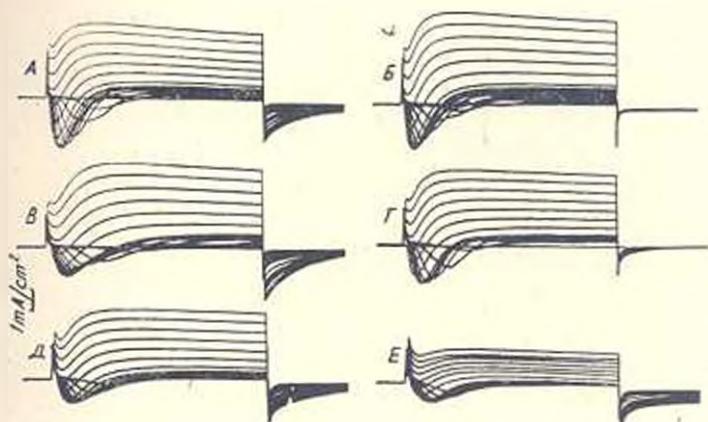


Рис. 2. Трансмембранные поперечные токи в условиях перфузии аксона с обеих сторон мембраны А—изотоническими, В—гипотоническими и Д—гипертоническими, Б—снаружи изотоническими, а внутри гипотоническими, Г—снаружи гипертоническими, а внутри изотоническими и Е—снаружи изотоническими, а внутри гипертоническими растворами, когда внешний раствор содержал 217 моль натрия.

Таким образом, действие входящего потока воды (В) противоположно действию выходящего потока (Б), т. е. при повышении тоничности (В) внутри аксона происходит увеличение амплитуды и замедление нисходящей фазы ПД, тогда как при уменьшении тоничности (Б) внутриаксонального перфузата уменьшается амплитуда ПД и ускоряется его нисходящая фаза. Следует отметить, что обычное изменение осмотического градиента на мембране за счет увеличения осмотичности в наружной среде оказалось менее эффективным, чем изменение тоничности с внутренней стороны мембраны. Поэтому для получения ожидаемых результатов влияния потока воды на трансмембранные поперечные токи часто приходилось продлевать период инкубации в соответствующих внешних растворах и использовать более высокую концентрацию глюкозы. Малоэффективность действия внешнего осмотического градиента на трансмембранные токи, по-видимому, можно объяснить наличием с наружной стороны аксона слоя швановских клеток, который затрудняет свободную диффузию глюкозы в околосмембранное пространство. Как было показано в работах Фрауэнхаузера и Холджина [9], по этой причине калиевый ток оказался менее чувствительным к изменению концентрации ионов калия во внешнем растворе.

Таким образом, на основании приведенных данных можно прийти к заключению, что входящий поток воды является активатором натриевого и инактиватором калиевого тока, тогда как выходящий поток воды, наоборот, инактивирует натриевый и активирует калиевый ток.

Для выяснения вопроса о наличии в мембране гигантского аксона «резервных» натриевых каналов, которые могут перейти в активное состояние при входящем потоке воды, мы исследовали действие входящего потока на ПД у аксонов, отравленных 10^{-8} М тетрадотоксином (ТТХ). Оказалось, что после полного блокирования ПД ТТХ в условиях выходящего потока воды (рис. 3) можно кратковременно вос-

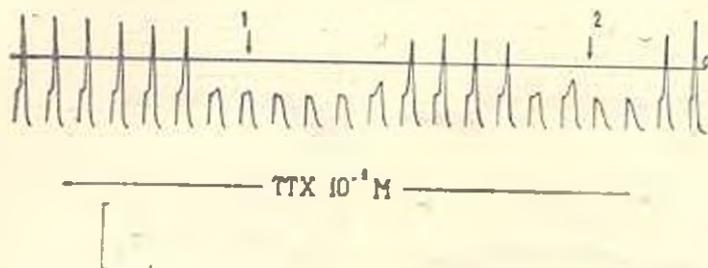


Рис. 3. Восстановление потенциалов действия в условиях присутствия и наружном растворе 10^{-8} М ТТХ путем остановки выходящего потока воды (1) или подачи входящего трансмембранного потока воды (2). Внешний омывающий раствор содержал 217 ммоль натрия. Аксон перфузировался с внутренней стороны изотоническими, а снаружи: сначала—гипертоническими, а затем изотоническими и гипотоническими растворами; стрелки 1 и 2 указывают момент подачи изотонического и гипотонического растворов соответственно. Калибровка: напряжение 50 мВ, время—20 мсек.

становить способность аксона генерировать полноценное ПД в присутствии 10^{-8} М ТТХ, если остановить или изменить направление трансмембранного потока воды путем изменения осмотического градиента на мембране. Поскольку ТТХ блокирует только те натриевые каналы в мембране, которые находятся в «активном» состоянии, т. е. участвующие в генерации ПД, то полученные данные можно интерпретировать следующим образом: натриевые каналы в мембране неоднозначны—имеются каналы с низкой и высокой энергией активности, и последние активируются входящим потоком через мембрану.

Опытами Тасаки и сотр. на гигантском аксоне кальмара [11] было показано, что в период восходящей фазы ПД вода поступает внутрь аксона, а при нисходящей, наоборот, поток воды приобретает выходящее направление. Следовательно, можно думать, что обнаруженное активационное и инактивационное действие потока воды на трансмембранные ионные токи имеет место в период генерации ПД.

Эти данные служат также доказательством правомочности выдвинутой нами ранее гипотезы о том, что электрогенный натриевый насос, регулируя трансмембранный поток воды, осуществляет также метаболический контроль над возбудимыми свойствами мембраны [7].

В работе Крышталя и сотр. [3], которыми было исследовано действие осмотического градиента на кинетику натриевого входящего тока в перфузированных нейронах спинальных ганглиев крысы, было показано, что при повышении и наружной среде осмотичности, т. е. когда через мембрану внутриклеточного перфузируемого нейрона проходит трансмембранный поток воды выходящего направления, происходит за-

медление кинетики инактивации натриевого тока. Причина такого расхождения наших данных с данными Крыштала и соотр. относительно действия выходящего потока воды на кинетику входящего тока у аксона кальмара и сомы остается невыясненной и подлежит дальнейшему исследованию.

Институт экспериментальной биологии
АН Армянской ССР

Поступило 10.XI 1984 г.

**ՋՐԻ ՏՐԱՆՄԵՄԲՐԱՆԱՅԻՆ ՀՈՍՔԻ ԽՔԱՆԻՉ ԵՎ ԱՐԳԵԼԱԿԻՉ
ԱԶԳԻՑՈՒՅՑՈՒՆԸ ԻՈՆԱՅԻՆ ՀՈՍԱՆՔՆԵՐԻ ՎՐԱ ԿԱԼԻՄԱՐԻ
ՀՈԿԱ ԱԿՍՈՆԻ ՄԵՄԲՐԱՆԻ ՄԻՋՈՎ**

Ս. Ն. ՀԱՅՐԱՊԵՏՅԱՆ

Կալմարի ներսից սերիֆուզացված հսկա ակսոնի վրա, օսմոտիկ գրադիենտի տարբեր մեծությունների և ուղղությունների պեպտում, յարման ֆիրման մեթոդի օգնությամբ ուսումնասիրվել են գործողության պոտենցիալի ժամանակ առաջացող նատրիումի և կալիումի իոններով պայմանավորված արանամեմբրանային հոսանքները:

Յույց է տրվել, որ ջրի առտարջջային հոսքն ընկճում է նատրիումի իոններով պայմանավորված հոսանքները և խթանում կալիումի իոններով պայմանավորված հոսանքները: Իսկ ջրի տրանսմեմբրանային ներբջջային հոսքը խթանում է նատրիումական և ընկճում կալիումական հոսանքները:

Խնթադրվում է, որ էլեկտրադին նատրիումական սյոմոյր արանամեմբրանային ջրի հոսքի կարգավորման միջոցով կարգավորում է նաև բջջի գրգռողականությունը:

**ACTIVATION AND INACTIVATION EFFECT
OF THE TRANSMEMBRANE WATER FLOWS
ON THE TRANSMEMBRANE CURRENTS SQUID GIANT AXON**

S. N. AYRAPETYAN

It was shown that the electrogenic Na pump regulates the membrane excitability and chemosensitivity by p-n-p-induced cell volume changing, in the result of which the number of channels and chemoreceptors in the membrane changes. For the study of the immediate effect of water flow on the membrane currents, the water flow effect on the membrane of squid giant axon was studied. It was shown that water inflow activates sodium and inactivates potassium channels, while the water efflux inactivates sodium and activates potassium channels. The number of TTX-sensitive sodium channels, which are participating in the generation of single action potential increasing by water influx and decreasing by water efflux.

