სსიპ გრარული რადიოლოგიისა და ეკოლოგიის ინსტიტუტი

სამკურნალო მცენარეების პროდუქტიულობის გაზრდის რადიაციულიხერხი

დისერტაცია

სოფლის მეურნეობის დოქტორის
აკადემიური ხარისხის მოსაპოვებლად

ნინო პოპიაშვილი

ხელმძღ.: ბიოლოგიურ მეცნიერებათა კანდიდატი
მ. გოგებაშვილი

თბილისი
2006

სარჩევი

შესავალი ;

თავი 1. ლიტერატურული მიმოხილვა ;

1.1 მცენარეულ ორგანიზმებზე მაიონიზებელი გამოსხივების მოქმედების სპეციფიკურობა;

1.2 რადიაციის გავლენა მცენარის ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური პროცესების ინტენსივობაზე;

1.3 გარე ფაქტორების ზემოქმედება მცენარისათვის დამახასიათებელ მეორეულ მეტაბოლიმზე ;

1.3.1 ალკალოიდების ბიოსინთეზისა და მეტაბოლიზმის თავისებურებანი უმაღლეს მცენარეებში ;

1.3.2 ალკალოიდების ბიოსინთეზის რეგულაცია ;

1.4 მაიონიზებელი გამოსხივებით გამოწვეული ეფექტების პრაქტიკული ასპექტები ;

თავი 2. კვლევის ობიექტი და მეთოდები ;

2.1. კვლევის ობიექტი და მისი რადიაციული დამუშავების მეთოდიკა ;

2.2. დასხივებული მცენარეული ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობის ანალიზის მეთოდი ;

2.3. დასხივებული მცენარეების ცილოვანი ნაერთების განსაზღვრის მეთოდი ;

2.4. ტროპანული რიგის ალკალოიდების
ანალიზის მეთოდი ;
2.5 ლემას ფოთლებში ენდოგენური აუქსინების
განსაზღვრის მეთოდი ;
2.6. მცენარეული ქსოვილების კულტივირების
მეთოდიკა *in vitro* პირობებში ;
თავი 3. გამა-რადიაციის გავლენა ლემას
ზრდა-განვითარებაზე;
3.1. გამა-დასხივების გავლენა ლემას
თესლის რადიორეზისტენტობაზე ;
3.2. გამა-დასხივების გავლენა ლემას მცენარის
ნაზარდების სიცოცხლისუნარიანობაზე ;
3.3 დასხივებული მცენარეების განვითარების
პარამეტრების ცვლილების სპეციფიკურობა ;
**თავი 4. მეორეული მეტაბოლიზმის ფორმირება დასხივებულ
და დაუსხივებელ მცენარეულ ქსოვილებში ;**
4.1. მცენარის თესვისწინა გამა-დამუშავების
გავლენა ალალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობაზე ;
4.2. ქსოვილების ორგანიზაციის დონის
მნიშვნელობა მცენარეში მიმდინარე
მეორეული მეტაბოლური პროცესების აქტივობისათვის ;
**თავი 5. დასხივებული მცენარეების ზოგიერთი აზოტშემცველი
ნაერთის რაოდენობრივი მახასიათებლის**
მნიშვნელობა მეორეული მეტაბოლიზმისათვის ;
5.1. გამა-დასხივების გავლენა ქსოვილების

ამინომჟავურ შემადგენლობაზე ;
5.2. დასხივებული მცენარის ცილოვანი ნაერთების რაოდენობრივი ცვლილებები ;

თავი 6. გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ფიტოჰორმონალურ სისტემაზე ;

6.1 ფიტოჰორმონალური ნაერთების ქიმიური სტრუქტურის მნიშვნელობა ალკალოიდების ბიოსინთეზზე;

6.2.გამა-დასხივების გავლენა ენდოგენური ფიტოჰორმონების ბიოლოგიურ აქტივობაზე;
დასკვნები ;
გამოყენებული ლიტერატურა.

შესავალი

ცოცხალ ობიექტზე მაიონიზებელი დასხივების ზემოქმედების პრაქტიკული გამოყენება მოითხოვს არა მარტო ძირითადი რადიობიოლოგიური კანონზომიერებების ცოდნას, არამედ სპეციალური ტექნოლოგიური პროცესების დამუშავებასა და ახალი ბირთვული ტექნიკის შექმნასაც, რაც, თავის მხრივ, საშუალებას იძლევა სრული უსაფრთხოების პირობებში დაინერგოს ესა თუ ის ახალი მეთოდი.

გამოყენებითი რადიობიოლოგია საჭიროებს თეორიულ საფუძვლებს, სახელდობრ, იყენებს რადიობიოლოგიური მოვლენების იმ ფუნდამენტური კვლევის შედეგებს, რომელსაც ემყარება ეს ტექნოლოგიური პროცესები; შემდგომ ეტაპზე კი დგება საკითხი რადიობიოლოგიური ტექნოლოგიური პროცესის საუკეთესო ტექნიკურ-ეკონომიკური მაჩვენებ-ლებით წარმართვის შესახებ, რასაკვირველია, რადიაციული უსაფრთხოების გათვალისწინებით.

დღესდღეობით, მსოფლიოში მრავალრიცხოვანი რადიაციული დანადგარი არსებობს – სამედიცინო ნაწარმის დამუშავებისათვის, მარცვლეულის დეზინფექციისათვის, სასოფლო-სამეურნეო პროდუქციის შენახვის გახანგრძლი-ვებისათვის, თესლის თესვისწინა დამუშავებისათვის, საკვების გაუსნებოვნებისათვის, მავნე მწერების სქესობრივი სტერილიზაციისათვის და ა. შ. დანერგილია რადიაციული

ტექნოლოგიები მეხილეობასა და მევენახეობაში. ამასთანავე, თუ ჩავატარებთ პრაქტიკაში დანერგილი რადიობიოლოგიური ეფექტების რაოდენობრივ ანალიზს, გაირკვევა, რომ მათი რიცხვი საკმაოდ შემოსაზღვრულია; ზოგიერთი რადიობიოლოგიური რეაქცია კი აჩვენებს იმდენად მაღალ ეფექტურობასა და პრაქტიკულობას, რომ მათ ბაზაზე შესაძლებელია ახალი ტექნოლოგიების ჩამოყალიბება. უმრავლესობა რადიობიო-ლოგიური კვლევებისა მცენარეულ ორგანიზმებზეა განხორციელებული. ეს იმით არის განპირობებული, რომ მცენარეს ახასიათებს მთელი რიგი უნიკალური თვისებებისა, რაც მისი მოდელად გამოყენების საშუალებას იძლევა. ბუნებრივია, პრაქტიკულად ღირებული ხერხის დამუშავება შეუძლებელია აღნიშნული ხერხის მეცნიერული საფუძვლების შესწავლის გარეშე. მნიშვნელოვანი ხდება ისეთი მოვლენების შესწავლა, რომლებიც მცენარეში მიმდინარე პროცესების რეგულირების საშუალებას იძლევიან. ამ თვალსაზრისით გამონაკლისს არ წარმოადგენს სამკურნალო მცენარეების პროდუქტიულობის გაზრდის მიზნით შემუშავებული ღონისძიებები. მიუხედავად იმისა, რომ სამკურნალო მცენარეების უმრავლესობა ძალიან დაბალი პროდუქტიულობით ხასიათდება, მსოფლიოს ფარმაკოლოგიური წარმოება ძირითადად მცენარიდან მოპოვებული ნედლეულით სარგებლობს. სამკურნალო მცენარეების დაბალი პროდუქტიულობა განპირობებულია მათში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლიზმის დაბალი დონით.

საქართველოს გეოგრაფიული და კლიმატური პირობები

სამკურნალო მემცენარეობის ფართო განვითარების კარგ შესაძლებლობას ქმნის. მცენარეების უმრავლესობის კულტივირებისათვის შერჩეულია ოპტიმალური აგროტექნიკური რეჟიმები, ამასთან სამკურნალო მცენარეების გამოსავლიანობა საკმაოდ მცირეა. სწორედ ამიტომ ახალი რადიაციული ხერხების შემუშავება და მათი ფართო დანერგვა ერთ-ერთ მნიშვნელოვან სამეცნიერო-პრაქტიკულ ამოცანას წარმოადგენს.

თავი 1. ლიტერატურული მიმოხილვა

1.1. მცენარეულ ორგანიზმებზე მაიონიზებელი გამოსხივების მოქმედების სპეციფიკურობა

რადიობიოლოგიის განვითარების თანამედროვე ეტაპზე განსაკუთრებულ მნიშვნელობას იძენს სხვადასხვა ორგანიზაციის დონეზე მყოფი ცოცხალი ორგანიზმების რადიაციული ეფექტების ფორმირების სპეციფიკურობის შესწავლა. აქ, რა თქმა უნდა, მნიშვნელოვანი ადგილი უჭირავს მცენარეულ ორგანიზმებს. ეს განპირობებულია იმ გარემოებით, რომ მცენარეულ ორგანიზმებს მიეკუთვნებიან როგორც ტიპიური ეუკარიოტები, ისე განვითარების დაბალ დონეზე მყოფი პროკარიოტები. განსაკუთრებით საინტერესოა მცენარე როგორც კვლევის ობიექტი იმ თვალსაზრისითაც, რომ მცენარის არსებობის სხვადასხვა ფორმებიდან გამომდინარე, მას ახასიათებს რადიომედეგობის ძალიან ფართო დიაპაზონი [1].

რენტგენული გამოსხივებისა და რადიოაქტივობის მოვლენის აღმოჩენიდან მოკლე დროში გაჩნდა შედეგები მცენარეებზე გამოსხივების ზემოქმედების კვლევების შესახებ [2,3,4].

შემდეგ ათწლეულებში დაგროვილ იქნა დიდი ფაქტობრივი მასალა [5,6,7,8,9], რომელიც ადასტურებდა ორგანიზაციის ყველა დონეზე მყოფი დასხივებული მცენარეული ორგანიზმების – დაწყებული სუბმოლეკულური დონიდან, დამთავრებული მთლიანი ორგანიზმის დონით - საპასუხო რეაქციების უაღრესად დიდ მრავალფეროვნებას; შეიმჩნეოდა მცენარის ზრდა-განვითარების როგორც გაძლიერება, ისე დათრგუნვა; აგრეთვე სხადასხვა ანატომიურ-მორფოლოგიური ცვლილებები და ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური დარღვევები. პრაქტიკულად არ არსებობენ უჯრედის ისეთი ფუნქციური სტრუქტურები, ქსოვილები და ორგანიზმები, რომლებიც არ რეაგირებდნენ მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედებით გამოწვეულ განსაზღვრულ ცვლილებებზე.

დასხივებული მცენარეების რეაქციებზე დაკვირვებისას არ შეიძლება ვიმსჯელოთ მაიონიზებელი გამოსხივების მოქმედებით განპირობებული სპეციფიკური რეაქციების შესახებ. რადიოტროპიზმის მოვლენაც კინ დაუშვებელია მივაკუთვნოთ სპეციფიკურ რეაქციას იმდენად, რამდენადაც იგი განისაზღვრება დასხივების წყაროდან სხვადასხვა მანძილზე არსებულ უჯრედთა დაზიანებების დონით. მიუხედავად ამისა, არასპეციფიკური საპასუხო რეაქცია ჩვეულებრივ ვლინდება მხოლოდ და მხოლოდ შორეული ინტეგრალური ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური პროცესების

დონეზე, და არა გამოსხივების ნივთიერებებთან ურთიერთობისა და შთანთქმული ენერგიის რეალიზაციის პირველად დონეზე [10]. რამდენადაც გამოსხივებაზე მცენარეთა ფიზიოლოგიური რეაქცია ითვლება არასპეციფიკურად, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ის არსებითად არ არის დამოკიდებული მაიონიზებელი გამოსხივების ტიპზე. მართლაც, გამოსხივების სხვადასხვა ტიპით ზემოქმედებისას – კორპუსკულარულით (α-ნაწილაკები, ნეიტრონები, პროტონები, ელექტრონები), ელექტრომაგნიტური ბუნების γ-კვანტებითა და რენტგენის სხივებით – შეიმჩნევა მცენარეთა შესაბამისი რეაქციები. გარდა ამისა, უდავოა, რომ ცალკეული რეაქციების გამოვლენის ხარისხი და მათი წარმოქმნის სიხშირე სხვადასხვა ტიპის გამოსხივების ზემოქმედებისას შეიძლება ვარირებდეს.

როგორც ცნობილია, სხივური დაზიანების განვითარების ადრეული ეტაპები, როდესაც მიმდინარეობს გამოსხივების ურთიერთქმედება უჯრედში არსებულ ნივთიერებებთან, საბოლოო ჯამში, განისაზღვრება ორგანიზმის რადიაციული დაზიანებითა და მისი დაღუპვით. თანამედროვე რადიობიოლოგია ითვალისწინებს დასხივებული ორგანიზმის ყველა ამ დონეზე კვლევებს; თუმცა, როცა სხივური დაზიანების პირველადი და საწყისი რეაქციები ერთგვაროვანია და ამასთან, დამახასიათებელია ყველა ცოცხალი ორგანიზმისათვის, მაშინ უფრო მაღალ დონეზე გადასვლისას ვლინდება მათთვის დამახასიათებელი განსაზღვრული სპეციფიკა. ამასთან, ძალიან მაღალია მრავალი უჯრედული სტრუქტურის რადიომედეგობა, მაგალითად: ქლოროპლასტების 200-300 კრ დოზით დასხივებისას მცენარის ფოტოსინთეზის უნარი ქვეითდება. მაღალი

რადიოგამძლეობით გამოირჩევიან იზოლირებული ბირთვები – ამასთანავე, ისინი გვევლინება ინტაქტური მცენარეული უჯრედების ყველაზე რადიომგრძნობიარე კომპონენტებად [11].