The water efflux through the membrane leads to disappearance of the tail of outward potassium current, independently of amplitudes of sodium and potassium currents at the end of depolarizing test pulses. The-

se data are considered to be the evidences of our early hypothesis, according to which the electrogenic sodium pump, by regulating transmembrane water fluxes, is realizing the metabolic control on the membrane excitability.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Айрапетян С. И., Дадалян С. С., Марикян Г. А., Геворгян А. М. ДАН СССР, 258, 1003, 1981.
2. Ност Х. В кн.: Физиология клетки. М., 1975.
3. Крышталь О. А., Олишук Ю. В., Пидопличко В. И. ДАН СССР, 259, 1253, 1981.
4. Сулейманян М. А. ДАН АрмССР, 58, 286, 1979.
5. Ayrapetyan S. N., Suleymanyan M. A. Comp. Biochem. physiol., 64 A, 571, 1979.
6. Ayrapetyan S. N., Aravanov V. L. Comp. Biochem. physiol., 61, A, 601, 1979.
7. Ayrapetyan S. N. Adv. physiol. Sci., 23, 67, 1980.
8. Baker P. F., Hodgkin A. L., Shaw T. J. J. physiol., 164, 330, 1962.
9. Frankenhaeuser B. and Hodgkin A. L. J. physiol., 131, 311, 1956.
10. Kukita F. and Yamagishi S. J. Membr. Biol., 47, 303, 1979.
11. Tasaki I. and Iwasu K. Jap. J. Physiol., 32, 63, 1982.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

УДК 577.3

СВЯЗЬ ПОВЕРХНОСТНОГО ЗАРЯДА ГРАМОТРИЦАТЕЛЬНЫХ БАКТЕРИИ С ИОННЫМ ОБМЕНОМ

С. А. ГОНЯН, Э. А. КАРАГУЛЯН, А. А. ТРИЧУНЯН

Определен электрокинетический потенциал грамотрицательных бактерий *E. coli* и их сферопластов. Показано, что эти бактерии в слабнокислых и слабощелочных средах несут отрицательный поверхностный заряд, величина которого зависит от pH среды, активности K^+ и осмотического шока. Установлена связь между H^+ - K^+ обменом и изменением величины поверхностного заряда. Не исключается, что поверхностный заряд может участвовать в регуляции переноса ионов и веществ.

Ключевые слова: бактерии грамотрицательные, поверхностный заряд, ионный обмен.

Большинство бактерий, в том числе и грамотрицательные бактерии *E. coli*, несут отрицательный поверхностный заряд [1, 5, 19], который играет важную роль в функционировании клетки. Он, возможно, участвует в таких процессах, как обмен информацией между клеткой и средой, воздействие физических или химических факторов на клетку, перенос ионов в биоэлектрических явлениях и т. д. [1, 3, 5—6, 8, 9, 12]. Величина поверхностного заряда зависит от ионного состава и pH среды. Эти же факторы влияют на величину мембранного потенциала и работу мембранных транспортных систем. Обнаружена определенная взаимосвязь между электрокинетическим потенциалом, обусловленным поверхностным зарядом, и мембранным потенциалом [3]. По-видимо-

чу, существует корреляция между изменением поверхностного заряда и ионным обменом у бактерий [1]. Возможно, поверхностный заряд контролирует трансмембранный перенос ионов [8].

Исследованию свойств поверхностного заряда бактерий *E. coli* и его связи с ионным обменом посвящена настоящая работа.

Материал и методика. В исследованиях использовали граммотрицательные бактерии *E. coli* К 12 (3). Применяли следующие реактивы: пептон (Фармахим, Болгария), глюкозу (Московский химико-фармацевтический завод им. Н. Семашко) лиофилим (Резанад, Венгрия), калиевую соль пенициллина (Саранский завод медпрепаратов), N,N'-дициклогексилкарбодимид, ДЦКД (Сигма, США) и др.

Бактерии инкубировали в пептонной среде с глюкозой [10] в течение 16–20 ч до стационарной фазы при 37°. В остальном методика подготовки бактерий к эксперименту не отличалась от изложенной ранее [10].

Размеры бактерий определяли при помощи фазово-контрастного микроскопа МББ-1А. Сферопласты получали методом обработки бактерий литионом или пенициллином [2, 13]. Их образование контролировали с помощью микроскопа. При этом при обработке клеток литионом бактерии принимали более или менее выраженную сферическую форму, сохраняя, как и следует из литературных данных [2, 7, 13], отделенные друг от друга участки материала клеточной стенки. При обработке пенициллином также принимали сферическую форму, однако лишались значительной или всей части материала клеточной стенки.

О жизнеспособности сферопластов судили по их росту на питательных средах и по закислению среды при утилизации глюкозы, определяемому потенциометрическим методом с помощью стеклянного рН-электрода [10].

Подвижность бактерий в электрическом поле определяли методом клеточного электрофореза [6] в плоско-параллельной камере при напряжении 100 В и силе тока 0,015 А. По формуле Эйштейна-Смолуховского рассчитывали величину электрокинетического потенциала, на основании которой судили о поверхностном заряде бактерий. Результаты подвергали статистической обработке.

Результаты и обсуждение. Бактерии *E. coli* с умеренным содержанием K^+ в клетке несут отрицательный поверхностный заряд, величина которого зависит от рН среды и активности K^+ в ней (рис. 1). При этом в кислых средах, при рН ниже 3,2, заряд принимает положительные значения. Эти данные свидетельствуют, по-видимому, о том, что положительно заряженные H^+ и K^+ могут экранировать отрицательный поверхностный заряд бактерий.

Бактерии *E. coli* в анаэробных условиях и в присутствии глюкозы при переносе из среды с меньшим в среду с большим осмотическим давлением, т. е. при положительном осмотическом шоке, обменивают H^+ на K^+ в две разделенные во времени фазы [10, 17]: в первую фазу происходит быстрый и кратковременный обмен $2H^+$ клетки на K^+ среды [11, 16] с участием H^+ -АТФ-азного комплекса $F_1 \cdot F_0$ и TgkA системы поглощения K^+ [17, 18], и этот обмен чувствителен к ДЦКД и ингибируется при переносе бактерий из среды с большим в среду с меньшим осмотическим давлением, т. е. при отрицательном осмотическом шоке [16, 17]. При этом в период между двумя фазами и при отрицательном шоке имеет место выход K^+ из бактерий, осуществляемый пассивно по градиенту концентраций [4]. В период обмена H^+ на K^+ происходит перенос заряда через мембрану, изменяется активность этих ионов в среде, и это должно, по-видимому, сказываться на величине по-

поверхностного заряда. У бактерий *E. coli* в присутствии глюкозы при положительном шоке наблюдается двухфазное изменение величины поверхностного заряда (рис. 2, кр. 1) с быстрым и резким падением в первую фазу, чувствительным к ДЦКД и осмотическому давлению среды (рис. 2, кр. 2, 3, 5).

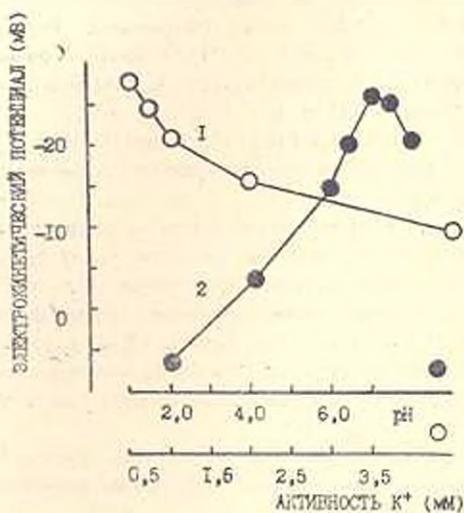


Рис. 1.

Рис. 1. Зависимость величины электрокинетического потенциала бактерий *E. coli* K 12 (λ) от pH и активности K^+ в среде. Положительный осмотический шок с pH 7.8 (1) и активностью K^+ 1.92 мМ (2); стандартная ошибка не выходит за пределы кружков.

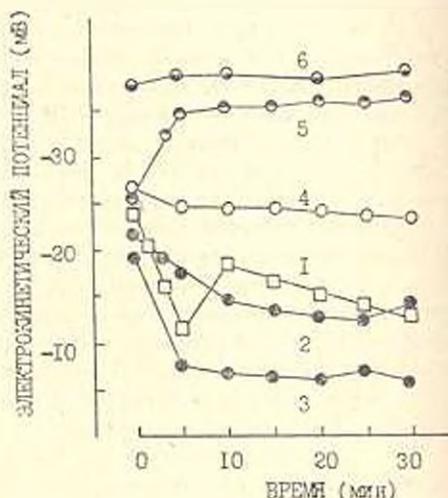


Рис. 2.

Рис. 2. Характер изменения величины электрокинетического потенциала бактерий *E. coli* K 12 (λ). 1, 4, 5, 6—положительный осмотический шок; 2—отрицательный осмотический шок величиной 170 мосМ; 3—отрицательный осмотический шок величиной 370 мосМ; 1, 2, 3, 5, 6—глюкоза в концентрации 50 мМ; 5—ДЦКД в концентрации 10^{-4} М; 6—бактерии после кипячения в течение 10 мин (pH 7.8).

Нами было показано, что у «бескальневых» клеток *E. coli* K 12 (λ), обладающих лишь однофазным обменом $2H^+$ на K^+ , и у мутанта *E. coli* ТК 509, у которого не наблюдается этого обмена, утрачивается двухфазный характер изменения величины поверхностного заряда [1]. Вместе с тем двухфазный характер изменения величины заряда (см. рис. 2, кр. 1) воспроизводится при переносе бактерий в среды без глюкозы со значениями pH и активности K^+ , соответствующими наблюдаемым при двухфазном ионном обмене.

Полученные результаты, а также данные о том, что при обмене $2H^+$ на K^+ у бактерий генерируется дополнительный мембранный потенциал, чувствительный к ДЦКД и осмотическому давлению среды [16], с одной стороны, и выведенное соотношение между электрокинетическим и мембранным потенциалами для замкнутых мембранных структур [3]—с другой, указывают на взаимосвязь между изменением величины поверхностного заряда, мембранным потенциалом и ионным обменом у бактерий. Исследование поверхностного заряда может служить одним из методов изучения ионного обмена. При этом удовлетворитель-

ное объяснение наблюдаемому двухфазному изменению величины поверхностного заряда у бактерий при двухфазном ионном обмене следует из допущения о том, что поверхность бактерий имеет большее сродство к K^+ , нежели к H^+ , хотя оба типа ионов экранируют отрицательный поверхностный заряд.