ცნობილია, რომ მცენარეები, სხვა ცოცხალი ორგანიზმების უმრავლესობისაგან განსხვავებით, შედარებით იოლად "ითანენ" დანაწევრებას (ძირითადი სასიცოცხლო ფუნქციების ნაწილების დაკარგვის გარეშე), რაც რადიობიოლოგიური კვლევებისათვის სრულიად ხელსაყრელ პირობებს ქმნის. ნაწილობრივ, ეს გარემოება საშუალებას იძლევა მოხდეს არა მარტო მთლიანი მცენარის, არამედ მისი ცალკეული ორგანოების, კერძოდ, ნებისმიერი ორგანოს უჯრედის კულტურისა და ორგანელების რადიომედეგობის შესწავლა. მიუხედავად იმისა, რომ მონაცემები მსგავსი კვლევების შესახებ ძალიან მწირია, შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ ცალკეული კულტურალური უჯრედის გადარჩენის უნარიანობა აღემატება ჩვეულებრივ ორგანოში არსებული უჯრედის გადარჩენის უნარიანობას. თავის მხრივ, ორგანოების კულტურალური ქსოვილების რადიომედეგობა გაცილებით მაღალია, ვიდრე ინტაქტური მცენარისა.

ამგვარად, რაც უფრო მაღალ ფილოგენეტიკურ საფეხურზე დგას ორგანიზმი, ე. ი. რაც უფრო მაღალია სისტემის ორგანიზაციის დონე, მით ნაკლებია მისი გადარჩენის ალბათობა რადიაციის მაღალი დოზების ზემოქმედებისას, ანუ მით დაბალია მისი რადიოგამძლეობა.

ცნობილია, რომ დასხივებულ უჯრედში ანსხვავებენ რეპარაციული რეაქციის ორ ტიპს – პოტენციურად ლეტალური

დაზიანებიდან აღდგენა და სუბლეტალური დაზიანებიდან აღდგენა. პოტენციური ლეტალური დაზიანება გულისხმობს ისეთ დაზიანებას, რომელიც იწვევს უჯრედის სიკვდილს, მაგრამ გარკვეულ პირობებში შეიძლება აღდგენილ იქნას; სუბლეტალურია დაზიანების ისეთი ტიპი, რომელიც არ იწვევს უჯრედების სიკვდილს, მაგრამ შემდეგი დასხივებისას უჯრედებს შეუძლიათ შეცვალონ მათი სიცოცხლისუნარიანობის დონე. სუბლეტალური დაზიანებებით რეპარაციის შესაძლებლობას ადასტურებს ცდები ფრაქციული დასხივების შესახებ. ასეთ გამოკვლევებს საფუძვლად უდევს შემდეგი დებულება: თუ სხივური დაზიანება ატარებს მთლიანად შეუქცევად ხასიათს, განსაზღვრული ჯამური დოზით დასხივებით გამოწვეული ეფექტი უნდა შეესაბამებოდეს იგივე დოზით ერთჯერადი დასხივების ვარიანტს; თუმცა ეს ასე არ არის – მრავალმა ცდებმა გვიჩვენეს, რომ დოზების ფრაქციონირებით სხივური დაზიანების ხარისხი, როგორც წესი, მცირდება, თანაც დაზიანება მით სუსტია, რაც მეტია ფრაქციების რაოდენობა და დრო ფრაქციებს შორის.

მეცნიერებმა შეისწავლეს რენტგენისა (0,3-დან 5000 რად/წთ-მდე) და γ–სხივების (^{137}Cs 0,0036-დან 30 რად/წთ-მდე) დოზების სიმძლავრეთა გაზრდის გავლენა ტრადესკანციას სამტვრე ძაფებში ვარდისფერი სომატური მუტაციების ინდუქციაზე. ნაჩვენები იქნა, რომ 80 რადი დოზით რენტგენული დასხივებისას, დოზის სიმძლავრის 100 რად/წთ-მდე გაზრდით მუტანტების გამოსავალი იზრდება, დოზის სიმძლავრის 300 რად/წთ-მდე გაზრდისას მუტანტების რაოდენობა არ იცვლება, ხოლო 500 რად/წთ-მდე გაზრდისას იგივე მაჩვენებელი რამდენადმე მცირდება. γ–დასხივების

იმავე დოზის, ანუ 80 რადით დასხივების შემთხვევაში, სიმძლავრის დოზათა შესასწავლ დიაპაზონში მუტაციების რაოდენობა იზრდება მის (დოზის სიმძლავრე) ზრდასთან ერთად [12,13].

მცენარეში რადიაციული დაზიანებების რეალიზაციის თავისებურ ფორმას წარმოადგენს განვითარების სტადიისა და რადიორეზისტენტობის დონის ცვლილება. ჩატარებულ ცდებში ბარდის ნაზარდები და ფესვები დაასხივეს ზრდის სხვადასხვა ფაზაში: ჰაერ-მშრალი თესლი (ტენიანობა 9,8%) და 22^0-ზე 6 სთ-ის განმავლობაში დამბალი თესლი (ტენიანობა 42,2%); 12 სთ (57,2%); 24 სთ (62,1%); ორდღიანი 18 მმ სიგრძის ნაზარდები; სამდღიანი 35 მმ სიგრძის ნაზარდები, ოთხდღიანი 46 მმ სიგრძისა და რვადღიანი – 80 მმ. დასხივებას აწარმოებდნენ γ–რადიაციის დოზებით 0,15, 15 და 155 გრეი/წთ სიმძლავრით [14,15].

თავდაპირველად ცდებში განსაზღვრულ იქნა რადიაციის ნახევრადლეტალური დოზების მნიშვნელობები ზრდის თითოეული ფაზისათვის, ხოლო შემდგომში დასხივებისათვის გამოყენებულ იქნა ნახევრადლეტალურ დოზასთან მიახლოებული ათამდე სხვადასხვა დოზა. სხივური დაზიანების ხარისხზე მსჯელობდნენ ფესვის მერისტემის სიცოცხლისუნარიანობით დასხივებიდან მეათე დღეს, შემდეგ თითოეული ფაზისათვის ანგარიშობდნენ $LD_{50/10}$-ს ყველა გამოყენებული დოზის შემთხვევაში. $LD_{50/10}$ ფაქტორთან მიმართებაში განსაზღვრავდნენ დოზის ცვლილების ფაქტორს (დცფ).

აღინიშნა, რომ თესლის გაღივება და ზრდა განაპირობებენ რადიომედეგობის შემცირებას ყველა გამოყენებული დოზის სიმძლავრესთან დამოკიდებულებაში. უფრო მეტი რადიომედეგობით

გამოირჩეოდა მშრალი თესლი, ნაკლებით კი – ორდღიანი ნაზარდები, რომელთათვისაც $LD_{50/10}$ შეადგენდა 20-40-ჯერ ნაკლებ სიდიდეს, ვიდრე თესლისა. შემდგომ ნაზარდების რადიომედეგობა უმნიშვნელოდ იზრდებოდა.

მშრალი თესლისათვის ნახევრადლეტალური დოზების მნიშვნელობები დოზის სხვადასხვა სიმძლავრის გამოყენებისას პრაქტიკულად ერთნაირი იყო, რაც ადასტურებს აღდგენითი პროცესის არარსებობას და მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ თესლში მისი მიმდინარეობის შენელებას, რის გამოც დოზათა ასეთი ინტენსივობის დროს აღდგენითი პროცესები აღარ ვლინდება. ზრდის პროცესის აქტივაციასთან ერთად დოზის ცვლის ფაქტორი იზრდება და მაქსიმუმს აღწევს ორდღიანი ნაზარდების დასხივებისას, რომელთაც ახასიათებთ უფრო მაღალი რადიომგრძნობელობა.

დოზის სიმძლავრის ეფექტის აღმოჩენისათვის ეს უკანასკნელი უნდა ვცვალოთ 2-3 რიგით ფართო დიაპაზონში; ამ დროს, ბუნებრივია, მნიშვნელოვნად იზრდება დასხივების დრო, რასაც მივყავართ რადიაციის სხვადასხვა ეფექტთან მცენარის განვითარების ამა თუ იმ ეტაპზე. შესაძლოა სწორედ ამით იქნას ახსნილი ზოგიერთი გამონაკლისი საერთო წესიდან, რაც გამოიხატება დოზის სიმძლავრის შემცირებისას გამოსხივების მოქმედების გაძლიერდებაში.

პროლანგირებული გამოსხივების ერთ-ერთ ტიპს მიეკუთვნება ქრონიკული დასხივება, რომლის დროსაც მცენარეს ასხივებენ კვირების, თვეების, ხანდახან მთელი ვეგეტაციის განმავლობაშიც.

დოზის სიმძლავრე ამ შემთხვევაში იზომება გრეის მეათედ წილში, ეფექტური დოზა კი, მწვავე დასხივებასთან შედარებით, შეიძლება 3–6-ჯერ გაიზარდოს [16].

ფრაქციული დასხივების ეფექტების დამაჯერებელი ახსნა უჯრედული აღდგენის მოვლენის რეალურ არსებობაშია, რის აუცილებელ პირობასაც უჯრედებში აქტიური ნივთიერებათა ცვლის დაფიქსირება წარმოადგენს.

აღნიშნული ფაქტები მოწმობენ, რომ პოსტრადიაციულ პერიოდში შესაძლებელია ქრომოსომების აღდგენა, მაგრამ ფრაქციული დასხივება ამ შემთხვევაშიც არ შეიძლება იყოს რეპარაციის პროცესების არსებობის უშუალო მტკიცებულება, რადგანაც ქრომოსომების აღდგენა ვიზუალური დაკვირვებისას, უდავოდ, წარმოადგენს გაცილებით რთულ პროცესს, ვიდრე დნმ-ის მოლეკულის აღდგენა. ცნობილია, რომ ეუკარიოტების ქრომოსომების სტრუქტურული ორგანიზაცია ძალიან რთულია: დნმ-ის ძაფების გარდა მათში შედის რნმ-ის განსაზღვრული რაოდენობა, სხვადასხვა ცილები (ჰისტონების ზოგიერთი ჯგუფი, მჟავე ბირთვული ცილები), რომლებთანაც დნმ წარმოქმნის მჭიდრო კავშირებს. ძნელი წარმოსადგენია, რომ ელექტრონების ნაკადს შეუძლია ამგვარი სტრუქტურის რღვევა და კიდევ უფრო რთულია, აღდგენით პროცესში მიმდინარე აღნიშნული დაზიანებების ლიკვიდაციის ყველა ჩამოთვლილი კომპონენტის მომცველი მექანიზმის წარმოდგენა.

გამორიცხული არ არის, რომ ქრომოსომული აბერაციების წარმოქმნისას განმსაზღვრელი როლი ენიჭება დნმ-ის დაზიანებას,

რომელიც ვლინდება მისი განივი ბმების გახლეჩის ფორმით. აქედან გამომდინარე, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ქრომოსომული აბერაციების რაოდენობის აღდგენას საფუძვლად უნდა ედოს დნმ-ის აღდგენა. ასეთი წარმოსახვებიდან ჩამოყალიბდა ჰიპოთეზა, რომლის თანახმადაც, ქრომოსომების აღდგენა მიმდინარეობს დნმ-ის მოლეკულის აღდგენის მექანიზმის ანალოგიურად, ანუ აღდგენით, რომელიც თავის თავში მოიცავს დნმ-ის დაზიანებული მონაკვეთების ცილებთან მათ შემდგომ ჩანაცვლებას [38]. ნებისმიერ შემთხვევაში, ექსციზიის პროცესში პროტეაზების მონაწილეობა მეტყველებს დნმ-ის აღდგენის მექანიზმთან შედარებით ქრომოსომების აღდგენის უფრო რთულ მექანიზმზე; მაგრამ როგორც ვხედავთ, ფრაქციული დასხივებისას მცენარის მერისტემის უჯრედებში ქრომოსომული აბერაციების რაოდენობის შემცირება შეიძლება აიხსნას მოლეკულერი რეპარაციის თვალსაზრისითაც.

ზემოთ მიმოხილული მასალა მოწმობს, რომ გამოსხივებისადმი მცენარეული ორგანიზმების დამოკიდებულების თავისებურება შეიძლება გამოვლინდეს როგორც დაზიანებული სტრუქტურების რეპარაციით გამოწვეული სპეციფიკური ცვლილებების ფორმირებით, ისე დაზიანებული სტრუქტურის აღდგენითა და პროცესებთან დაკავშირებული მეტაბოლური აქტივობის დონის შემცირებით. ბუნებრივია, მცენარეებთან მიმართებაში ეს დებულება შეიძლება აისახოს მხოლოდ მცენარისათვის დამახასიათებელი ე. წ. მეორეული მეტაბოლიზმისა და მასთან დაკავშირებული

სპეციფიკური ნაერთების ბიოსინთეზის პროცესების მიმდინარეობაში.

1.2 რადიაციის გავლენა მცენარის ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური პროცესების ინტენსივობაზე

მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების დროს მცენარის საპასუხო რეაქციები ხასიათდება ამ რეაქციების დროებითი პარამეტრების განვითარებით, ეფექტების დამოკიდებულებით დოზის სიდიდესთან, სადაც, როგორც წესი, ვლინდება აღდგენითი და სიცოცხლისუნარიანობის პროცესების მსვლელობის ტენდენცია. ამასთან, აღდგენა შეიძლება განიცადონ სხივური დაზიანებებით გამოწვეულმა სომატურმა ცვლილებებმა და გენეტიკურმა დეფექტებმა. რადიაციული ეფექტების ამსახველ გრაფიკებზე ექსპონენტებიდან გადახრა, უჯრედების, მერისტემების, კულტურალური ქსოვილებისა და მრავალუჯრედიანი ორგანიზმების სიცოცხლისუნარიანობის დოზურ მრუდებზე “მხრების” არსებობა ბადებს მოსაზრებას, რომ ორგანიზაციის სხადასხვა დონის ბიოლოგიურ სისტემებში რადიაციულ დაზიანებას თან სდევს აღდგენითი პროცესების მიმდინარეობა. რამდენადაც რადიაციული დაზიანება იწყება უჯრედული სტრუქტურების რღვევით, საწყის ეტაპზე უნდა წარიმართებოდეს დასხივებული უჯრედების

სიცოცხლისუნარიანობის აღდგენის გამომწვევი პროცესები. ცხადია, რომ ასეთი ეფექტი შეიძლება მიღწეულ იქნას იმით, რომ უჯრედებში როგორღაც ლიკვიდირდება რადიაციულ-ქიმიური რეაქციებით ინდუცირებული მოლეკულური დაზიანებები. მოლეკულური დაზიანებებისგან გადარჩენილი უჯრედები მოგვიანებით განიცდიან აღდგენას. ეს მოვლენა რადიობიოლოგიაში ცნობილია როგორც უჯრედების პოსტრადიაციული აღდგენა.

უჯრედებისა და ქსოვილების რადიაციული დაზიანების ფორმირება აღწერილია მრავალი სქემის მეშვეობით. ბაკი და ალექსანდერი [18] გამოყოფენ შემდეგ ეტაპებს: 1) მაიონიზებელი გამოსხივების შთანთქმა; 2) იონიზებული და დამუხტული მოლეკულების წარმოშობა; 3) მოლეკულებში მიმდინარე ინდუცირებული ცვლილებები; 4) ბიოქიმიური დაზიანებების განვითარება; 5) სუბმიკროსკოპული დაზიანებების ფორმირება; 6) უჯრედების ხილული დაზიანების გამოვლენა; 7) უჯრედების დაღუპვა. ა. მ. კუზინმა შემოგვთავაზა უჯრედების რადიაციული დაზიანებების ძირითადი ეტაპების გაცილებით სრულყოფილი სქემა, რომლის მიხედვითაც მაღალ დოზებს იყენებენ იმ შემთხვევაში, როდესაც ცდილობენ გააუმჯობესონ ზოგიერთი ხილის, კენკრის, ბოსტნეულის შენახვისუნარიანობა, რისთვისაც აუცილებელია მათი სტერილიზება, რათა დაითრგუნოს კვირტების აქტივობა და ა. შ. დოზათა ინტერვალის შემდგომი გაზრდისას შესაძლებელია მნიშვნელოვნად გაუარესდეს პროდუქტის ხარისხი, რაც, თავის მხრივ, შეიძლება

განპირობებული იყოს ქსოვილთა ტურგორის დარღვევით, მისი გალორწოვნებითა და რადიოლოგიური პროცესების შედეგად წარმოქმნილი რიგი ნივთიერებების დაგროვებით [19].

მოცემულ შემთხვევაში რადიაციულ-ქიმიური პროცესები ჭარბობს მეტაბოლიზმის ინტეგრალური რეგულაციით გამოწვეულ დარღვევებს, რასაც ადგილი აქვს მცენარეთა დასხივებისას ნახევრადლეტალურ დოზებთან ახლოს მდგომი დოზების გამოყენებისას. თუ მაღალი დოზებით დასხივებისას ჰიდროლიზური ფერმენტების გამოთავისუფლება ხდება მემბრანული სისტემის დაზიანებისა და მოლეკულური გროვების დახლეჩის შედეგად, მცირე დოზებით მოქმედებისას ამ პროცესების გაძლიერება კონტროლირდება რეგულატორული სისტემებით, რაც შეიძლება განხილულ იქნას დნმ-ის პოსტრადიაციული დეგრადაციის მაგალითზე.

ისეთი დოზებით დასხივებისას, რომელიც უჯრედის დნმ-ის დაზიანებასა და რეპარაციისათვის აუცილებელი ნუკლეოტიდების დახლეჩას იწვევს, შეინიშნება დნმ-ის მოლეკულის დეგრადაციის მნიშვნელოვანი დაზიანება (პოსტრადიაციული დეგრადაცია). ამის მიზეზად მიჩნეულია ის გარემოება, რომ დნმ-ის მოლეკულის დაზიანებისას იქმნება დნმ-ის ეგზონუკლეაზური დაშლისათვის ხელსაყრელი პირობები მისი დაზიანების ადგილებში. ცხოველურ უჯრედში დნმ-ის დეგრადაციის პროცესი მაქსიმალურ მნიშვნელობას აღწევს დასხივებიდან დაახლოებით ერთი საათის შემდეგ, რომელიც ნიველირდება პოსტრადიაციული პერიოდიდან ორი საათის შემდეგ.

დნმ-ის დეგრადაციის ინტენსივობა პირდაპირ კავშირშია რადიაციის დოზასთან – დასხივების დოზათა განსაზღვრულ ინტერვალში შეინიშნება დნმ-ის დეგრადაციის მასშტაბის პირდაპირპროპორციული დამოკიდებულება დოზათა მაჩვენებლების მიმართ. ამ პროცესში ძირითად როლს ასრულებს ეგზონუკლეაზებით დნმ-ის დაზიანებული უბნების "ამოცნობა" და ამ ფერმენტების დნმ-ში შეღწევადობა. აშკარაა, რომ ასეთი შეღწევადობა განპირობებულია დნმ-ის ბმების რღვევით, რაც იწვევს ქრომატინის კონფორმაციის ცვლილებებს. მცენარეში აგრეთვე აღინიშნება დნმ-ის დეგრადაციის პროცესი, რომელიც ცხოველურ უჯრედებში მიმდინარე ანალოგიური პროცესების მსგავსია. დნმ-ის დასხივებისას უფრო მეტად ზიანდება პირიმიდინის ფუძეები, ვიდრე პურინისა. ხოლო თიმინი და ციტოზინი, იშლებიან რა, წარმოქმნიან ჰიდროზეჟანგებს.

ზემოთ განხილული ფაქტები ძირითადად ჯდება შემოთავაზებულ სქემაში, რომელშიც გამოყოფენ რადიაციულ-ბიოლოგიური პროცესების განვითარების ეტაპებს, როგორც უჯრედში ზოგიერთი მოლეკულის რადიაციულ-ქიმიურ გარდაქმნებთან დაკავშირებული განსაზღვრული რეაქციების რეალიზაციის შედეგს. ბუნებრივია, რომ მსგავსი რთული რადიაციული პროცესების კასკადს უნარი შესწევს მნიშვნელოვნად შეცვალოს იმ ნივთიერებების ბიოგენეზი, რომლის წინამორბედი ნივთიერებები იცვლებიან როგორც რაოდენობრივად, ისე თვისობრივად.

ცნობილია, რომ მცენარის უჯრედთა გარკვეული ნაწილის პროლიფერაციული დაღუპვის გამომწვევი დოზებით დასხივებისას, მაკრომოლეკულების ცალკეული რადიაციულ-ქიმიური დაზიანებები შედარებით მცირეა. სეტლოუსა და პოლარდის გამოთვლებით, უჯრედებში, რომლებმაც განიცადეს 10 გრეი დოზით დასხივება, მრავალი მილიონი ცილის მოლეკულიდან ზიანდება დაახლოებით 600 მოლეკულა [20].

აშკარაა, რომ რადიაციულ-ქიმიური პროდუქტების პირდაპირი გამოსავალი ნამდვილად ძალიან მცირეა; მით უმეტეს, რომ დროთა განმავლობაში დასხივების შემდეგ მცენარეში ვლინდება არსებითი ბიოქიმიური პროცესების ცვლილებები. აქედან გამომდინარე, შეიძლება დადასტურდეს, რომ უჯრედში მიმდინარე ბიოქიმიური რეაქციების რთული სისტემა, უმნიშვნელო პირველადი დაზიანების შემთხვევაშიც კი, მეორეული ბიოქიმიური პროცესების განვითარების მიზეზად გვევლინება, რომელიც შემდგომ გამოიხატება შეცვლილ მეტაბოლიზმში. ეს დარღვევები შეიძლება აღმოჩნდეს იმდენად მნიშვნელოვანი, რომ ამა თუ იმ ნივთიერების რაოდენობრივი გამოვლენა დაზიანებულ უჯრედში, ან პირიქით, მეტაბოლიტების ფონდების გაღარიბება, შეიძლება იქცეს ფიზიოლოგიური ფუნქციების ცვალებადობის მიზეზად. ამ ბიოქიმიურ სტადიას შეიძლება ეწოდოს უჯრედის დაზიანების გაძლიერების სტადია, რომლის ხანგრძლივობა საკმაოდ დიდია; დარღვევებზე დაკვირვება ხდება დიდი ხნის განმავლობაში (დღეები, თვეები), ამავე დროს საწყისი რადიაციულ-ქიმიური პროცესები გრძელდება

მიკრო- და მილისეკუნდები. ბიოქიმიური რეაქციების გაძლიერების კონკრეტული მექანიზმები სპეციალურ გამოკვლევებს მოითხოვენ; სწორედ ამ ამოცანის გადაწყვეტას ემსახურება რადიობიოლოგიის ერთ-ერთი სფერო – რადიაციული ბიოქიმია [21,22,23].

დნმ-ის სტრუქტურის დაზიანებას შეიძლება თან სდევდეს მეტაბოლიზმის რეგულაციის რღვევები, ხოლო ცილოვანი მოლეკულების დაზიანებებს თან ახლდეს ჭარბი დეფექტური მოლეკულების ასლების დაგროვება. რადიაციულ-ქიმიური დარღვევების შედეგად მემბრანული ლიპიდებისა და მისი ჯაჭვური ჟანგვითი პროცესების ცვალებადობა შეიძლება განხილულ იქნას იონების გადანაწილებად, რაც, თავის მხრივ, იწვევს მრავალი ბიოქიმიური რეაქციის კინეტიკის ცვლილებას, რომელიც მოსდევს უჯრედის კომპარტმენტობის დარღვევას, -ის მნიშვნელობის ლოკალურ გადაადგილებას, იონების კონცენტრაციას და განსაზღვრავს მათ რეგულატორულ ფუნქციას.

დასხივებულ მცენარეულ ორგანიზმში მიმდინარე ბიოქიმიური პროცესების ცვალებადობის მაგალითს წარმოადგენს

მიწავაშლას ბოლქვების კვირტების პროლიფერაციის დამთრგუნველი დოზებით დასხივება, რის შედეგადაც გაკეთებულია დასკვნა ცილის სინთეზისა და ამ რეაქციისთვის დამახასიათებელი თავისუფალი ამინომჟავების დაგროვების ინჰიბირების კონსტატირების შესახებ [24]. ეს შედარებით ნელი პროცესია, რომელსაც აკვირდებოდნენ დასხივებიდან კვირების განმავლობაში. როგორც ჩანს, თავისუფალი ამინომჟავების

დაგროვება აისახება ცილის ბიოსინთეზის ინტენსივობის ინჰიბირებაში. მსგავსი შემთხვევა გამოვლენილია სიმინდის თესლის დასხივების დროსაც [25].

ნაჩვენებია, რომ დასხივებული თესლიდან აღმოცენებულ ბრინჯში თავისუფალი ამინომჟავებისა და აღდგენილი მონოსაქარიდების შემცველობა თესლის აღმოცენებასთან ერთად კლებულობდა ნაზარდების ზრდის რადიაციული დათრგუნვის ხარისხის პროპორციულად [26,27].

აღმოჩნდა, რომ რნმ-ში ^{3} -ურიდინის, დნმ-ში თიმიდინისა და ცილაში ^{3} -ლეიცინის ჩართვის სიჩქარე შესაბამისად მცირდებოდა. ასეთივე ეფექტი გამოვლინდა სიმინდისა [28] და არაქისის [29,30,31] ნაზარდებში მონოსაქარიდებისა და ამინომჟავების სინთეზის, აგრეთვე რნმ-ისა და დნმ-ის წინამორბედების ჩართვისას.

განხილული მაგალითების საფუძველზე შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ ბიოქიმიური ცვლილებები წარმოადგენენ ციტოგენეტიკური მიზეზებით განპირობებული ზრდის პროცესების ფიზიოლოგიური დამუხრუჭების შედეგს. ამ შემთხვევაში ამა თუ იმ მეტაბოლიტის კონცენტრაციების ცვლილებები თან სდევს ზრდის პროცესების ინტენსივობის ცვალებადობას.