Наши исследования свидетельствуют о том, что осмочувствительный обмен $2H^+$ на K^+ регулируется через протонный канал F_0 , по-видимому, с помощью периплазматического белка, открывающего или закрывающего вход в F_0 при увеличении или уменьшении осмотического давления среды соответственно, т. е. играющего роль белка клапана [14]. Такой принцип регуляции предусматривал утрату осмочувствительности ионного обмена у бактерий, лишенных периплазматического пространства, — у сферопластов. У сферопластов, полученных при обработке клеток лизоцимом, в присутствии глюкозы как при положительном, так и при отрицательном шоках наблюдается однофазное изменение величины поверхностного заряда (рис. 3). Необходимо отметить, что как исходные величины электрокинетического потенциала, так и его конечные значения у сферопластов совпадают с таковыми у интактных бактерий (табл. 1). Это говорит о том, что поверхностный заряд этих бактерий в основном определяется материалом клеточной стенки.

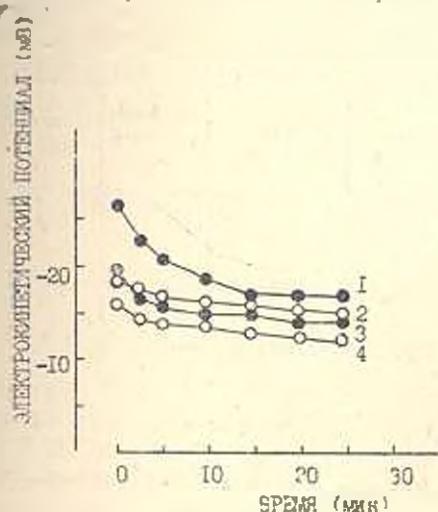


Рис. 3.

Рис. 3. Характер изменения величины электрокинетического потенциала сферопластов *E. coli* K 12 (λ), полученных при обработке клеток лизоцимом. 1, 2 — положительный осмотический шок, 3, 4 — отрицательный осмотический шок; 1, 3 — глюкоза в концентрации 50 мМ (рН 7,8).

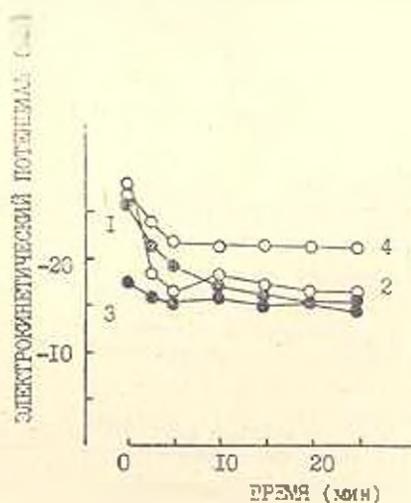


Рис. 4.

Рис. 4. Характер изменения величины электрокинетического потенциала сферопластов *E. coli* K 12 (λ), полученных при обработке клеток пенициллином. Условия и обозначения те же, что и на рис. 3.

Несколько иными оказались результаты, полученные при обработке клеток пенициллином. Прежде всего, эти сферопласты, представляющие собой клетки, ограниченные по существу только цитоплазматической мембраной [7], также обладают поверхностным зарядом, зави-

сящим от рН среды и активности K^+ в ней (не показано). Величина электрокинетического потенциала несколько выше (по абсолютному значению), чем таковая у интактных бактерий (табл. 1). В присутствии глюкозы при положительном шоке у этих сферопластов наблюдается уменьшение величины поверхностного заряда, аналогичное изменению заряда у «лизосимных» сферопластов (ср. рис. 4 и 3, кр. 1). Но при отрицательном шоке «пенициллиновые» сферопласты сохраняют поверхностный заряд почти неизменным (рис. 4, кр. 3). Это указывает на то, что поверхностный заряд цитоплазматической мембраны претерпевает изменения при переносе ионов, но, по всей вероятности, не отражает его характера, как это наблюдается при наличии клеточной стенки у интактных бактерий.

Весьма интересной является зависимость величины поверхностного заряда от осмотического шока, испытываемого клеткой. При положительном шоке величина электрокинетического потенциала заметно больше, чем при отрицательном (табл. 1). Поскольку при осмотических шоках происходит изменение объема клетки (табл. 2), то можно пред-

Таблица 1
Величины электрокинетических потенциалов граммотрицательных бактерий *E. coli* и их сферопластов

Бактерии <i>E. coli</i> К 12 (*)	Электрокинетические потенциалы (—мВ)			
	в присутствии глюкозы		без глюкозы	
	положительный шок	отрицательный шок	положительный шок	отрицательный шок
Интактные бактерии	20.4±0.1	17.2±0.1	17.7±0.1	15.0±0.1
Сферопласты, полученные при об- ривотке клеток лизосимом	25.6±0.1	19.2±0.1	20.2±0.2	16.2±0.0
Сферопласты, полученные при об- ривотке клеток пенициллином	26.2±0.2	17.6±0.1	28.4±0.2	26.4±0.1

Таблица 2
Размеры и объем бактерий *E. coli* К 12 (Δ) после осмотических шоков (через 1 мин)

Условия опыта	Длина, мкм	Ширина, мкм	Объем, см ³
В ростовой пептонной среде	2.8±0.1	0.8±0.0	1.26×10 ⁻¹²
Положительный осмотический шок	2.3±0.1	0.8±0.0	0.95×10 ⁻¹²
Отрицательный осмотический шок	2.6±0.1	1.0±0.0	1.81×10 ⁻¹²

положить, что величина электрокинетического потенциала бактерий зависит и от объема клетки: механические воздействия на клеточную стенку или цитоплазматическую мембрану, возможно, изменяют локализацию зарядов, приводя к изменению суммарной величины. Совокупность полученных результатов позволяет сделать следующее обобщение: поверхность сферопластов, или, иными словами, цитоплазматической мембраны, обладает отрицательным зарядом; величина отрицательного

поверхностного заряда интактных бактерий зависит от осмотического шока, испытываемого клеткой: изменение поверхностного заряда бактерий связано с ионным обменом через мембранные транспортные системы.

Мы полагаем, что поверхностные заряды клеточной стенки и цитоплазматической мембраны имеют важные и, возможно, различные функции. Не исключено, что поверхностный заряд бактерий участвует в регуляции переноса ионов и веществ.

Ереванский государственный университет,
кафедра биофизики

Поступило 16.II 1984 г.

ԳՐԱՄԲԱՐԱՍԿԱՆ ԲԱԿՏԵՐԻԱՆԵՐԻ ՄԱԿԵՐԵՍԱՅԻՆ ԼԻՑԻ ԿԱՊԸ ԻՌՆԱՅԻՆ ՓՈԽԱՆՍԿՈՒԹՅԱՆ ՀԵՏ

Ս. Ա. ԳՈՆԻԱՆ, Է. Ա. ԿԱՐԱՉՈՒԼԻԱՆ, Ա. Ա. ԻՐՉՈՒՆԻԱՆ

Որոշված է *E. coli* գրամբացասական բակտերիաների և նրանց սֆերոպլաստների էլեկտրակինետիկ պոտենցիալը: Այդ բակտերիաները թույլ թրթվային ու թույլ հիմնային միջավայրնում կրում են բացասական մակերեսային լիցք, որի մեծությունը կախված է միջավայրի pH-ից, K^+ ակտիվությունից և օսմոտիկական շոկից: Լիցքի փոփոխությունը կապված է H^+-K^+ փոխանակության հետ և կարող է դիտվել որպես իոնային փոխանակության օսոտմնաօրինման մեթոդ: Չի բացառվում, որ մակերեսային լիցքը կարգավորում է իոնների տեղափոխությունը:

CONNECTION OF THE SURFACE CHARGE OF GRAMNEGATIVE BACTERIA WITH IONIC EXCHANGE

S. A. GONIAN, E. A. KARAOULIAN, A. A. TRCHOUNIAN

It was shown that *E. coli* cells had negative surface charge, value of which depended on medium pH, K^+ activities and osmotic shock. Change of the surface charge was connected with H^+-K^+ exchange and could be used for the study of ionic exchange. It was not excluded that surface charge could take part in the regulation of ionic transport.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Карагулян Э. А., Гонян С. А., Трчунян А. А. Биофизика, 29, 159—160, 1984.
2. Кушнарев М. А., Дуденкова Л. Д. Журн. эволюц. биохим. и физиол., 2, 134—138, 1966.
3. Лемешко В. В., Товстяк В. В., Ковган Л. Н. ДАН УССР, 11, 75—77, 1981.
4. Трчунян А. А. Биолог. ж. Армении, 36, 605—608, 1983.
5. Тучин С. В., Панасенко В. Н., Игнатов Б. В., Ларченко П. Н. Микробиология, 48, 976—979, 1979.
6. Харамонечко А. С., Ракипянская А. А. Электрофорез клеток в норме и патологии. Минск, 1974.
7. Чернавская М. А., Павлова Н. Б. Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиологии, 2, 62—66, 1983.