ორგანიზმის ცალკეულ სისტემებს შორის დარღვეული კავშირები იწვევს ბიოქიმიური პროცესების მნიშვნელოვანი რგოლების ავტომატურ გამოვლინებას. ამ მიმართებაში საინტერესოა ნაშრომი [32], რომელშიც ქერის თესლზე

ჩატარებული ცდებით ნაჩვენებია, რომ მისი რენტგენის სხივებით (განსაზღვრული დოზები) დამუშავებისას ენდოსპერმი ინარჩუნებს მეტაბოლურ აქტივობას, ხოლო ჩანასახი სრულიად ინაქტივდება. მაიონიზებელი რადიაციის მაღალი დოზებით ზემოქმედებისას რიგ მცენარეებში დაფიქსირებულია სახამებლის ანომალურად დიდი რაოდენობით დაგროვება; მაგალითად, გიგანტურ ერთუჯრედიან წყალმცენარე აცეტაბულარიას, რომლის უჯრედშიც რამდენიმე მილიონი ქლოროპლასტია, უჯრედის დიფერენცირების პროცესის გააქტივების გამომწვევი დოზებით დასხივებისას, დასხივებიდან 21-ე დღეს აღმოაჩნდა სახამებლის შემცველობის მნიშვნელოვანი მომატება [33]. სახამებლის დაგროვება, რენტგენისა და γ-სხივებით დასხივების შემდეგ, დამახასიათებელია მცენარეთა სხვა სახეობებისთვისაც: ისპანახის და არაქისის ნაზარდები, წყალმცენარეები – *Brachimonas submarine* და ქლამიდომონადა და სხვ [34,35,36]. რა თქმა უნდა, დასხივებული მცენარის მეტაბოლური ცვლილებები ვლინდება სხვადასხვა ფერმენტის აქტივობის ნორმიდან გადახრაშიც. ხშირად შეინიშნება აქტივობისა და ჟანგვა-აღდგენითი პროცესების ცვლილებები, განსაკუთრებით შესამჩნევია პეროქსიდაზების აქტივობა, რაც რიგმა ავტორებმა აჩვენეს მაიონიზებელი რადიაციის მცირე დოზებით ზემოქმედებისას თესლსა თუ ქსოვილთა კულტურაზე *ინ ვიტრო* პირობებში [37,38]. ამ შემთხვევაში რადიაციულ-ბიოქიმიური რეაქციების ხასიათზე აისახება დარღვევების დონორულ-აქცეპტორული ურთიერთდამოკიდებულების ძლიერი გამოვ-ლინება, რაც

ძირითადად განპირობებულია აპიკალური მერისტემების დაზიანებით.

ამგვარად, დასხივებულ მცენარეებში ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური ცვლილებები, კერძოდ – მედიატორების რეგულაციის ანომალური განაწილება, დონორულ-აქცეპტორული დამოკიდებულების დარღვევა მცენარეებში და მათთან ერთად მცენარეულ ორგანიზმში სხივური დაზიანებით გამოწვეული მოვლენების თანდათანობითი განვითარება – მეტაბოლიზმის ძირითადი გენეტიკური რეგულირების დარღვევების შედეგია.

1.3. გარე ფაქტორების ზემოქმედება მცენარისათვის დამახასიათებელ მეორეულ მეტაბოლიმზე

არც თუ ისე დიდი ხნის წინ მცენარეთა, ცხოველთა და მიკროორგანიზმთა მეორეული ცვლის სფერო მკვლევართათვის "თეთრ ლაქას" წარმოადგენდა, რომლის მხოლოდ ცალკეული მონაკვეთები იყო შევსებული ფაქტობრივი მასალით. ბოლო ორი-სამი ათწლეულის განმავლობაში ბუნებრივი ნაერთების ქიმიისა და ბიოქიმიის მიზანსწრაფულმა განვითარებამ გამოიწვია ის, რომ ეგრედ წოდებული “მეორეული ნაერთების” სამყარო მნიშვნელოვნად გაფართოვდა. მაგალითად, დღეისათვის ცნობილი ბუნებრივი ალკალოიდების რიცხვი აღემატება 10000-ს, ტერპენოიდები – 4000, ფენოლური ნაერთები – 5000, თანაც ეს ციფრები ყოველ წლიურად იზრდება. აუცილებლად უნდა აღინიშნოს, რომ

მეორეული მეტაბოლიტების მნიშვნელოვანი ნაწილი სინთეზდება უმაღლეს მცენარეებში [39].

დაწყებული 50-იანი წლების შუა მონაკვეთიდან ბიოქიმიური კვლევების გაფართოებამ საშუალება მოგვცა გაშიფრულიყო მეორეული ნაერთების, ძირითადი კლასების ბიოსინთეზის გზის უმნიშვნელოვანესი ეტაპები. თავდაპირველად ეს სამუშაოები ტარდებოდა ძირითადად წინამორბედების ნიშანდებული რადიოაქტიური იზოტოპების გამოყენებით, ხოლო ამ ბოლო დროს წარმატებით ვითარდება მეორეული ბიოსინთეზების ენზიმოლოგია. შედეგად დაგროვილია მრავალრიცხოვანი და მრავალფეროვანი ფაქტიური მასალა, გამოქვეყნებულია ათეულობით კვლევითი სტატია და მონოგრაფია, რომელიც მიძღვნილია მეორეული მეტაბოლიტების ამა თუ იმ კლასს [40,41,42].

მიკროორგანიზმები, მცენარეები და ცხოველები წარმოშობენ ნივთიერებათა უდიდეს მრავალფეროვნებას, რომლებიც ნაწილობრივ იქცევევნ ყურადღებას თავიანთი ფიზიოლოგიური აქტივობით, შეფერილობით, სუნით ან გემოთი. ამ ნივთიერებათგან მრავალი გამოიყემება ფარმაკოლოგიაში და ფარმაციაში – მაგალითად, ალკალოიდები, გლიკოზიდები, ანტიბიოტიკები და ნაერთები, რომლებიც ხასიათდებიან ჰორმონალური აქტივობით. სხვები გამოიყენება ქიმიურ მრეწველობაში, ძირითადად კაუჩუკი, მთრთილავი ნივთიერებები, ცელულოზა და სხვ [43]. მეორეული ნაერთები აგრეთვე აძლევენ სპეციფიკურ არომატსა

და გემოს კვებისა და სასმელების უმრავლესობა პროდუქტებისას. ისინი წარმოადგენენ ყვავილების შეფერილობისა და სუნის ძირითად კომპონენტებს. მეორეული ნაერთების წარმოქმნის უნარი არ არის დამოკიდებული ორგანიზმის ორგანიზაციის დონეზე. მეორეული ცვლის პროდუქტები მოპოვებულია როგორც მიკროორგანიზმებში (მაგალითად ბაქტერიებსა და სოკოებში), ასევე უმაღლეს მცენარეებსა და ცხოველებში. თუმცა სხვადსხვა სამეფოების წარმომადგელებს შორის ისინი არათანაბრად გვხვდებიან. ამ მეტად მნიშვნელოვანი ნაერთებით განსაკუთრებით მდიდარია უმაღლესი მცენარეები, რომლებშიც სინთეზდება ათასეულობით ალკალოიდებს, ტერპენოიდებს, ფენოლურ ნაერთებს და ა.შ. [44]. როგორც ჩანს ეს წარმოადგენს ექსკრეტორული მექანიზმების ორგანიზაციის შედეგს. იმ დროს როცა ცხოველებს შეუძლიათ გამოყონ ცვლის არასაჭირო პროდუქტები, მაგალითად თირკმელის ან ღვიძლის მეშვეობით, ხოლო მიკროორგანიზმებს შეუძლიათ გამოანთავისუფლონ მეორეული ნაერთები. ცვლის არასაჭირო პროდუქტები გროვდება თავად მცენარეში და ეს ფენომენი მეტად მნიშვნელოვანია, რათა შესწავლილ იქნას ამ ნაერთების ბიოლოგიური უნიკალურობა და დამუშავებულ იქნას მათი ბიოსინთეზის რეგულირების ეფექტური ხერხები.

1.3.1 ალკალოიდების ბიოსინთეზისა და მეტაბოლიზმის თავისებურებანი უმაღლეს მცენარეებში

ალკალოიდების ბიოსინთეზის გამოკვლევების თანამედროვე ეტაპზე, რომლის დამუშავებაც წარმატებით მხოლოდ იზოტოპური მეთოდოლოგიის დანერგვის შემდეგ დაიწყო, ამ კლასის ნაერთების შესწავლა ერთ-ერთ აქტუალურ საკითხს წარმოადგენს. დღესდღეობით, ბიოსინთეზური სამუშაოების ფართო სპექტრიდან გამომდინარე, შესაძლებლობა გაჩნდა განისაზღვროს ალკალოიდების დიდი უმრავლესობის წინამორბედები და გაიშიფროს რიგი ამ ნაერთების მეტად გავრცელებული სტრუქტურული ტიპების წარმოქმნის ძირითადი ეტაპები. ვრცელი ექსპერიმენტული მასალა სხვადასხვა ჯგუფის ალკალოიდების ბიოსინთეზის შესახებ, განზოგადებულია მრავალ მიმოხილვასა [45,46] და მონოგრაფიაში [47,48], რომლებიც გამოქვეყნებულია ძირითადად საღვარგარეთის პუბლიკაციებში. მათ შორის აღსანიშნავია ფუნდამენტური მონოგრაფია “ალკალოიდების ბიოსინთეზი” მოტესისა და შუტეს [49] რედაქციით. როგორც წესი, მიმოხილვითი ხასიათის ნაშრომებში მოცემულია ბიოსინთეზური რეაქციების განვითარების დეტალური განხილვა, რომელიც წინ უძღვის ალკალოიდების ინდივიდუალური ან მათი მთლიანი ჯგუფის წარმოქმნას.

ცნობილია, რომ ბუნება, მთლიანობაში, თავისებურად “საოცარი უნივერსალობაა” [50], რის მიხედვითაც “ცოცხალი

უჯრედის ძირითადი კომპონენტები აგებულია ... თითქმის იდენტური სტრუქტურული ელემენტებისაგან .. და ისინი სინთეზდებიან ორგანიზმის შესაბამისი შუალედური რეაქციებით ერთი და იგივე ჯგუფის კატალიტური აგენტების მეშვეობით" [51]. ცოცხალი ბუნების ბიოქიმიური უნივერსალობის კონცეფცია ეყრდნობა მეტად მნიშვნელოვან ექსპერიმენტულ საფუძველს. სხვადასხვაგვარი უჯრედების ბიოქიმიური თავისებურებების ინტენსიური შესწავლა არა მარტო ამტკიცებს უნივერსალობის პრინციპიდან გადახრის მცირე ალბათობას, არამედ, პირიქით, აგრძელებს იმ პროცესების, სტრუქტურებისა და მოლეკულების რგოლის გაფართოებას, რომლებიც შეიძლება ჩაითვალოს უნივერსალურად [52].

რაც შეეხება ალკალოიდებს, რომლებიც ბუნებრივი ნაერთების ძალიან არაერთგვაროვან კლასს წარმოადგენენ, მათ წარმოქმნაზე უნივერსალობის პრინციპის გავრცობა შესაძლებელია მოხდეს ცალკეული ელემენტების ბიოსინთეზის შემდეგ, რომელთა საფუძველზეც აიგება მითითებული ნაერთები.

როგორც ცნობილია, ალკალოიდების ქიმიური აღნაგობა ერთობ მრავალფეროვანია. მათ შორის გვხვდება შედარებით მარტივი ქიმიური აღნაგობის ნაერთებიც, მაგრამ ძირითადად მოიცავს ურთულესი აღნაგობის ყველა სტადიის მქონე – ნაერთებს მაღალმოლეკულურ პოლიციკლურ სტრუქტურებამდე.

ალკალოიდების მეტაბოლური აქტივობის არსებითი მაჩვენებელი ვლინდება მცენარეული ორგანიზმის განვითარების

ინდივიდუალური ეტაპების თანმიმდევრული მიმდინარეობისას ალკალოიდური სპექტრის ცვალებადობაში. ალკალოიდების განსხვავებული აღნაგობის მაგალითზე დადგენილია, რომ მათ შემცველობას საფრთხეს უქმნის ამ შენაერთების მერყეობა და მოხმარების პერიოდში მათი დაგროვება.

გველის სუროს (*Catharanthus roseus, L)* თესლში ალკალოიდები პრაქტიკულად არ არსებობს, თუმცა ვეგეტაციის პროცესში მცენარეში აღმოჩენილია 60-მდე სხვადასხვა სახის ამ კლასის ნივთიერება [53]. *Nikotiana*-ს გვარის სახეობების უმრავლესობის თესლი ძირითადად შეიცავს ნიკოტინს, აგრეთვე მის ნაზარდებში ნიკოტინთან ერთად 7-10-მდე სხვადასხვა სახის ალკალოიდია [54]. ალკალოიდებს არ შეიცავს *Heimia*-ს თესლიც, თუმცა მის ორკვირიან ნაზარდებში სინთეზდება ლიფოლინი, კრიოგენინი და ლიტრინი, ხოლო სამკვირიანში – პირველად ჩნდება სინიკუიხინი. რაც შეეხება ნიზოდინს, ეს უკანასკნელი ჩნდება *H. salicifolia*-ს ორთვიან ნათესებში [55]. მონათესავე ალკალოიდების დიდი მრავალფეროვნება შეინიშნება მის შემცველ ბევრ მცენარეში, მათ შორისაა ოპიუმის შემცველი ყაყაჩო, თამბაქო, ლემა, და სხვ. [56,57]. ცნობილია, რომ ოპიუმიანი ყაყაჩოს თესლსა და აღმონაცენში ალკალოიდები პრაქტიკულად არ არის, მაგრამ მის ორკვირიან ნაზარდებში აღმოჩენილია ნარკოტინი, ხოლო როცა მცენარე აღწევს 5-7 სმ სიმაღლეს, ნარკოტინთან ერთად ჩნდება კოდეინი, მორფინი და პაპავერინი. ყვავილობის დასაწყისისათვის დამატებით ვლინდება

ნარცეინისა და ტებაინის არსებობა. ოპიუმში ალკალოიდების რაოდენობა აღწევს 25-ს [58].

ალკალოიდური სპექტრის ცვალებადობა მცენარის სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში (თესლიდან თესლამდე) ყველაზე სრულყოფილად შესწავლილია *Nicotiana*-ს გვარის ველურ და კულტურულ სახეობებში არსებული ნიკოტინის ჯგუფის ალკალოიდების მაგალითზე [59,60]. ამასთან ამ შრომებში ონტოგენეზის ყველა ფაზის ჩაბმა ამომწურავი სისრულით შევსებულია მცენარეში ალკალოიდური კომპლექსის ცვალებადობის ანალიზით. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია იმ თვალსაზრისით, რომ მცენარისათვის დამახასიათებელია ვეგეტატიური ორგანოების ორი სისტემის არსებობა – მიწისზედა და მიწისქვედა – რომელთა ზრდის ცვალებადობები, სხვადასხვა სიჩქარით მიმდინარეობის მიუხედავად, ურთიერთდაკავშირებულია.

მთლიანობაში, მიღებული მონაცემების თანახმად, *Nicotiana*-ს ყველა შესწავლილი სახეობისათვის იკვეთება, რომ მათში ალკალოიდების წარმოქმნა ხდება აღმოცენებიდან დაწყებული მთელი სასიცოცხლო ციკლის განმავლობაში; და მხოლოდ დამამთავრებელ ეტაპზე – მცენარის დამწიფებისას – ამ ნივთიერებათა ბიოსინთეზი წყდება და ძლიერდება მათი დახლეჩა, რის გამოც მწიფე მცენარის თესლი შეიცავს ალკალოიდების მცირე რაოდენობას. ამასთან, ალკალოიდების რაოდენობრივი შემადგენლობა ონტოგენეზის განმავლობაში იცვლება უმნიშვნელოდ (აღმოცენების პროცესის გამოკლებით,

რადგან ამ დროს თითქმის ყველა ალკალოიდის წარმოქმნა პრაქტიკულად წარიმართება *de novo*), თუმცა მათი ჯამური შემცველობა, რაოდენობრივი თანაფარდობა და ორგანოებში განაწილება დამოკიდებულია განვითარების სტადიაზე და, როგორც წესი, დაკავშირებულია მცენარისათვის სასიცოცხლო აუცილებელ ეტაპებთან. ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია თანამედროვე წარმოდგენების პოზიციიდან გამომდინარე, რის თანახმადაც ფიზიოლოგიური თვისებებისა და მორფოლოგიური ნიშნების მქონე ყოველი ინდივიდუალური განვითარების ეტაპი მზადდება და განისაზღვრება იმ ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური ცვლილებების შესაბამისად, რომლებიც წინ უძღვის მორფოგენეზის პროცესს; სწორედ ამ პროცესთა ერთობლიობა შეადგენს დიფერენციაციის ბიოქიმიურ საფუძველს [61,62].

ალკალოიდების მეტაბოლური აქტივობა და მათი გარდაქმნა მონათესავე ალკალოიდებად ხორციელდება მორფოგენეზის ყველაზე მნიშვნელოვან ეტაპზე – ყვავილობის ფაზაში. როგორც ცნობილია, ეს ფაზა წარმოადგენს მცენარის სიცოცხლეში გარდატეხის მომენტს, რომელიც ნიშნავს ვეგეტატიური ზრდა-განვითარებიდან (რომლის მიმდინარეობის დროსაც ფორმირდება “მცენარეული ინდივიდუმის, როგორც ასეთის ფუნქციონირების უნარი”) გადასვლას რეპროდუქციულ განვითარებაში. ეს უკანასკნელი მიმართულია “მოცემული მცენარის სახეობის თვითწარმოებასა და შენახვისაკენ”.

შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ალკალოიდების რაოდენობრივი თანაფარდობების ცვლილებებსა და ყვავილობაში

შესვლის ფაზას შორის ურთიერთკავშირი წარმოადგენს ბიოქიმიური სიგნალების კომპლექსებიდან ერთ-ერთს, რომლის დახმარებითაც მცენარეში ხორციელდება ფოთლის ფოტოპერიოდიზმის ფაზა. ალკალოიდური სპექტრის ცვალებადობასა და მცენარის ვეგეტაციიდან ყვავილობაში გადასვლას შორის კორელაციის არსებობა გვაფიქრებინებს, რომ სარგებლიანობა, ნაწილობრივ, ალკალოიდების განსაზღვრული დონე, შეიძლება დაკავშირებული იყოს ყვავილობის პროცესის ინდუცირებასთან; მით უმეტეს, რომ რეგულაციის პრინციპული შესაძლებლობის ანალიზი და ყვავილობის ინიციაცია მეტყველებს ასეთი რეგულაციის ხერხებისა და დონეების მრავალფეროვნებაზე. რამდენადაც მცენარის რეგულატორული სისტემა არ იფარგლება ჰორმონალური რეგულაციით და გამოირჩევა კომპლექსირების დიდი უნარითა და მრავალფეროვნებით, ლოგიკურია ვივარაუდოთ, რომ არა მარტო ერთეულ, არამედ ამ ნაერთების კლასის ყველა წარმომადგენელს შეუძლია განსაზღვრული როლი ითამაშოს მცენარეულ უჯრედში მიმდინარე პროცესებში. ამასთანავე, რიგ ნაშრომებში ექსპერიმენტულად არის დამტკიცებული, რომ რეგულატორული სისტემაც თავისთავად მაღალი მობილურობით გამოირჩევა. ეს შეიძლება გავრცელდეს როგორც სხვადასხვა ტიპის გარემო ფაქტორის, ისე ხელოვნურად გამოწვეული ფიზიკო-ქიმიური ზემოქმედების დროს. გასაგებია, რომ მათ შორის შეიძლება გამოყენებულ იქნას ისეთი ძლიერი ფიზიკური ფაქტორიც, როგორიცაა მაიონიზებელი გამოსხივება [63].

1.3.2. ალკალოიდების ბიოსინთეზის რეგულაცია

ალკალოიდების ბიოქიმიური კვლევები, რომლებიც მიძღვნილია მათ ბიოსინთეზსა და მეტაბოლიზმზე, უკანასკნელ წლებში წარმატებით განვითარდა ახალი მიმართულებით, რომელიც დაკავშირებულია ამ პროცესების რეგულაციის პრობლემების შესწავლასთან. ამ კვლევების ამოსავალ მომენტად გვევლინება პროტეინოგენული ამინონჟავების წამყვნი როლის განსაზღვრა ალკალოიდების წარმოქმნაში, რაც, გარკვეულწილად, მცენარეული უჯრედის ამ უკანასკნელთა ბიოსინთეზისა და აზოტურ მიმოცვლას შორის ბალანსირებულ ურთიერთკავშირის შესახებ, და პირველ რიგში შეკავშირებული და თავისუფალი ამინონჟავების მიმოცვლას მოწმობდა. ამ დარგში ჩატარებულმა გამოკვლევებმა საშუალება მოგვცეს დაგვედგინა, რომ ალკალოიდების ბიოსინთეზისა და მეტაბოლიზმის რეგულაცია მართლაც მიმდინარეობს ან "ამინომჟავური" მექანიზმით, ან ცილაზე გამავალი (ენზიმური) გზით და აჩვენეს რეგულაციის პროცესის მრავალფეროვანი ხასიათი.

რაც შეეხება გააქტივების მექანიზმს, მიღებულია მთელი რიგი დამამტკიცებელი მონაცემები იმის შესახებ, რომ ამინომჟავების მონაწილეობა ალკალოიდების წარმოქმნაში არ შემოიფარგლება მხოლოდ მათი წინამორბედებისა და ბიოსინთეზში სუბატრატის როლით. პირიქით, არსებობს მითითებები, რომ ამინომჟავები წარმოადგენენ ალკალოიდების ბიოსინთეზის პროცესში ფერმენტების ინდუქტორებს და

თანდათანობით ასრულებენ განსაზღვრულ რეგულატორულ ფუნქციებს მათი წარმოქმნის დროს.

ცნობილია მონაცემები ტრიპტოფანის ნაწილობრივი რეგულატორული ფუნქციის შესახებ [64]. ნაჩვენებია, მაგალითად, რომ გვარ *Calviceps*-ის სახეობებში ინდოლის ჯგუფის ალკალოიდების ბიოსინთეზი იწყება მხოლოდ მას შემდეგ, როდესაც მიცელიუმში ტრიპტოფანის შემცველობა მიაღწევს იმ განსაზღვრულ დონეს, რომელიც საკმარისია მითითებული ნაერთის ბიოსინთეზისათვის აუცილებელი პირველი ფერმენტის ინდუცირებისათვის – დიმეთილ-ალილპიროფოსფატ: ტრიფტოფანი– დიმეთილალილტრანსფერაზა [65]. ეკზოგენური ტრიფტოფანი, როგორც ჩანს, ახდენს ინდოლური ალკალოიდების წარმოქმნის ინდუცირებას აგრეთვე *Amstonia tabernae* მონტანა-ს იზოლირებულ (*in vitro*) ქსოვილთა კულტურაში; ამასთანავე ჰერანოილი და ტრიპტამინი, რომლებიც ტრიპტოფანის მსგავსად ინდოლური ალკალოიდების წინამორბედებს წარმოადგენენ, ინდუქციის იგივე უნარით არ გამოირჩევიან [66].

უნდა აღინიშნოს, რომ ალკალოიდების დაგროვებისა და სინთეზის რეგულაციის პროცესში შესაძლებელია არა მარტო მათ წარმოქმნაზე პასუხისმგებელი ფერმენტული სისტემების ჩართვა, არამედ იმ ფერმენტებისაც რომლებიც ახორციელებენ აღნიშნული ნაერთების დეგრადაციასა და დაშლას. ამის დამადასტურებელია ალკალოიდების მეტაბოლიზმის

შესწავლისას დაგროვილი მრავალი ექსპერიმენტული მასალა [67,68].

ამ მიმართულების განვითარების თანამედროვე ეტაპზე თითქმის არაფერია ცნობილი იმის შესახებ, თუ რომელი ფერმემტი ან ფერმენტული სისტემა მონაწილეობს ალკალოიდების მეტაბოლიზმის პროცესში; არაა ცნობილი აგრეთვე ის, მათი წარმოქმნა ინდუცირდება თუ არა ეგზოგენური ალკალოიდების შეყვანის საპასუხოდ, თუ ისინი მუდმივად არსებობენ მცენარეულ უჯრედში და წარმოადგენენ კონსტიტუციურებს; ფაქტიურად არ არსებობს მონაცემები იმის შესახებ, თუ როგორია ამ ფერმენტების ბუნება, არიან თუ არა ისინი სპეციფიკურები მხოლოდ ალკალოიდების მეტაბოლიზმისთვის, ღებულობენ თუ არა ისინი ერთდროულად მონაწილეობას მცენარეში მიმდინარე პროცესების სხვა რგოლებში.

ბუნებრივია, რომ ამ მრავალფეროვანი პროცესების შესწავლისას, მიზანშეწონილია გამოყენებულ იქნას პრინციპულად განსხვავებული მეთოდოლოგიური მიდგომები; მათ შორის ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური, სტრუქტურულ-ფუნქციონალური, მოლეკულირი და ქიმიური მიდგომების გვერდით, ჩვენი აზრით მეტად ეფექტურად შესაძლებელია გამოყენებული იქნას რადიობიოლოგიურიც. კერძოდ, თუ გავითვალისწინებთ, დღევანდელი ტექნიკური საშუალებების დონეს, მაიონიზებელი რადიაცია შეიძლება მივაკუთვნოთ შედარებით ზუსტ დოზირებად ფაქტორს. აქედან გამომდინარე,

არ არის გამორიცხული, რომ რადიაციული ზემოქმედების შედეგად ალკალოიდების ბიოსინთეზის რეგულაციის მიზანდასახული ცვლილება განიხილებოდეს როგორც მნიშვნელოვანი სამეცნიერო-პრაქტიკული ამოცანა.

1.4. მცენარის პროდუქტიულობის გაზრდის რადიაციული ხერხები

გასული საუკუნის მეცნიერების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან მონაპოვარს წარმოადგენს მაიონიზებელი გამოსხივების აღმოჩენა და გამოყენება. პრაქტიკული თვალსაზრისით ეს ფიზიკური ფაქტორი სხვა მრავალ დარგთან ერთად ფართოდ გამოიყენება მემცენარეობაშიც. დიდი სამეურნეო მნიშვნელობა აქვს შემდეგ ეფექტებს: გამა-დასხივების მეშვეობით მცენარეთა თესლების აღმოცენების უნარის გაზრდას, მოსავლის ზრდა-განვითარების დაჩქარებასა და მოსავლიანობის გაზრდას, დასარგავი ფესურების, ლერწებისა და ვეგეტატიურად გამრავლებადი მცენარეების ზრდა-განვითარების დაჩქარებასა და გაზრდას, შეგუებულობის გაზრდასა და შემდგომ განვითარებას ფესურების დასხივებისას მეხილეობასა და მევენახეობაში და სხვა მრავალი [69].

მაიონიზებელი გამოსხივების დადებითი ზემოქმედება წარმატებით შეიძლება იქნას გამოყენებული უნიკალური და იშვიათი მცენარეების მოშენებისასნ მათი ზრდა-განვითარების

გაძლიერებისა და პროდუქტიულობის ამაღლების მიზნით. γ-დასხივების ზეგავლენის მეშვეობით შესაძლებელია დაჩქარებულ იქნას მცენარეების ყვავილობა და მრავალი სხვა ეფექტი.