8. Bernhards J., Glass R. *Stud Biophys.*, 90, 73—74, 1982.
9. Blank W., Kavanayshi W. P., Cerr G. *Stud. Biophys.*, 90, 31—32, 1982.
10. Durgaryan S. S., Martirosov S. M. *Bioelectrochem. Bioenerg.*, 5, 554—560, 1978.
11. Durgaryan S. S., Martirosov S. M. *Ibid.*, 8, 567—573, 1978.
12. Grinius L., Berzinskene J. *FEBS Lett.*, 72, 151—154, 1976.
13. Kaback H. R. *Methods in Enzymol.*, 22, 99—120, 1971.
14. Martirosov S. M. *Bioelectrochem. Bioenerg.*, 6, 315—321, 1979.
15. Martirosov S. M., Petrostan I. S., Trchounian A. A., Vartanian A. G. *Ibid.*, 8, 613—620, 1981.
16. Martirosov S. M., Trchounian A. A. *Ibid.*, 8, 25—32, 1981.
17. Martirosov S. M., Trchounian A. A. *Ibid.*, 8, 597—603, 1981.
18. Martirosov S. M., Trchounian A. A. *Ibid.*, 8, 605—611, 1981.
19. Nelhof R., Echols W. H. *Biochim. Biophys. Acta*, 318, 25—32, 1973.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXVIII, № 3, 1985

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 577.152.341:577.151.012

ДЕЙСТВИЕ ГЛИКОЗАМИНОГЛИКАНОВ НА СЕКРЕЦИЮ СОЛЯНОЙ КИСЛОТЫ ЖЕЛУДКОМ

В. А. ТРАПКОВ, А. В. САГАТЕЛЯН, К. Я. ЕРЗИНКЯН

Ключевые слова: соляная кислота, гистамин, гистарин, хистроинсульфат, галактонозная кислота

Физиологическое действие гистамина заключается в его участии в регуляции периферического кровообращения, проницаемости клеточных мембран, и поддержании тонуса органов с гладкой мускулатурой и т. д. Содержание гистамина в плазме крови и тканевых жидкостях поддерживается на физиологическом уровне сложной системой нейротормонального контроля высвобождения гистамина из тканевых депо, его инактивации и выведения из организма. Избыточное количество его способствует формированию в организме ряда патологических состояний. Гистамин является одним из гуморальных факторов, принимающих активное участие в процессе язвобразования. Патологическое действие гистамина связано с его способностью вызывать нарушения микроциркуляции в гастродуоденальной стенке с последующим развитием носиллительной реакции в очаге поражения. Кроме того, он стимулирует секрецию париетальными клетками желудка соляной кислоты, оказывающей агрессивное воздействие на гастродуоденальную стенку. Усилению патологического действия гистамина благоприятствует увеличение в слизистой оболочке желудка числа тучных клеток, депонирующих гистамин.

В настоящей работе представлены результаты изучения влияния гликозаминогликанов на индуцированную гистамином секрецию соляной кислоты.

Определение секреции соляной кислоты желудком проводилось по методу Ангуса и Бэжа [1], основанному на регистрации измерений pH непрерывно прокачиваемого через полость желудка физиологического раствора для повышения секреции соляной кислоты. В опытах были использованы препараты гистамина-дифосфата («Флука»), гепарина («Спофа»), хондронинсульфата («Серва») и гиалуроновой кислоты («Ренна»).

В результате исследования установлено, что предварительная инкубация желудка с гликозаминогликанами приводит к уменьшению величины секреторного ответа желудка на введение гистамина.

С целью выявления механизма ингибирования гликозаминогликанами секреции соляной кислоты, индуцированной гистамином, изучалось взаимодействие гистамина с гликозаминогликанами по исчезновению метакромазии толуидинового синего (ТС). В физиологических условиях (pH 7,3; ионная сила 0,15) ТС образует в растворе слабый метакроматический комплекс с изучаемыми гликозаминогликанами посредством ориентации молекул-катионов красителя относительно анионных групп гликозаминогликанов [2].

Введение гистамина в системы ТС—гликозаминогликан сопровождается исчезновением метакромазии вследствие конкурентного вытеснения красителя из комплексов ТС—гликозаминогликан и образованием при участии ионных связей комплексов гистамин—гликозаминогликан.

Таким образом, ингибирование гликозаминогликанами вызванной гистамином секреции соляной кислоты желудком является, по-видимому, следствием непосредственного взаимодействия гликозаминогликанов с биогенным амином или с их способностью блокировать H₂-рецепторы гистамина.

НИИ по биологическим испытаниям химических соединений,

Купавна, Московская область

Поступило 5.XI 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Angus J. A., Black J. W. Brit. J. Pharmacol., 62, 3, 460, 1978.
2. Schoenberg M. D., Moore R. D. Biochim. Biophys. Acta., 83, 1, 42, 1964.

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 615:576.8

ЗАВИСИМОСТЬ АНТИБАКТЕРИАЛЬНОГО ДЕЙСТВИЯ ОТ СТРУКТУРЫ ТИАЗОЛОВ ПИПЕРИДИНОВОГО РЯДА

Дж. А. АВАКИМЯН, Ш. Г. ОГАНЯН, Ю. З. ТЕР-ЗАХАРЯН

Ключевые слова: *стифиллококк, дизентерийная палочка, антибактериальное действие, тиазолы, пиперидины.*

Литературные данные и результаты ранее проведенных исследований производных тиазола позволяют вести дальнейший поиск антибактериальных средств среди названной группы [1, 4—6]. Нами было

выявлено, что триазолы, содержащие тетрагидротиапирановые кольца, не проявляют антибактериального действия. В отличие от них соединения с тетрагидротиапирановыми кольцами, в особенности замещенные в пара положении фенильного кольца метоксигруппой, обладают некоторым антибактериальным действием в отношении стафилококка. На дизентерийную палочку все изученные триазолы, независимо от структуры, не оказывали антибактериального действия (минимально подавляющая концентрация [МПК] > 5 мг/мл) [1].

В настоящей статье приводятся результаты изучения антибактериального действия синтезированных в ИТОХ АН АрмССР триазолов, содержащих пиперидиновые кольца (табл.) [2].

Таблица
Антибактериальное действие триазолов на стафилококки и дизентерийную палочку

R ₁	R ₂	Гидробромиды			Гидрохлориды		
		№ соединения	МПК мг/мл		№ соединения	МПК мг/мл	
			стафилококк	дизентерийная палочка		стафилококк	дизентерийная палочка
СН ₃	н	I	0.6	2.5	XIII	2.5	1.25
	и	II	0.075	0.15	XIV	0.15	0.15
	и	III	0.075	0.15	XV	0.15	0.15
	и	IV	0.075	0.15	XVI		
	и	V	0.15	0.31	XVII	0.15	0.31
	и	VI	0.31	0.6	XVIII	0.15	0.15
С ₂ H ₅	н	VII	0.6	2.5	XIX	2.5	1.25
	и	VIII	0.31	0.31	XX	0.075	0.15
	и	IX	1.25		XXI		
	и	X	0.15	0.6	XXII	0.6	0.6
	и	XI	0.31	0.15	XXIII	2.5	1.25
	и	XII	0.6	2.5	XXIV	0.6	0.6

Материал и методики. Антибактериальная активность определялась методом серийных разведений. В качестве стандартных тест-культур использовались золотистый стафилококк, штамм 209 р, и дизентерийная палочка Флекснера, штамм 6858. Микробная нагрузка составляла $2 \cdot 10^8$ микробных клеток/мл [3].

Результаты и обсуждение. Гидробромид-2 (1-метил-4-пиперидил)-4-фенил триазол (I) задерживает рост стафилококков в концентрации 0,6 мг/мл, а дизентерийной палочки—2,5 мг/мл (табл.). Введение в пара положение фенильного кольца заместителей—Br, Cl, СН₃, ОСН₃—резко повышает антибактериальное действие соединений II, III, IV, V, снижая их МПК как в отношении стафилококка, так и дизентерийной палочки. Причем метоксигруппа (V) снижает МПК в 1 раз, а бром (II), хлор (III) и метильный (IV) радикалы—в 8 раз в случае со стафилококком и соответственно в 8 и 16 раз в случае с дизентерийной палочкой. При введении заместителя в мета положение фенильного кольца (VI) МПК соединения также ниже, чем у незамещенного триазола,

но выше, чем у соединения, замещенного в пара положении (E1), т. е. антибактериальное действие его проявляется в несколько меньшей степени. Замена метильного радикала в пиперидиновом кольце на этильный не изменяет МПК незамещенного производного (VI)—гидробромид 2-(1-этил-4-пиперидил)-4-фенил-триазол оказывает такое же влияние на рост тест-культур, как и его метильный аналог (I). Введение заместителей в пара положение фенильного кольца в основном (за исключением C1), как и у метилпиперидилов, сопровождается усилением антибактериального действия, но в меньшей степени. Как и в случае с метилпиперидилами, замещение фенильного кольца в мета положение сопровождается ослаблением антибактериального действия.

В целом гидробромиды этилпиперидилы менее активны по отношению к стафилококку и дизентерийной палочке, чем метилпиперидилы.

Гидрохлориды соединений (XIII—XXIV) также оказывают антибактериальное действие, но в несколько меньшей степени. Наименее активны и в случае с гидрохлоридами незамещенные в фенильном кольце метил- и этилпиперидилы (XIII, XIX). Введение заместителей в фенильное кольцо в основном, за исключением метоксигруппы радикала у этилпиперидила (XXIII), также сопровождается повышением антибактериального действия. Различие в действии соединений, обусловленное расположением заместителей в фенильном кольце гидрохлоридов, прослеживается лишь у этилпиперидилов (XX, XXIV).