იმ სასოფლო-სამეურნეო კულტურების დათესვის წინ დასხივება, რომელთა კონდიციურ თესლს აქვს 97-100%-იანი აღმოცენების უნარი, არ იძლევა ამ მაჩვენებლის კიდევ უფრო გაზრდას, მაგრამ ამ შემთხვევაში მატულობს მათი ზრდის ენერგია. მრავალ მცენარეს ახასიათებს თესლის აღმოცენების დაბალი დონე, ზოგჯერ ეს უკანასკნელი მკვეთრად ეცემა, როცა არ ხდება თესლის მომწიფების ვადების სათანადო დაცვა ან ადგილი აქვს არასწორ პირობებში მათ შენახვას. ასეთ შემთხვევაში დასხივებამ შეიძლება მნიშვნელოვანად გაზარდოს აღმოცენების უნარი, ზრდის ენერგია და მოგვცეს შესაბამისი ეკონომიკური ეფექტი.

ასე მაგალითად, სალათის თესლის დასხივებისას, რომელთა აღმოცენების უნარი შეადგენს დაახლოებით 25-30%-ს, გამა-დასხივების მოქმედების შედეგად აღმოცენების უნარი იზრდება 65%-მდე [70]. ძირტკბილას ცუდად აღმოცენებადი თესლის სიცოცხლისუნარიანობა 100-500 რადი დოზით რენტგენის სხივებით ან გამა-რადიაციით ზემოქმედებისას 20-60%-ით იზრდება [71]. ლავანდის თესლი, რომელთა აღმოცენების უნარი სტრატიფიკაციის გარეშე 30-ე დღეს უდრის 7%-ს, 10 გრეი დოზით დასხივებისას იგივე

მაჩვენებელი იზრდება 28%-მდე. სტრატიფიცირებული თესლი, თუ მე-10 დღეს იძლევა 30% გაღივებულ თესლს, ეს უკანასკნელი დასხივების შემდეგ 81%-ს აღწევს [72]. ამ ტიპის ეფექტების აღწერას მრავალი სამეცნიერო ნაშრომია მიძღვნილი და აღნიშნული რეაქციები შეიძლება ფართოდ იქნას გამოყენებული მემცენარეობის სხვადასხვა დარგებში. ამასთან დაკავშირებით მეტად აქტუალურია საკითხი თუ როგორია მაიონიზებელი გამოსხივების ოპტიმალური დოზით ზეგავლენის შედეგად თესლის აღმოცენების უნარის დაჩქარებისა და ამ უნარის გაზრდის შესაძლო მექანიზმები? იმ ფაქტორების განხილვის შედეგად, რომლებიც გავლენას ახდენენ თესლის აღმოცენებაზე, განვითარების ყველაზე ადრეულ სტადიებზე განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ბიოქიმიურ და ბიოფიზიკურ ძვრებს [73]. დღეისათვის მოლეკულური ბიოლოგიაში არსებული მონაცემების თანახმად, რადიაციულ პროცესებში გენების რეპრესიისა და დერეპრესიის მექანიზმების როლთან მიმართებაში [74], მივიღებთ სხვადასხვა პროცესების თანამიმდევრობების მკაფიო სურათს, რომლებიც მიმდინარეობს თესლში მოსვენების სტადიიდან აქტიურ ფიზიოლოგიური აღმოცენების სტადიაში გადასვლისას.

ცნობილია, რომ თესლის აღმოცენების გადამწყვეტ მექანიზმს ადრე უწოდებდნენ მოსვენების პერიოდის დასრულებას, უჯრედთა განსაზღვრული ჯგუფების ღრმად რეპრესირებული გენომის გადასვლას აქტიურად ფუნქციონირებად მდგომარეობაში, რომლებიც უზრუნველყოფს

ტრანსკრიპციის, ტრანსლაციისა და ბოლოს გენების რეპლიკაციის ანუ განვითარების პროცესებს.

აღნიშნულის პრაქტიკული მნიშვნელობა თვალნათლივაა ნაჩვენები ამ საკითხისადმი მიძღვნილ ბევრ სამეცნიერო პუბლიკაციაში. გერმანელი მეცნიერების ნაშრომში ნაჩვენებია მოსავლის მომატება 14-დან 20%-მდე, სასილოსე მასაში კაროტინის (24%), ცილების (40%), სახამებლის (6%), ვიტამინი C-სა და სხვა ნივთიერებათა შემცველობის ზრდა [75]. უნდა აღინიშნოს, რომ ანალოგიური მონაცემები მიღებული იყო ბერეზინისა და სხვების მიერ [76]. ბულგარეთში პრაქტიკაში დანერგილია დახურული გრუნტის პირობებში მოყვანილი პომიდვრის თესლის თესვისიწინა γ-დასხივების მეთოდი. აღნიშნული მეთოდი საშუალებას იძლევა 10-12 დღით დაჩქარდეს მოსავლის აღება, რასაც გააჩნია უდიდესი ეკონომიკური მნიშვნელობა. მისი დანერგვა სცადეს ისრაელის წარმოებაში, გაძლიერებულად ვითარდება სამუშაოები ამ მიმართულებით ინდოეთში, გერმანიასა და სხვა ქვეყნებში. შესაბამისი მიმოხილვები არსებობს ლიტერატურაში [77,78].

როგორია ბიოფიზიკური, ბიოქიმიური, ფიზიოლოგიური მექანიზმები, რითაც შეიძლება ახსნილ იქნას თუ, რატომაა, რომ თესვისწინა მშრალი თესლის დასხივება გამა-დასხივების ოპტიმალური დოზით იწვევს შემდგომ ონტოგენეზში უფრო ინტენსიურ ზრდას, დატოტვას, გენერაციული ორგანოების ზრდას, უფრო ადრეულ ყვავილობას, და, საბოლოო ჯამში, მოსავლის გაზრდასა და მისი ხარისხის გაუმჯობესებას?

პირველ რიგში, უნდა აღინიშნოს, რომ თესლის აღმოცენების მომენტი ძალზე მგრძნობიარეა სხვადასხვა ფიზიკური და ქიმიური აგენტების ზემოქმედების მიმართ, და ეს ზემოქმედება მნიშვნელოვნად ზრდის განვითარების ტემპს, არახელსაყრელი პირობების მიმართ გამძლეობას მთელი შემდგომი ონტოგენეზის განმავლობაში. თესლის სწორედ ამ უნარზეა დაფუძნებული მისი დამუშავების ისეთი ცნობილი მეთოდები, როგორებიცაა, სტრატიფიკაცია, ზრდის რეგულატორების ხსნარებით დამუშავება, მიკროელემენტების ხსნარებში მისი დასველება, მარილების გაზრდილი კონცენტრაციის პირობებში მოყვანა და სხვ., რაც იძლევა ხელსაყრელ ეფექტს მოსავლის შემდგომ განვითარებაზე.

ბოლო ათწლეულებში ჩატარებულ იქნა მრავალრიცხოვანი გამოკვლევები, რომლებმაც აჩვენეს, რომ თესლის დამუშავებამ ულტრაიისფერი სხივებით, სინათლის იმპულსებით, ლაზერული სხივით, შეიძლება აგრეთვე გამოიწვიოს ხელსაყრელი ეფექტი მოსავლის შემდგომ განვითარებასა და ფორმირებაზე [79].

ყველა ამ მრავალფეროვანი ზემოქმედებების, ისევე როგორც გამა-დასხივებით ზემოქმედების, საბოლოო ეფექტების შედარებითი ანალიზი ძალზე ერთგვაროვანია.

ხელსაყრელი პირობების შემთხვევაში გამოსხივების ზემოთ ჩამოთვლილი ტიპებიდან ნებისმიერი იძლევა უფრო ადრეულ ყვავილობას, ანუ განვითარების დაჩქარებას, მოსავლის 12-20%-

იან ზრდას, მოსავალში ცილებისა და სხვა ფასეული კომპონენტების შემცველობის მომატებას.

არსებული ექსპერიმენტული მონაცემების საფუძველზე როგორ შეიძლება წარმოვიდგინოთ მოვლენათა ის ჯაჭვი, რომელიც თესლზე ფიზიკური ფაქტორის პირველად ზემოქმედებას აკავშირებს ონტოგენეზის ყველა შემდგომ არსებულ სტადიაზე გამოვლენილ ეფექტებს; არაერთი კვლევით ნაჩვენებია, რომ გამა-დასხივების გავლენით მჟანგველების გაძლიერება დასხივებული თესლის დატენიანების პირველსავე საათებში იწვევს ტრიგერ-ეფექტორების მაღალი კონცენტრაციით წარმოქმნას. ეს გადამწყვეტი მოვლენა იწვევს არა მარტო გენების უფრო ადრეულ დერეპრესიას, არამედ, რაც ძალიან არსებითია, მათ დერეპრესიას უჯრედების უმრავლესობაში, გენების უმრავლესობაში, მათი გენომში განმეორებადობის შემთხვევაში, რაც იწვევს საინფორმაციო რნმ-ისა და ცილა-ფერმენტების გაძლიერებულ სინთეზს. ამ მდგომარეობის შესწავლის დამადასტურებელი ექსპერიმენტული მონაცემები მოყვანილია აბუსალათინის თესლის აღმონაცენების მაგალითზე, სადაც γ-დასხივების ზემოქმედებამ გამოიწვია მაღალმოლეკულური რნმ-ის სინთეზის 100%-იანი მატება. ზრდის რადიაციულ სტიმულაციასა და საინფორმაციო რნმ-ის სინთეზს შორის უშუალო კავშირი დაბეჯითებით აჩვენეს ფენდრიკმა და ცელმა [80], სამტვრე მილების ზრდაზე ულტრაიისფერი- და გამა-სტიმულაციის შესწავლისას. რნმ-ის გაძლიერებული სინთეზი

მოითხოვს არამარტო გენების დერეპრესიას, არამედ, იმავდროულ წინამორბედების სინთეზის გაძლიერებას, მათ შორის რიბოზო-5-ფოსფატისას. როგორც ერენბერგისა და სხვათა გამოკვლევებმა აჩვენეს [81,82], დასხივებული ქერის ჩანასახებში შეიძლება აღმოჩენილ იქნას აღდგენილი ნიკოტინ-ამიდ-ადენინ-დი-ნუკლეოტიდის (ნად) კონცენტრაციის დაცემა.

ამგვარად, თესლზე γ-დასხივების ზემოქმედებით, მისი გაღივების ყველაზე ადრეულ სტადიაზე (5-16სთ.), ხორციელდება გენების დერეპრესია და რიბოსომული და საინფორმაციო რნმ-ის სინთეზის ზრდა. ამან უნდა გამოიწვიოს ცილების ფერმენტების სინთეზის გაძლიერება. აბუსალათინის თესლზე ჩატარებულმა გამოკვლევებმა აჩვენეს, რომ გაღივებისას (16სთ) მისი მასტიმულირებელი დოზით დასხივებისას ჩანასახში იზრდება რადიოაქტიური ლიზინის ჩართვა ცილის სტრუქტურაში, რაც პირდაპირ მიანიშნებს მისი სინთეზის მნიშვნელოვან ზრდაზე. რიგ შრომებში ნაჩვენებია თესლის აღმონაცენებზე γ-დასხივების ზეგავლენით გამოწვეული ისეთი ფერმენტების აქტივაცია როგორიცაა ლიპოქსიდაზა [83], პოლიფენოლოქსიდაზა [84,85], პეროქსიდაზა [86], რასაც შემდგომში აღმონაცენის სტადიაზე მივყავართ პოლაროგრაფიულად აქტიური ქინონების ლიპიდური ზეჟანგების ფერმენტულ წარმოქმნამდე. მაღალი დოზების შემთხვევაში ისინი ავლენენ დნმ-ის სინთეზის მაინჰიბირებელ თვისებებს, ხოლო მასტიმულირებელი დოზების შემთხვევაში - უჯრედის დაყოფისა და ზრდისას.

მას შემდეგ, რაც კუზინმა, კოპილოვმა და ოსიპოვმა [87] შეძლეს გამოეყოთ ბიოლოგიურად აქტიური ქინონები დასხივებული მცენარეული ქსოვილებიდან კრისტალური სახით, განსაზღვრეს მათი მოლეკულური მასები (500-600 დალტონი) და აჩვენეს, რომ ისინი წარმოადგენენ კოფეინისა და ქინოიდური ბუნების ქლოროგენის მჟავას ნახევარპროდუქტებს, გაჩნდა ამ ჰიპოტეზის უშუალოდ ექსპერიმეტულად გადამოწმების შესაძლებლობა [88].

ცნობილია, რომ მრავალი პოლიფენოლი ზრდა-გავითარების ინჰიბიტორებს წარმოადგენენ, ამასთან გააჩნიათ გენების რეპრესიისა და უჯრედის მოსვენების მდგომარეობაში გადაყვანის უნარი. მათი დაჟანგვა ქინონებში იწვევს, ერთი მხრივ, პოლიფენოლების დონის დავარდნასა და მათი ინჰიბირების უნარის დაკარგვას, ხოლო, მეორე მხრივ, ბიოლოგიურად აქტიური ქინონების წარმოქმნას. მცენარეში მიმდინარე მეტაბოლური რეაქციების პროცესში სინთეზდება ახალი ფაქტორი – ყვავილობის ფაქტორი. მისი საჭირო რაოდენობით წარმოქმნა, დერეპრესიული ახალი გენების გამოწვევის მიზნით, რომელიც წარმართავს გენერაციული ორგანოების წარმოქმნასა და ყვავილობას, ხორციელდება ზრდის ხანგრძლივი პერიოდის განმავლობაში. ამ პერიოდის დასაწყისისში სტიმულირებული პროცესები იწვევენ იმას, რომ ყვავილობის ფაქტორის კრიტიკული დონე მიღწეული იქნება კონტროლთან შედარებით უფრო ადრე, წარმოიქმნება დიდი რაოდენობით, და თითქმის უთანაბრდება რა მცენარის გარეგან

ზრდას, კვლავ განაპირობებს ახალი ძალით სტიმულაციას – უფრო ადრეულსა და უფრო უხვ ყვავილობას. მაფოტოსინთეზებელი ზედაპირის გაზრდა, გენერაციული ორგანოების წარმოქმნა, მეტად ადრეული და უხვი ყვავილობა და ნაყოფის წარმოქმნის მეტად ხანგრძლივი პერიოდი, იწვევს მწიფობის დაჩქარებასა და მოსავლის ძირითადი ეფექტის გაზრდას თესლის თესვისწინა დამუშავების დროს.