Обобщая данные о производных триазола (83 соединения), можно прийти к заключению, что триазолы, содержащие пиперидиновые кольца, проявляют некоторое антибактериальное действие как в отношении стафилококка, так и дизентерийной палочки. Антибактериальным действием на дизентерийную палочку представленная группа выгодно отличается от других производных триазола, содержащих тетрагидропирановые и тетрагидротрипирановые кольца [1].

Институт тонкой органической химии им. А. Д. Мнджояна
АН Армянской ССР

Поступило 29.11 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Куроян Р. А., Маркосян А. И., Вартамян С. Г., Авакьян Дж. А., Оганян Ш. Г. Арм. хим. ж., 36, 9, 603—609, 1983.
2. Куроян Р. А., Маркосян А. И., Вартамян С. Г. Арм. хим. ж., 36, 9, 710—714, 1983.
3. Методы экспериментальной химиотерапии. 109. М., 1971.
4. El-Shukry (i. J. Iraql., Acad., 31, 4, 93—110, 1980.
5. Shukri J., Shubber A., Alchahabi F., Khattifa K. A., Hassar F. K. Iraql. J. Sci., 20, 1, 75—86, 1979.
6. Simit J., Muresan A., Pop R. D., Chorean V. Rev. Roum Biochim., 19, 1, 81—84, 1982.

УДК 616—007:616—053.31

ЧАСТОТА И СТРУКТУРА ВРОЖДЕННЫХ ПОРОКОВ РАЗВИТИЯ У НОВОРОЖДЕННЫХ

Г. Г. ОКОЕВ, И. П. ЗУРАБЯН, Э. С. БОЛЯН, Н. В. СИМОНЯН,
С. А. МИДЯН, Э. Н. ОГАНОВ

Ключевые слова: врожденные пороки развития, структура множественных врожденных пороков развития.

В последние годы резко изменилась структура детской заболеваемости и смертности. На фоне снижения бактериальных инфекций значительно чаще стали диагностироваться острые вирусные респираторные инфекции [6] и микоплазменная инфекция [2]. Наряду с этим, значительно увеличился удельный вес врожденных пороков развития (ВПР), которые в структуре перинатальной и ранней детской смертности занимают III—IV места [3]. Дальнейшее снижение детской заболеваемости и смертности связано с разработкой эффективных мер профилактики ВПР, какими являются медико-генетическое консультирование и пренатальная диагностика.

ВПР—довольно гетерогенная группа врожденной патологии, среди причин которой ведущее место занимают наследственные факторы. По данным Лазюка и Усовой [4], из общего числа ВПР 76,7% составляют изолированные пороки, 18,0%—множественные врожденные пороки развития (МВПР) и 5,3%—системные. Установлено, что менделирующие ВПР составляют 13% (в том числе 5,3%—рецессивные и 7,7%—доминантные формы), хромосомные синдромы—5,2%, мультифакториальные—53,0%, средовые—1,9%.

При изучении врожденных пороков развития важны вопросы их популяционной распространенности и точное знание этиологической структуры, являющиеся основой для создания долговременной программы генетического мониторинга, а также составной частью профилактических мероприятий, осуществляющихся через медико-генетическое консультирование [5].

В настоящей работе представлены результаты изучения частоты ВПР и структуры МВПР по данным родильных домов г. Еревана.

Для выявления частоты рождения детей с ВПР использованы архивные материалы родильных домов г. Еревана за 1975—1981 годы, а также данные специальной регистрации за 1982—1983 годы. Регистрацию ВПР осуществляли по данным заключений педиатров и выписок из протоколов патологоанатомического вскрытия, распределив их по годам и отдельным родильным домам. В анализ включали те типы ВПР, которые выявляются независимо от квалификации врачей: случаи МВПР, пороки центральной нервной системы (анэнцефалия, гидроцефалия, спинномозговые грыжи, черепномозговые грыжи, микроцефалия), расщелина губы и неба, полисиндактилия, пороки конечностей, атрезия пищевода, прямой кишки и ануса.

Всего изучено 188609 историй рождения детей, среди которых в 1317 случаях (что составляет 6,98 на 1000 рождений) диагностированы перечисленные выше ВПР (табл.

1 и рис.) Можно видеть, что значительный удельный вес составляют МВПР—41,5% от общего числа детей с ВПР. Этот показатель не отражает реального соотношения МВПР и изолированных ВПР, так как в список последних были включены лишь 13

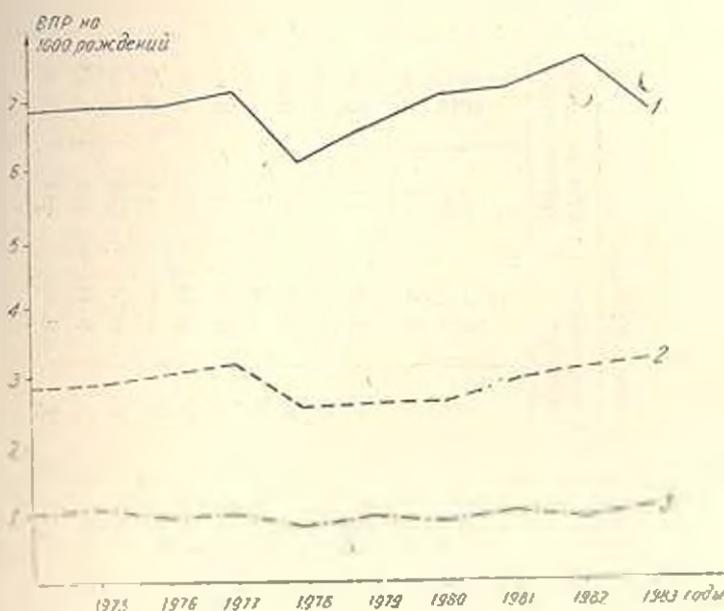


Рис. Колебания врожденных пороков по годам: 1 — общее число врожденных пороков развития; 2 — множественные врожденные пороки развития; 3 — синдром Дауна.

Сравнение частоты встречаемости МВПР и изолированных ВПР по отдельным годам обнаружило ее стабильность в период 1975—1983 годов.

Между отдельными родильными домами выявлено значительное различие в показателе общей частоты ВПР (от 5,54 до 9,49 на 1000 рождений), что связано, видимо, со специализацией каждого из них в родовспомогательной помощи при той или иной патологии беременности.

Анализ сезонных колебаний ВПР обнаружил тенденцию к увеличению частоты рождения детей с ВПР в осенний период (сентябрь—ноябрь), 8,2 на 1000 рождений, к уменьшению их в зимний период (декабрь—февраль), 6,3 на 1000 рождений, при 7,35 и 7,47 на 1000 рождений в весенний и летний периоды соответственно.

В последние годы на базе НИИ акушерства и гинекологии МЗ АРМССР организован текущий регистр рождений с ВПР как по родильным домам г. Еревана, так и районных больниц.

Основное внимание уделяется случаям с МВПР, анализ которых в наибольшей степени отвечает задачам генетического мониторинга и медико-генетического консультирования [1].

Проведен клинико-морфологический, клинико-генеалогический и цитогенетический анализ у 202 детей с множественными врожденными пороками развития, включая 139 случаев, выявленных в городе Ереване и 63 случая из районных родильных домов. Распределение их по отдельным нозологическим формам представлено в табл. 2.

Из хромосомных синдромов на основе клинико-морфологического и цитогенетического анализов в 59 случаях установлен синдром Дауна,

Таблица 1

Частота рождения детей с ВПР по данным родильных домов г. Еревана

Годы	Число рождений	ВПР		МВПР		Пороки ГИЛ		Расщелина губы неба		Полидактилия синдактилия		Агрезия ануса, прямой кишки		Пороки конечностей	
		абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений	абсолютное число	на 1000 рождений
1975	19152	131	6,89	58	2,93	34	1,75	18	0,93	9	0,46	9	0,46	6	0,31
1976	20176	140	6,91	62	3,07	37	1,83	15	0,74	9	0,45	11	0,55	6	0,30
1977	20449	118	7,24	64	3,13	40	1,96	16	0,78	8	0,39	12	0,59	8	0,39
1978	20763	116	5,67	53	2,55	31	1,61	13	0,63	8	0,39	12	0,58	6	0,29
1979	20349	139	6,61	54	2,58	32	1,53	19	0,86	11	0,53	18	0,86	6	0,29
1980	21175	150	7,05	55	2,69	49	2,31	17	0,80	9	0,43	13	0,61	7	0,33
1981	21952	159	7,24	63	2,87	45	2,05	21	0,96	10	0,46	14	0,64	6	0,27
1982	21606	167	7,73	65	3,05	43	1,94	27	1,25	11	0,51	14	0,65	7	0,32
1983	22093	154	6,81	72	3,26	41	1,86	17	0,77	9	0,41	10	0,45	5	0,27
Всего	188609	1317	6,98	547	2,9	354	1,88	162	0,86	84	0,44	113	0,59	57	0,30

Основные группы синдромов множественных врожденных пороков развития

Группы синдромов	Число	%
Хромосомные синдромы	77	38,12
Многояичные синдромы	35	17,33
Синдромы с доминантным наследованием	14	6,93
Синдромы с рецессивным наследованием	19	9,41
Синдромы с X-сцепленным наследованием	2	0,99
Синдромы с неустановленным типом наследования	7	3,46
Синдромы с неустановленной этиологией	3	1,49
Неклассифицированные комплексы	76	37,62
Эмбриофетопатии	4	1,98
В с е г о	202	100

в 9—синдром Патау, в 6—синдром Эдвардса, в 2—синдром «кошачьего крика», в 1 случае синдром Вольфа-Хиршхорна.