ცნობილია, რომ გამოსხივების მოქმედების სტრუქტურულ-მეტაბოლური თეორიის ფარგლებში [89], რომელიც დიდ მნიშვნელობას ანიჭებს უჯრედის გენომზე გამოსხივების არაპირდაპირ მოქმედებას ტრიგერ-ეფექტორების თვისებების მქონე ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნის გზით, საშუალებას იძლევა აიხსნას თუ რატომაა, რომ პროცესები, რომელთა დასხივებით გამოწვეული აგზნებაც ხდება თესლის განვითარების ყველაზე ადრეულ სტადიაზე, შემდგომში აისახება ონტოგენეზის ყველა ეტაპზე – მოსავლის ფორმირებამდე.

მცენარის მოცემული სახეობისათვის განვითარებისათვის მასტიმულირებელი დოზები ყოველთვის განსხვავდება იმ დოზებისაგან, რომლებიც იწვევს გენომის დაზიანებას, მცენარის გენეტიკური დახასიათების რღვევას.

იბადება კითხვა, რატომაა რომ ერთი და იგივე ხერხი იწვევს თითქოსდა სრულიად განსხვავებულ ძვრებს საბოლოო ბიოქიმიურ შემადგენლობაში? განვითარებადი თეორიიდან გამომდინარე ეს სრულიად კანონზომიერია. მართლაც,

მასტიმულირებელი დოზებით თესლის თესვისწინა დასხივებისას, როდესაც არ იცვლება გენეტიკური ინფორმაცია და ცვლილებას განიცდის მხოლოდ მისი რეალიზაციის სიჩქარე, სრულად იქნება შენახული მოცემული სახეობის მცენარის მეტაბოლიზმის ევოლუციურად გამომუშავებული ტიპი, რომელიც სტაფილოს შემთხვევაში მიმართულია კაროტინის, შაქრის ჭარხლის – საქაროზის, ხოლო კარტოფილის – სახამებლი სინთეზისაკენ.

თუმცა, ონტოგენეზის პროცესის ინტენსიფიკაცია, რომელიც გამოწვეულია ზემოთ განხილული საწყისი პროცესებით, გარდაუვლად იწვევს სწორედ იმ ბიოქიმიური კომპონენტების გაზრდას, რომელთა სინთეზიც მოსავალში ევოლუციის ან წინასწარი სელექციის შედეგად შეგუებულია მცენარის მოცემულ სახეობას.

მთლიანობაში, ზემოაღნიშნული ლიტერატურული მიმოხილვის შედეგად შეიძლება გამოიკვეთოს ამ დარგის მეცნიერული განვითარებისათვის აუცილებელი შემდეგი საკითხები: 1-რამდენად შესაძლებელია სხვადასხვა ტიპის მცენარის პროდუქტიულობის გაზრდა შედარებით მაღალ დოზათა დიაპაზონში; 2-რამდენად ექვემდებარება იგივე კანონზომიერებას იმ ნივთიერებათა ბიოსინთეზის სპეცი-ფიკურობა, რომლებიც მეორეულ მეტაბოლიზმს მიეკუთვნება და რა მიმართებაშია ზრდის აქტივაციასთან დაკავშირებული ზოგიერთი ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიური პროცესი, რომლებიც განსაზღვრავენ ალკალოიდების ბიოგენეზს. ბუნებრივია, რომ

ამოცანის გადასაწყვეტად მეტად ეფექტურად გვეჩვენება გამა-რადიაციის გამოყენება, რის შედეგადაც შესაძლებელია მნიშვნელოვნად შეიცვალოს მთელი რიგი მნიშვნელოვანი პროცესების ინტენსივობა და ამასთან ერთად მათი მიზანმიმართული რეგულაციაც.

თავი 2. კვლევის ობიექტი და მეთოდები

2.1. კვლევის ობიექტი და მისი რადიაციული დამუშავების მეთოდიკა

კვლევის ობიექტად აღებულ იქნა ალკალოიდური მცენარე ლემა; ტიპი ფარულთესლოვნები (*Angiosperme*); კლასი ორლებნიანები (*Dicotyledoneae*); რიგი მილყვავილოვანნი (*Tubiflorae*); ოჯახი ძაღლყურძენასებრნი (*Solanaceae*); გვარი ლემა (*Datura*); სახეობა ჩვეულებრივი ლემა (*Datura stramonium L*) [90].

ლემა ერთწლიანი, დამახასიათებელი სუნის მქონე მცენარეა, სწორი, გლუვი, ზედა ნახევარში დატოტვილი 40-100 სმ სიმაღლის ღეროთი. ფოთლები კვერცხის ფორმისა აქვს, წვეტიანი თავით 7-20 სმ სიგრძისა, ქვედა მხრიდან უფერული, ზემოდან მწვანე; ყვავილები მსხვილი ზომისაა, 7-12 სმ სიგრძის, განლაგებულია სათითაოდ ღეროების დაბოლოებებში. ნაყოფი სწორად დამდგარი მსხვილი ეკლებით დაფარული კოლოფია კვერცხისებური ფორმით. ყვავის აპრილსა და სექტემბერში, ნაყოფს იძლევა ივლისიდან.

ლემა სარეველაა, რომელიც ძალიან ფართოდაა გავრცელებული, საცხოვრებლად ირჩევს მდიდარ, ფხვიერ და

ტენიან ნიადაგებს. როგორც წესი, არც ისე დიდ ფართობს იკავებს, მაგრამ მჭიდროდ ხარობს, იშვიათ შემთხვევაში გაბნეულია.

მედიცინაში გამოიყენება ლემას ფოთლები; ველურად მზარდი ლემას მიზნობრივად გამოყენება არაა მიზანშეწონილი; შესაძლებელია მისი საკმაოდ იოლი კულტივირება. მცენარის ყველა ნაწილი ძლიერ შხამიანია, ამის გამო ამ ობიექტზე მუშაობისას საჭიროა სიფრთხილის ზომების დაცვა [91].

მცენარის ყველა ორგანო შეიცავს ალკალოიდებს – ფოთლებში მისი შემცველობა 0,2-0,6%-ს უტოლდება. ალკალოიდების შემცველობა განისაზღვრება ჰიოსციამინისა და სკოპოლამინის დიდი და დამხმარე ალკალოიდების (კუსკჰიგრინი, ატროპამინი, მეთილადინ-დიგლოილმეტელოიდინი, ნიკოტინი) უმნიშვნელო რაოდენობის არსებობით. ლემას ფოთლები აგრეთვე შეიცავს 2,7%-მდე ფლავონოიდებს (კვერცეტინი, კემპფეროლი, რუთინი, კვერციატრინი) და 0,1% კაროტინს. თესლი შეიცავს ალკალოიდების იმავე რაოდენობას, რამდენსაც ფოთოლი, განსხვავებით ფესვების, ღეროებისა და კოლოფებისაგან, სადაც ამ ნაერთების წილი შედარებით მცირეა.

აღნიშნული მცენარის ქიმიურ შემადგენლობაში აგრეთვე შედის ისეთი მნიშვნელოვანი ალკალოიდი, ჰიოსციამინის ოპტიკური იზომერი, როგორიცაა – ატროპინი. [92].

ზემოაღნიშნული მცენარის კვლევის ობიექტად აღება განაპირობა იმან, რომ მას ახასიათებს მხოლოდ ტროპანული

რიგის ალკალოიდების ბიოსინთეზის უნარი; ტროპანული რიგის ალკალოიდები კი ნაკლებად განშტოებული ბუნებით ხასიათდებიან და კვლევისათვის კლასიკურ მოდელს წარმოადგენს [93].

კვლევაში გამოყენებულ იქნა მაიონიზებელი გამოსხივების ისეთი ტიპი, როგორიცაა გამა-დასხივება; დასხივება წარმოებდა დანადგარით: "ГУПОС–3М", სადაც რადიაციულ წყაროს სახით წარმოდგენილი იყო ^{137}Cs; დოზის სიმძლავრე უდრიდა 2,5 –2,7 გრეი/წთ-ს.

ინტაქტურ მცენარეზე ჩატარებულ ცდებში სხივდებოდა მთლიანად მცენარის ნაზარდი, კულტურალური ქსოვილების შემთხვევაში კი (5–6 სუბკულტივირების შემდეგ) ობიექტი – უშუალოდ კულტურალურ სინჯარაში.

2.2 დასხივებული მცენარეული ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობის ანალიზის მეთოდი

მცენარის ვეგეტატიური ორგანოებიდან თავისუფალი ამინომჟავების ექსტრქციის წარმოება ხდება სპირტის დახმარებით,. ექსტრაქტები იწმინდება და მათში ისაზღვრება ამინომჟავების შემცველობა ქრომატოგრაფიის მეთოდით [94].

ჩვენს შემთხვევაში ექსტრაქცია ჩატარდა არამარტო ფოთლებიდან, არამედ კალუსური ქსოვილიდანაც, ხოლო შემდეგ ამინომჟავური ანალიზატორის ერთსვეტიანი მეთოდით

განისაზღვრა ამინომჟავების შემცველობა.

ახალგაზრდა ფოთლების დაქუცმაცებული წონაკი (5-10 გრ) დაფიქსირებულ იქნა ადუღებული სპირტით და დაქუცმაცებულ იქნა როდინში. უკეთესი დაქუცმაცებისათვის მოხდა სუსპენზიის გადატანა მინის ჰომოგენიზატორში; როდინს გამოევლო 80%-იანი სპირტი. ჰომოგენიზატორში ფოთლებს მაცერირაცია ჩაუტარდა 5-10 წუთის განმავლობაში, რის შემდეგადაც ფოთლების ნარჩენები დაცენტრიფუგირდა 2-3 ათასი ბრუნვა/წთ სიჩქარით 5 წუთის განმავლობაში. ცენტრიფუგატი გადმოსხმულ იქნა, ხოლო ნალექს კიდევ 3-ჯერ გაუკეთდა ექსტრაგირება და ჰომოგენიზება 80%-იანი სპირტით, რის შემდეგაც მოხდა სპირტის მოცილება ცენტრიფუგირებით. ასეთი დამუშავების შედეგად ყველა ამინომჟავა გადადის ექსტრაქტებში. მიღებული ექსტრაქტები შერეულ იქნა, რის შემდეგაც მოხდა მათგან სპირტის გამოყოფა ამ უკანასკნელის ვაკუუმში გამოდევნით. ამინომჟავების გარდა სპირტის ექსტრაქტში გადადის შაქარი, პიგმენტები, ბევრი მინერალური ნივთიერება და ა.შ., ამიტომ ექსტრაგირების შემდეგ აუცილებელია ექსტრაქტის გაწმენდა, რადგანაც ეს ნაერთები აბრკოლებენ ქრომატოგრამებზე ამინომჟავების დამაკმაყოფილებელ განაწილებას. ამის გამო ექსტრაქტი გაიწმინდა იონცვლად ფისებზე გატარებით (კათიონიტი КУ-2) და ელუირება გაუკეთდა NH_4OH-ით 1მლ/წთ სიჩქარით.

მიღებული ელუატები მშრალ ნაშთამდე აორთქლებისა და შესაბამისი ბუფერული ხსნარის დამატების შემდეგ დატანილ

იქნა ამინომჟავური ანალიზატორის კაპილარში. საანალიზო მასალა (ნედლეული) ფრაქციონირებულ იქნა სვეტში, რომელიც შევსებული იყო დაუექსის ტიპის ფისით 50ხ8; ბუფერული ხსნარის მიწოდება ხორციელდებოდა ტუმბოთი და რეგულირდებოდა ონკანის საშუალებით. სვეტიდან გამომდინარე ხსნარი მიედინებოდა შემრევში, რომელშიც მოთავსებული იყო ტუმბოთი მოწოდებული ნინჰიდრინის ხსნარი. რეაქციის შედეგად მიღებული ხსნარი გადიოდა კაპილარში, რომელიც ჩაშვებული იყო წყლიან ავზში, სადაც ვლინდებოდა ამინომჟავებისთვის დამახასიათებელი ფერადი რეაქცია. შეფერილი ელუატის გავლა ხდებოდა სპექტრომეტრში, სადაც მაჩვენებელი რეგისტრირდებოდა თვითჩამწერით (AAA-339 ტიპის ამინომჟავური ანალიზატორი) [95].

2.3. დასხივებული მცენარეების ცილოვანი ნაერთების განსაზღვრის მეთოდი

ცილოვანი ნაერთების რაოდენობრივი განსაზღვრისათვის აღებულ იქნა ლემას 4 გ ჰაერმშრალი ფოთოლი. ექსტრაქციას ვატარებდით ტრის-ბორატის ბუფერულ ხსნარში (PH-8,3), რასაც ვამატებდით ანტიოქსიდანტებს შაფერის მიხედვით [96]. ბუფერული ხსნარის შემადგენლობაში შედიოდა: 0,1 ტრისის ხსნარი, 80 მგ ასკორბინის მჟავა, 80 მგ ЭДТА, 150 მგ ნატრიუმის ტეტრაბორატი, 145 მგ ნატრიუმის ჰიდროოქსისი, 2გ

პოლიეთილენგლუკოლი, 1-2 წვეთი ტრიტონი, 100 მგ ბიდისტილატი.