Среди доминантных синдромов в 2 случаях диагностирован синдром БЕС, в 3—Ларсена, в 2—Куринта, по 1 случаю синдромов Франческетти, Нагера, «БОР», Апера, Стиклера и Хольта-Орама.

Рецессивные синдромы были представлены следующими пазологическими формами: синдром Меккеля—5 случаев, летальной карликовости—3 случая, кампомелический синдром—3, псевдоталидомидный синдром—1, синдром Фринса—1, Мора—1, КРП-II—1, гидролетальный синдром—1 случай.

Синдромы с X-сцепленным наследованием: РЛП-I—1 случай, синдром гидроцефалии и аплазии 1 пальца—1 случай.

Синдромы с неустановленным типом наследования: синдром Видеманна-Беквита—4 случая, де Ланге—2, Рубинштейна-Тейби—1 случай.

В 3 случаях установлены синдромы с неустановленной этиологией: синдромы «VATER» и амниотических перетяжек.

Среди четырех случаев эмбриофетопатии, исходя из анамнеза родителей и данных клинико-лабораторных исследований, диагностировано по одному случаю синдрома вирусной краснухи, сифилитической эмбриофетопатии, врожденного токсоплазмоза и эмбриофетопатический синдром в результате отравления свинцом. Таким образом, анализ учетно-оперативной документации родооказательных и детских лечебно-профилактических учреждений показал, что частота так называемых модельных типов ВПР, т. е. пороков, специально отобранных для исследования, исходя из предположения об их полном учете при рождении, составляет 7 на 1000 рождений. Этот показатель в сравнении с данными, полученными Лазюком и Усовой, несколько ниже. Это расхождение объясняется, по всей вероятности, тем, что цитируемые выше авторы учет ВПР проводили среди антенатально погибших плодов массой выше 600 г и у детей (как живых, так и мертворожденных) в возрасте до 1 года, а исходили из результатов учета антенатально погибших плодов массой выше 1000,0 г и детей в возрасте до 1 месяца.

Более полный ответ на этот вопрос будет получен при анализе данных специальной текущей регистрации, которая осуществляется в родовспомогательных учреждениях г. Еревана и которая должна охватывать все детские поликлиники и стационары.

Анализ материалов показывает, что оперативная текущая регистрация детей с врожденными пороками развития, с тщательным врачебным осмотром каждого ребенка, клинико-морфологическим, клинико-генетическим и цитогенетическим исследованиями всех множественных врожденных пороков развития оказывается более информативной и надежной.

НИИ акушерства и гинекологии им. П. К. Крупской

МЗ Армянской ССР

Поступило 12 VII 1984 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бочков Н. П. Генетика человека (наследственность и патология), М., 1978
2. Гусман В. С., Непомнящая Е. М. Архив патологии, 7, 78—82, 1980.
3. Лазюк Г. И. Архив патологии, 7, 24—28, 1980.
4. Лазюк Г. И., Усова Ю. И. Тез. докл. I Всесоюзного съезда медицинских генетиков, 185, Киев, 1983
5. Кулешов Н. П., Шрам Р. В кн.: Перспективы медицинской генетики. Под ред. Бочкова Н. П., М., 1982.
6. Цинзерлинг А. В. Архив патологии, 7, 10—15, 1980

«Биолог. ж. Армения», т. XXXI/III, № 3, 1985

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 631.83.004.14

ФОРМЫ КАЛИЯ В КАРБОНАТНОМ ЧЕРНОЗЕМЕ ПРИ ДОЛГОЛЕТНЕМ ПРИМЕНЕНИИ КАЛИЙНЫХ УДОБРЕНИЙ

А. Р. КАРАПЕТЯН

Ключевые слова: чернозем карбонатный, удобрения калийные.

При взаимодействии с почвой калий, внесенный с удобрениями, претерпевает разнообразные изменения и превращения, которые в зависимости от почвенно-климатических условий проявляются по-разному. Это в значительной мере определяет действие калийных удобрений.

Установлено, что многолетнее систематическое применение калийных удобрений на дерново-подзолистых суглинистых и черноземных почвах не приводит к значительному увеличению обменного калия. В этих почвах наблюдается наибольшее необменное поглощение [4, 7]. По многолетним данным Ротамстедской опытной станции, при систематическом применении удобрений около 90% не использованного растениями калия может закрепиться в необменной форме [5].

Между формами калия в почве существует подвижное равновесие. По мере потребления калия растениями из почвенного раствора происходит его восстановление за счет обменного и необменного калия. Аналогично этому может протекать и процесс перехода калия в обменную форму и обратно [2, 3].

Содержание подвижного калия в почве не полностью отражает потребность растений в калийных удобрениях. Для объективной оценки обеспеченности культур калием необходимо установить насыщенность почвенного поглощающего комплекса обменным калием, $\frac{K \cdot 100}{T}$, или же

отношение активности калия и щелочноземельных катионов в почвенном растворе, $\frac{aK \cdot 100}{a(Ca + Mg)}$. Если $\frac{K \cdot 100}{T}$ находится в пределах 1,8—3,0%,

а $\frac{aK \cdot 100}{a(Ca + Mg)}$ в пределах 7—12, то калийные удобрения не эффективны [1].

Целью наших исследований было изучение влияния длительного применения калийных удобрений на формы калия в условиях карбонатных черноземов Ширакского плато.

Материал и методика. Исследования проводились на образцах почвы, взятых в 1982—1983 гг. с пахотного слоя в соответствии с вариантами стационарного опыта (табл. 1), заложеного в 1949 г. на Ленинкалской селекционной станции.

Таблица 1

Удобрения, внесенные в соответствии с вариантами опыта 1949—1983 гг.

Варианты	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
1	—	—	—
2	1650/450	1770/225	610/540
3	1800/450	261/225	870/540
4	140/450	1770/225	1345/540
5	1850/450	1770/225	1345/540
6	1850/450	1290/225	1345/540
7	1920/450	850/225	120/540

Примечания: 1. В числителе кг/га действующего вещества минеральных удобрений, в знаменателе кг/га действующего вещества навоза; 2. в варианте 2 калий не вносится с 1972 г., в варианте 6 фосфор—с 1976 г., 7—фосфор и калий—с 1966 г.

Почва опытного участка—горный карбонатный среднесуглинистый чернозем со следующей агрохимической характеристикой: гумус—3,1%, общий азот—0,20, фосфор—0,11, калий—2,1%, подвижный фосфор и обменный калий—соответственно 1,5 и 11,6 мг/100 г почвы, pH вод. 7,31. Агрохимический анализ почвы проводили общепринятыми методами, воднорастворимый калий определяли по Александру, обменный—по Мачигину, необменный—по Пчелкину, степень насыщенности почвенного поглощающего комплекса обменным калием—по Азаяну, калийный потенциал—по Уайриху. Дальнейшее определение калия и щелочных проводили на иоменном фотометре.

Результаты и обсуждение. Результаты исследований показали, что длительное систематическое применение калийных удобрений на

карбонатном черноземе увеличивает содержание необменного калия по сравнению с контролем на 10,8—14,8 мг/100 г почвы (табл. 2). Необменный калий—это резерв усвояемого калия в почве. Поэтому при характеристике плодородия почвы в отношении калия следует учитывать не только калий почвенного раствора и обменный, но и пытаться охарактеризовать почву в отношении необменного калия.

Таблица 2

Влияние длительного применения удобрений на содержание форм калия и калийный потенциал почвы (K_2O , мг/100 г почвы)

Варианты	Необменный калий	Обменный калий*	Воднорастворимый калий	$\frac{K-100}{T}$	$\frac{aK \cdot 100}{a(Ca + Mg)}$	pK—0,5 p(Ca : Mg)
1	82.8	$\frac{41.6}{1.06}$	1.1	2.1	7.9	2.59
2	89.8	$\frac{37.0}{0.95}$	1.0	1.9	7.4	2.60
3	93.6	$\frac{45.9}{1.18}$	1.3	2.4	9.6	2.49
4	97.1	$\frac{45.7}{1.17}$	1.1	2.3	9.2	2.50
5	94.7	$\frac{46.3}{1.12}$	1.2	2.2	8.7	2.53
6	97.6	$\frac{44.8}{1.15}$	1.2	2.3	8.7	2.53
7	84.7	$\frac{38.9}{1.00}$	1.0	2.0	7.7	2.59

* В знаменателе K_2O , экв/100 г почвы.

Основной формой калия, потребляемой растениями, является обменный калий почвы. В исследуемой почве он составляет 1,7—2,2% валового калия, что находится в пределах значений, установленных для других районов страны [7]. Длительное внесение калийных удобрений повысило содержание обменного калия на 2,3—5,2 мг/100 г почвы по сравнению с контролем.

Определение степени насыщенности почвенного поглощающего комплекса обменным калием показало, что она находится в пределах оптимальной. Этим, очевидно, и объясняется низкая эффективность калийных удобрений на данной почве. Однако из данных табл. 2 видно, что при длительном применении только азотных и фосфорных удобрений происходит обеднение почвы калием. Поэтому для поддержания почвенного плодородия на высоком уровне необходимо внесение полного минерального удобрения.

Содержание воднорастворимого калия в исследуемой почве незначительно. Длительное применение калийных удобрений не оказывает влияния на содержание этой формы калия в почве.

Согласно современным представлениям [1, 6], условия калийного питания растений определяются не только абсолютными величинами

содержания той или иной фракции, но и их мобильностью, во многом зависящей от присутствия в среде других ионов и, в частности, ионов щелочноземельных оснований. В связи с этим в исследуемом черноземе определялось отношение активности калия к активности кальция и магния:

$$\frac{aK \cdot 100}{a(Ca + Mg)}, \text{ рК} = 0,5p(Ca + Mg).$$

Полученные данные (табл. 2) позволяют отметить, что внесение калийных удобрений приводит к существенному увеличению этого показателя и снижению величины калийного потенциала.

Таким образом, в условиях долголетнего опыта стабильное накопление калия в пахотном слое удобренной почвы четко регистрировалось методами, использованными в наших исследованиях.

НИИ земледелия МСХ Армянской ССР

Поступило 11.V 1981 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Авиакян Н. О. *Агрохимия*, 7, 37—43, 1981.
2. Аствацатурян Б. Н. Докл. ввс., Ереван—Эчмиадзин, 1972.
3. Дашкович К. А., Пачиткина В. А., Константинова В. Н. *Агрохимия*, 1, 44—48, 1978.
4. Жукова Л. М., Силасова В. Е. В кн.: *Удобрение и плодородие почв*. М., 1966.
5. Кук Дж. *Регулирование плодородия почв*. М., 1970.
6. Медведова О. П. В кн.: *Агрохимические методы исследования почв*. М., 1975.
7. Пчелкин В. У. *Почвенный калий и калийные удобрения*. М., 1966.

«Биол. ж. Армении», т XXXVIII, № 3, 1985

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597—6

О ПОЛИМОРФИЗМЕ ЗАКАВКАЗСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ

Л. С. МЕЛКУМЯН, К. Е. ВАРДАНИЯ

Ключевые слова: фауна Армении, лягушка озерная, полиморфизм, половой диморфизм.

Полиморфизм рисунка и окраски кожи ранее анализировался для ряда видов рода *Rana* отечественной фауны [1—9, 11]. Различные сочетания элементов рисунка кожи лягушки могут свидетельствовать о генетической разнородности популяции и использоваться при изучении микроэволюционного процесса [8, 10]. Так как степень проявления полиморфизма в популяциях неодинакова, то для полного изучения его в пределах вида исследования следует проводить на большом количестве популяций. Изменчивость рисунка и окраски кожи одного из самых распространенных видов земноводных—озерной лягушки—в ус-

ловнях Армении исследована недостаточно, это и побудило нас заняться ее изучением.

Материал был собран летом 1982—1983 гг. в окрестностях г. Арташат—850 м над ур. м., с. Золакар Мартунинского района—1900 м и в бассейне р. Аргичи—2500 м. Всего изучено 667 особей, из которых 330 составляли сеголетки, только что завершившие метаморфоз.

При анализе полиморфизма рисунка и окраски спины озерной лягушки мы исследовали следующие признаки: наличие светлой спинной полосы (*striata*), наличие пятен на спине (*maculata*), общий тон окраски спины (E), который может быть зеленым или серым. Определялась также частота встречаемости особей с чисто белым брюхом и горлом или с пигментированным в виде мелких пятен горлом.

Полученные результаты приведены в таблице. На основании их сравнения можно прийти к выводу, что частота встречаемости пятнистых особей в изученных популяциях практически одинакова. Лишь у самок Арташатской популяции чаще встречались особи без пятен, составляющие $10 \pm 4,8\%$ от общего их количества. Поскольку в других популяциях достоверных различий по этому признаку между самцами и самками не обнаружено, то он не может считаться проявлением полового диморфизма. Аналогичные данные получены и при изучении частоты встречаемости особей с полосой посередине спины (*striata*). Здесь можно утвердительно говорить лишь о возрастных различиях, потому что в двух популяциях (Золакарский и Аргичинский) среди сеголеток особи с полосой встречаются достоверно чаще. Однако неясны причины этих различий: либо это результат плохой выживаемости животных, обладающих этим признаком в более старшем возрасте, или с возрастом полоса исчезает. По частоте встречаемости полосатых особей выявляются различия также между популяциями: самая низкая встречаемость их отмечена в Золакарской популяции (из данных таблицы видно, что различия в большинстве случаев достоверны). Особенно заметны различия в количестве этих форм у самок Арташатской и других популяций.

Нами выявлены также различия между популяциями по встречаемости животных с серой окраской спины. В Арташатской популяции животные с серой спиной встречаются только среди самок, а самцы и сеголетки всегда зеленого цвета. В Золакарской популяции очень редко (2,8%) серые особи попадают среди самцов, но в бассейне р. Аргичи среди самцов и самок они составляют около 15%. Причины этих различий неясны, так как неизвестно, от чего зависит общий фон окраски спины — от условий среды или от генетических факторов.

Можно предположить, что окраска и рисунок кожи животных сравниваемых популяций генетически обусловлены. При скрещивании двух японских видов, *R. nigromaculata* и *R. brevipoda*, было установлено, что светлая молочно-белая окраска горла и брюха является доминантным признаком по сравнению с пятнистостью. У озерной лягушки этот признак обусловлен генетически, потому что изученные японскими зоологами виды лягушек близки к озерной.

Из наших данных видно, что с увеличением высоты над уровнем моря количество самцов с пятнистым горлом увеличивается, а отноше-

Частота морфы у озерной лягушки, %

Популяции (высота над ур. моря, м)	Пол	М о р ф ы				
		N	S	M	E	A
Арташат (850)	♀♀	40	55±7.87	90±5.00	80±7.07	25±6.85
	♂♂	86	46.5±5.37	98.8±1.18	100	34.8±5.13
Арташат (сеголетки)	—	58	51.72±4.30	100	100	100
Залакар (1960)	♀♀	61	17.18±4.71	98.4±1.56	100	7.81±3.35
	♂♂	72	15.27±4.24	94.4±2.71	97.2±1.94	47.22±5.88
Залакар (сеголетки)	—	158	33.5±3.75	99.09±0.26	100	у всех пятнистое горло и белое брюхо
Аричи (2540)	♀♀	48	25±6.25	97.9±2.07	85.4 5.10 11.58 5.09	18.75±5.64
	♂♂	37	19.54±8.07	100	86.48 5.68 8.11±0.50	67.56±7.72
Аричи (сеголетки)	—	101	53.81±4.89	100	100	у всех пятнистое горло и белое брюхо

Примечание: N—общее количество особей. S—особи с поперкой на спине (striata). M—особи с пятнами на спине (maculata). E—окраска спины, A—особи с белым горлом и брюхом (alba).

нии самок такой закономерности не выявлено, а среди сеголеток все особи двух горных популяций имеют пятнистое горло и белое брюхо, в то время как в Арташатской популяции они имеют чистое белое горло и брюхо.

Таким образом, полиморфизм в изученных популяциях проявляется в разной степени: как возрастные, так и половые различия в частоте встречаемости одних и тех же морф внутри популяций выражены неодинаково, и они могут быть не менее значительными, чем различия между популяциями. Все это не позволяет однозначно судить о факторах, контролирующих поддержание полиморфизма в изученных нами популяциях.

Армянский педагогический институт им. Х. Абовяна

Поступило 1.VI 1981 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бахеров В. А. В кн.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке, 11—16, Л., 1981.
2. Боркин Л. Я. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 74, 17—23, 1977.
3. Боркин Л. Я., Тихенко Н. Д. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 89, 18—34, Л., 1979.
4. Ганесн И. Г. Сб.: Вопросы герпетологии, 34—35, Л., 1981.
5. Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР, 174, М., 1978.
6. Песков В. Н. Сб.: Вопросы герпетологии, 103—104, Л., 1981.
7. Топоркова Л. Я. Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки, 1, 31—36, М., 1965.
8. Шоари С. С., Ищенко В. Г. Бюлл. Московского общ-ва защиты природы, отдел биологии, 74, 3, 127—134, 1968.
9. Шупик Е. Л. Информ. мэт-лы Ин-та экол. раст. и животных Уральского научного центра АН СССР (Отчеты ежегодн. зool. лаб.), 36—37, Свердловск, 1977.
10. Яблоков А. В. В кн.: Тезисы Всесоюзн. совета по проблемам «Вид и его продуктивность в ареале», 42—43, Л., 1974.
11. Borokin L. J., Guranian V. J., Tikhonko N. D. и Zilins J. A. Mus. Zool. Mus., Вест-Пол., 35, 1, 153—170, 1979.

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

РЕФЕРАТЫ

УДК 575.24:323.1

МОДИФИКАЦИЯ ЭФФЕКТА γ -ИЗЛУЧЕНИЯ, ВЫЗВАННАЯ АЗОТНОКИСЛЫМ УРАНИЛОМ, У МЫШЕЙ

С. Х. АРТУНЯН, В. А. ШЕВЧЕНКО

Совместное действие двух или нескольких разнокачественных факторов, обладающих генетической токсичностью, — частое явление в природе. В этой связи значительный интерес представляет свойство того или иного химического вещества модифицировать эффект ионизирующего излучения. Воздействие ионизирующего излучения на клетку яв-

ляется сложным многоэтапным процессом, который в конечном счете может привести к поражению генома.

Окончательное формирование биологического эффекта радиационного воздействия происходит с участием процессов репарации. Введение модификатора радиационного поражения на каком-либо этапе может изменить результат воздействия ионизирующего излучения в сторону усиления или ослабления. В соответствии с этим были поставлены эксперименты по изучению совместного действия азотнокислого уранила с γ -излучением на наследственный аппарат мышей. Эффект модификации исследовали в генеративной и соматической ткани по тестам ДЛМ, ХА в клетках костного мозга.

По тесту ДЛМ не обнаружено эффекта модификации при испытании дозы 2 Гр γ -облучения и введении 6 мг/кг азотнокислого уранила за 4 ч до облучения и после облучения. Он наблюдался в костном мозге при дозе γ -лучей 1, 2, 4 Гр. и концентрации азотнокислого уранила 2, 4, 6; 18 мг/кг, введенного за 4 ч до γ -облучения и непосредственно после него. Все концентрации азотнокислого уранила вызывали эффект модификации по типу антагонизма. Предполагаемый механизм модифицирующего действия азотнокислого уранила — ингибирование ферментов репарации с гибелью генетически поврежденных клеток.

9 с., рис. 5, библиогр. 10 назв.

Институт общей генетики АН СССР
им. Н. Н. Вапилова

Поступило 10.1 1985 г.

Полный текст статьи депонирован в ВНИИТБ

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

РЕФЕРАТЫ

УДК 576.8.575.24

РЕЗУЛЬТАТЫ БИОХИМИЧЕСКОГО И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА НЕКОТОРЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ МУТАНТОВ МЕСТНЫХ СОРТОВ СОИ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА

МАЙ КУАНГ ВИНЬ, В. П. БЕГЛАРИН

Работа посвящена изучению биохимических и цитогенетических изменений у 9 хозяйственно-ценных мутантов, индуцированных рентгеновскими лучами и химическими мутагенами (НММ, НДММ и ЭН), некоторых местных сортов сои Северного Вьетнама и выяснению взаимосвязи между этими изменениями и урожайностью, а также качеством продукции этой культуры.

Установлено, что влияние мутагенов приводит к обратному уменьшению содержания общих белков и свободных аминокислот, а в некоторых случаях повышению способности организма к мобилизации

запасов свободных аминокислот для построения белковых молекул и, следовательно, к увеличению содержания последних в семенах сои. Отмечена также узкая вариабельность масличности по сравнению с белковостью. В анализируемых образцах изменчивость содержания общего белка колеблется от $-6,46\%$ до $-7,69\%$, а жиров — от $+0,94\%$ до $-1,74\%$. С помощью индуцированного мутагенеза установлена реальная возможность преодоления существующей отрицательной корреляции между белковостью и урожайностью этой культуры. У выделенных мутантных форм высокая урожайность сочетается с повышенной белковостью.

Установлена взаимосвязь между всхожестью, митотической активностью и характером роста (гигантизм, полукарликовость, карликовость), зависимость высоты растений от величины митотического индекса. У высокорослых мутантов низкорослого исходного сорта митотический индекс значительно выше. У карликовых мутантов высокорослого исходного сорта выявлена обратная картина. Обнаружена значительная доля хромосомных нарушений и перестроек в мейотических клетках семян у некоторых мутантов M_3 , что, по всей вероятности, является причиной абортивности бобов у некоторых многобобовых мутантов. Полученные данные свидетельствуют о необходимости дальнейшего целенаправленного отбора у выделенных мутантов сои для получения константных и нужных форм.

Стр. 9. Библиогр. 19 назв.

Ереванский государственный университет,

кафедра генетики и цитологии

Поступило 7.1.1985 г.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИИ

«Биолог. ж. Армения», т. XXXVIII, № 3, 1985

РЕФЕРАТЫ

ИДК 636.22/28.082.453.52

О ЗНАЧЕНИИ ДВОЙНОГО ЛУЧЕПРЕЛОМЛЕНИЯ И ОРИЕНТАЦИИ МОЛЕКУЛ В МЕМБРАНАХ В ОЦЕНКЕ КАЧЕСТВА СЕМЕНИ БЫКА

Б. Н. АВЕТИСЯН, А. О. МАНАСЯН, Ш. С. САЛКЯН, А. К. ДАДИВАНЯН

Жидкие кристаллы обладают двойным лучепреломлением (ДЛП) вследствие ориентационного упорядочения молекул, являются функциональной средой для протекания ферментативных процессов и играют важную роль в формировании нормы и патологии. Целью настоящей работы явилось исследование ДЛП в мембранах спермиев для оценки качества семени при хранении в условиях 2° в глюкозо-цитратно-желточной среде и глюкозо-цитратно-желточно-андекалиновой среде, со-

державшей андекалин (калликреин содержащий препарат) и в 4 раза меньшее количество желтка.

ДЛП и ориентация биополимерных молекул спермиев быка определялись методом поляризационной микроскопии, основанной на измерении угла вращения плоскости поляризованного света оптически активными веществами. Параллельно определялась биологическая полноценность спермиев акроскопическим методом, который основан на изменении преломления света при боковом освещении раздавленной капли семени с помощью конденсора темного поля.

В результате исследований обнаружили, что ДЛП, как и качество семени, убывает во времени, однако добавление андекалина способствует сохранению ДЛП, а также качества на более высоком уровне, что, возможно, определяется стабилизацией мембранных структур (Δq 3,2 против 2,6 в контроле в 1-й день хранения и 1,3 против—3,3 на 3-й день).

Таким образом, метод поляризационной микроскопии можно использовать для оценки целостности цитоплазматической мембраны спермиев, являющейся главным корпускулярным антигеном, сила которого зависит от морфологической целостности спермиев и предложить этот метод для оценки качества семени и сред разбавления.

Табл. 1, илл. 1, библиогр. 12 назв.

Армянский зооветеринарный институт
Полный текст статьи депонирован в ВИНТИ

Поступило 9.1 1985 г.

«Биолог. ж. Армении», т. XXVIII, № 3, 1985

ХРОНИКА

В. О. КАЗАРЯН, С. С. ЗАТИКЯН, А. М. БАРСЕГЯН. *«Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Анатомия, физиология, биохимия и генетика растений»*. Изд. АН АрмССР, Ереван, т. I (1900—1975), 1980, 426 с., т. II (1976—1980), 1984, 403 с.

В течение 1980—1984 гг. сотрудниками Фундаментальной библиотеки АН Арм. ССР и Института ботаники АН АрмССР были изданы два тома библиографии «Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Анатомия, физиология, биохимия и генетика растений», охватывающей 5800 названий книг и статей.

Несмотря на давние традиции и успешное развитие ботанической науки в Советской Армении, по сей день в этой области нет ни одной библиографии. Потребность в таком указателе остро ощущалась не только среди специалистов-ботаников, но и более широких кругов читателей. Составление сводной библиографии по главнейшим ботаническим дисциплинам представлялось необходимым также и для дальнейшего развития самой ботанической науки. Она позволит выяснить состояние исследований по той или иной проблеме и выявить существующие пробелы. Необходимость составления ботанической библиографии продиктована также рядом других обстоятельств: все увеличивающимся числом учреждений и исследователей, разрабатывающих различные аспекты ботанической науки, расширением работ координации важнейших научно-технических достижений, направленной на объединение усилий ученых, работающих в разных областях знаний.

Растительный мир Армении чрезвычайно богат и разнообразен: пустыни и степи, скалистые горы, торфяные болота, нагорные степи и фриганы, широколиственные и хвойные леса, арчевые и шибляковые редколесья, альпийские, субальпийские луга и множество редких, реликтовых и уникальных растительных группировок. В Армении, как живые памятники, до сих пор сохранились многие дикорастущие зобовые представители культурных растений—пшеницы, ячменя, ржи, гречи, ореховых и т. д., являющиеся ценнейшим генетическим материалом для селекции. Особую ценность природных растительных богатств теснейшим образом связано с решением вопросов народного хозяйства республики, а именно расширением кормовой базы животноводства, использованием и улучшением естественных лугов и пастбищ, лесоразведением, созданием почвозащитных лесных полос, озеленением и т. д. По всем этим вопросам в Армении имеется обширная литература, и армянские ботаники внесли значительный вклад в развитие ботанической науки в СССР.

За более чем 80-летний период ботанических исследований в Армении накоплено огромная литература. Ориентироваться во многих малодоступных работах, посвященных флоре, растительности, растительным ресурсам, анатомии, физиологии, биологии и генетике растений Армении, нелегко даже опытному исследователю.

Основная задача библиографии—облегчить поиск необходимых литературных источников, указать, где и как следует искать нужные материалы, собрать и сделать доступными разпыленные сведения.

В решениях XXVI съезда и последующих пленумов ЦК КПСС указывается на необходимость резкого качественного и количественного повышения продуктивности естественных кормовых угодий.

По вопросам улучшения природных кормовых угодий и их рационального использования в Армянской ССР имеется богатая литература. Армянские луговеды внесли вклад в решение научно-практических проблем по луговодству республики.

Для осуществления Продовольственной программы и расширения работ по селекции высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных растений немаловажное значение имеет цикл работ, посвященный изучению диких сородичей культурных растений.

Особую актуальность в Армении приобретают исследования, касающиеся проблем облесения эродированных земель, озеленения городов, охраны редких и исчезающих представителей флоры и растительности, рационального использования растительного сырья, микрофлористические и миксоценологические исследования и т. д. Республика по праву считается одним из научных центров изучения онтогенеза и корневистого взаимоотношения высших растений в СССР.

Библиографический материал расположен в пятнадцати крупных разделах и некоторых из них имеют подразделы. С целью облегчения пользования библиографией к ней прилагаются именной указатель авторов и алфавитный указатель армянских, русских и латинских названий видов, семейства и порядков растений.

Хочется надеяться, что эта полезная работа будет продолжена.