ექსტრაქცია ტარდებოდა 10-12 სთ-ის განმავლობაში ხსნარის ნელი ნჯღრევით. ექსტრაგირებული ქსოვილის მექანიკურ ნაწილაკებს ვაცილებდით ცენტრიფუგირებით 2500 ბრ/წთ სიჩქარით 40 წთ-ის განმავლობაში ცენტრიფუგაში "ЦРЛ". დაულექავი სითხიდან –30^{0}C ტემპერატურამდე გაცივებული აცეტონის დამატების გზით ვახდენდით ცილის დალექვას. მიღებული ცილის გუნდებს გამოვყავით ცენტრიფუგირებით როგორც წინა შემთხვევაში. დაულექავი სითხე მოვაცილეთ ხსნარს, ხოლო ცილების შემცველი ნალექი რამდენჯერმე ჩავრეცხეთ ცივი აცეტონით, ხოლო შემდეგ დიეთილის ეთერით. დარჩენილი ეთერის აორთქლების შემდეგ მიღებული ცილოვანი ფხვნილი გავხსენით გოგირდმჟავაში და 4-5 სთ-ით განმავლობაში დავდგით ამწოვში გამოსაწვავად. ცილის შემდგომი რაოდენობრივი ანალიზი გაკეთდა კელდალის მეთოდით [97].

2.4 ტროპანული რიგის ალკალოიდების განსაზღვრის მეთოდი

ალკალოიდების გამოყოფა მოხდა როგორც ინტაქტური, ასევე კულტურალური მცენარეული ქსოვილიდან – ლემას ფოთლიდან (მცენარე დამუშავდა თესვისწინა გამა-რადიაციით) და კალუსიდან. ამისათვის ჩვენს მიერ აღებულ იქნა მცენარის

მშრალი მასა, რომლისგანაც 12%-იანი NH_4OH-ის ხსნარის დამატებით მიღებულ იქნა ფაფისებური მასა და დაიდგა სანჯღრეველაზე. აღნიშნული ფაფისებური მასა მოთავსდა ქლოროფორმიან გამყოფ ძაბრში (1:5), სადაც სუსპენზიის წარმოქმნის თავიდან აცილების მიზნით წარმოებდა ფრთხილი ნჯღრევა და დაწმენდილი სითხე ჩამოშვებულ იქნა სხვა ჭურჭელში, ხოლო ძაბრში დარჩენილს კვლავ ქლოროფორმი დაემატა. ამ პროცესის გამეორება მოხდა სამჯერ; გამოშვებული დაწმენდილი სითხეები კი გაერთიანებულ იქნა და ცდის მსვლელობა გაგრძელებულ იქნა ამ ხსნარზე. მოცემული ხსნარი (გართიანებული ქლოროფორმის ფრაქცია) გაიფილტრა და მოხდა მისი აორთქლება კონცენტრირებისათვის. შემდეგ მას დაესხა 10%-იანი H_2SO_4 (1:5) და მიღებული ნარევი კვლავ გადატანილ და ჩარეცხილ იქნა ქლოროფორმიან გამყოფ ძაბრში (1:2). ქლოროფორმის ფრაქციაში გადავიდა ბალასტი ნივთიერებები, ხოლო ზემოთ მოექცა წყალხსნარის სახით ალკალოიდები. წყალხსნარის კონცენტრირებული ამიაკით დაყვანილ იქნა 9-10-მდე და მიღებული ხსნარი საბოლოოდ გატარდა ქლოროფორმიან გამყოფ ძაბრში (1:1) სამჯერ. ამჯერად ქლოროფორმის ფრაქციაშია ალკალოიდები, იგი გაიფილტრა და ნალექის წარმოქმნის საშიშროების თავიდან აცილების მიზნით გატარდა უწყლო Na_2SO_4-ში. მიღებული ნივთიერება აორთქლებულ იქნა კონცენტრაციისათვის; დრაგენდორფის რეაქტივის შესხურების შემდეგ ექსტრაქტის ანალიზი გაკეთებულ იქნა თხელფენოვან ქრომატოგრაფიის მეთოდის

ბენზოლი – ეთილაცეტატი – დიეთილამინი (7:2:1) სისტემით [98].

2.5 ლემას ფოთლებში ენდოგენური აუქსინების განსაზღვრის მეთოდი

ლემას ენდოგენური აუქსინების ექსტრაქცია მოხდა 100 გრეი დოზით დასხივებული თესლიდან აღმოცენებული მცენარის ფოთლებიდან. ექსტრაქცია ტარდებოდა 80%-იან მეთანოლში (10 მლ მეთანოლი : ქსოვილის ნედლი წონის 1 გ) 16 სთ-ის განმავლობაში სიბნელეში +4^{0}C- ტემპერატურაზე. ექსტრაქტებს ნჯღრევა წარმოებდა მექანიკურ სანჯღრეველაზე 4 სთ-ის განმავლობაში ექსტრაგენტის ორჯერადი ცვლით. გაფილტვრით ქსოვილის ნარჩენების მექანიკური ნაწილაკების გამოცალკევების შემდეგ მეთანოლს ვაორთქლებდით. წყლის ნარჩენს ვაცენტრიფუგებდით, ხოლო ხსნარს, რომელიც არ დაილექა ვჟავანგავდით H_2SO_4-ის 10%-იანი ხსნარით 3,0-მდე და აუქსინების თავისუფალი ფორმები გადაგვქონდა ზეჟანგებისგან გაწმენდილ დიეთილის ეთერში [99].

ეთერისა და წყლის ფაზების თანაფარდობა იყო 1:1 (ეთერის ოთხჯერადი ცვლით). ეთერის ფრაქციებს ვაორთქლებდით ვაკუუმის როტაციულ ასაორთქლებელში 30-35^{0}ჩ ტემპერატურაზე. ნარჩენი გაირეცხა წყლით და გამყოფი ძაბრის მეშვეობით გავყავით იგი მჟავა და ნეიტრალურ-ტუტოვან ფრაქციებად.

თავდაპირველად მოხდა მისი გატუტევება ნაჯერი $NaHCO_3$-ის ხსნარით 9-10-მდე და სამჯერ შევანჯღრიეთ ეთერთან ერთად, რის შედეგადაც ეთერის ფრაქციაში გადავიდა ნეიტრალურ-ტუტე ნივთიერებები, მათ შორის ლიპიდები, ეთერები, ალდეჰიდები და სხვ. დარჩენილ წყლის ფენას ვჟანგავდით H_2SO_4-ის 1 -ის ხსნარით 2,2-2,8-მდე და კვლავ სამჯერ ვანჯღრევდით ეთერთან. ამის შედეგად ეთერში გადავიდა მჟავა ბუნების ნივთიერებები – ინდოლილ-ძმარმჟავა (ИУК), ინდოლ კარბინის მჟავები, აბსციზის მჟავა, ფენოლ-კარბონის მჟავები.

აღნიშნულ ეთერის ფრაქციას ვაორთქლებდით, ხოლო მშრალ ნარჩენს ვხსნიდით 96%-იან ეთილის სპირტში და ვყოფდით ქაღალდის ქრომატოგრაფიის მეთოდით გამხსნელების სისტემაში – იზოპროპანოლი : ამიაკი : წყალი (10:1:1).

ექსტრაქტი გადავიტანეთ 0,5 მმ-იანი ზოლის სახით ქრომატოგრაფიულ ქაღალდზე (4X40 სმ). იმავე სახით პარალელურად გადაგვქონდა ნიშანდებული – სინთეტური ინდოლილ-3-ძმარმჟავა. ქაღალდზე მათ ადგილმდებარეობას ვსაზღვრავდით ქრომატოგრამის შესხურების შემდეგ ერლიხის რეაქტივით, რომელიც ინდოლის ნაერთებთან ხილულ სინათლეზე იისფერ შეფერილობას იძლევა [100]. ინდოლილ-ძმარმჟავას იდენტიფიკაციისთვის ნივთიერების სპირტხსნარს ულტრაიისფერ სპექტრებს ვაცილებდით, რომლებიც ლოკალიზებული იყო ქრომატოგრამის იმ ზონაში, რომელიც შეესაბამებოდა ნიშანდებული სინთეზური იძმ-ს მდებარეობას

(შთანთქმის მაქსიმუმი შეინიშნებოდა 278 ნანომეტრი სიგრძის ტალღაზე, როგორც საცდელ, ისე სტანდარტულ ვარიანტში).

ქრომატოგრამები, რომლებსაც შემდგომში ვიკვლევდით ბიოტესტების მეთოდით არ შუქდებოდა ულტრაიისფერ შუქზე, რადგან ამ დროს აუქსინების ნაწილი ფოტო-ჟანგვას განიცდიდნენ. ამავე მიზეზის გამო ყველა პროცედურა, რომელიც დაკავშირებული იყო ექსტრაქციასთან, ტარდებოდა გაბნეულ სინათლეზე.

გაშრობის შემდეგ ქრომატოგრამებს ვჭრიდით 10 თანაბარ ზონად, ვათავსებდით ჯამებში და აუქსინებს ვაექსტრაგირებდით საქაროზას 2%-იანი ხსნარით 2 სთ-ის განმავლობაში მექანიკურ სანჯღრეველაზე. ამის შემდეგ მასში ვალაგებდით მინის ნემსებს, რომლებზეც განლგებული იყო ხორბლის კოლეოპტილები. კოლეოპტილების ნაჭრებს ვაქუცმაცებდით მწვანე სინათლეზე და ვათავსებდით დისტილირებულ წყალში. ენდოგენური აუქსინების ჩალბობა მიმდინარეობდა სანჯღრეველაზე 2 სთ-ის განმავლობაში. როგორც საცდელ, ისე საკონტროლო ვარიანტების სინჯარებს ვაინკუბირებდით თერმოსტატში 24^0C-ზე 18 სთ-ის განმავლობაში. კოლეოპტილების ნაწილაკების სიგრძეს ვზომავდით ინკუბაციამდე და მის შემდეგ. კონტროლის მსგავსად თითოეულ ცდაში ვიყენებდით ელუატებს ქრომატოგრამიდან, რომლებშიც გაიარა მხოლოდ გამხსნელების ხსნარმა [101].

2.6. მცენარეული ქსოვილების კულტივირების

მეთოდი *in vitro* პირობებში

უჯრედულ ინჟინერიაში თეორიული და პრაქტიკული საკითხების გადასაწყვეტად ხშირად მიმართავენ კალუსური ქსოვილების გამოყენების ხერხს *in vitro* პირობებში [102]. ცნობილია, რომ პარენქიმული უჯრედები მექანიკური დაზიანების საპასუხოდ დედიფერენციაციას განიცდიან და გადადიან პროლიფერაციაში, რის შედეგადაც იქმნება არადიფერენცირებული ქსოვილი კალუსური ქსოვილის სახელწოდებით. კალუსური ქსოვილი ხასიათდება ისეთი თვისებებით, როგორიცაა ტოტიპოტენტობა, მეორეული მეტაბოლიზმის უნარიანობა და ა.შ., რის გამოც იგი მეტად მოხერხებულია ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური პროცესების კვლევისათვის როგორც ადეკვატური მოდელი [103].

სტერილური კულტურალური ქსოვილის მიღების საქმეში ერთ-ერთ ძირითად საწყის ეტაპს წარმოადგენს კულტურაში გასაშვებად გამიზნული მცენარეული ქსოვილის სტრუქტურულ-ფუნქციონალური მაჩვენებლის ანალიზი და ექსპლანტის კალუსური ქსოვილის ინდუქციის მიზნით შესაფერისი საკვები არის შერჩევა [104]. საკვები არეების ძირითადი შემადგენელი ნაწილია მინერალური მარილების ნარევი (მაკროელემენტები, მიკროელემენტები) და რამდენადაც კულტივირებული ქსოვილები ჰეტეროტროფული კვების ტიპით ხასიათდებიან, ამიტომ საკვებ არეებში ნახშირბადის წყაროა საქაროზა ან გლუკოზა. გარდა ნახშირბადის, ჟანგბადისა და წყალბადისა, ქსოვილთა ზრდისათვის აუცილებელია აზოტი – ნიტრატების ან

ამონიუმის მარილების, ფოსფორი – ფოსფატების, გოგირდი – სულფატების სახით, აგრეთვე K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+} იონები.

რვა ძირითადი საკვები არიდან, რომელთა გამოყენება შესაძლებელი იყო ჩვენი მიზნებისათვის, არჩევანი შეჩერდა მურასიგე-სკუგის საკვებ არეზე, რაც იმით იყო განპირობებული, რომ ამ საკვებ არეს ახასიათებს საკმაოდ მაღალი უნივერსალობა, რის გამოც შესაძლებელია მისი გამოყენება შესაბამისი მოდიფიკაციით.

აგარი – 7 გ/ლ;

საქაროზა – 20 გ/ლ;

გლუკოზა – 10 გ/ლ;

მეზო-ინოზიტი – 80 მგ/ლ;

გლიცინი – 2 მგ/ლ;

α-ნაფტილძმარმჟავა (α-ნძმ) – 4 მგ/ლ;

კინეტინი – 0,5 მგ/ლ;

მაკროელემენტების ხსნარი – 100 მლ/ლ;

მიკროელემენტების ხსნარი – 10 მლ/ლ;

ვიტამინების ხსნარი – 10 მლ/ლ.

კულტურალური ქსოვილის მიღებისათვის აუცილებელია ასეპტიკური პირობების დაცვა და რა თქმა უნდა, კულტივირებისათვის გამიზნული ექსპლანტის სტერილიზაცია. სასტერილიზაციოდ გამოცდილი იყო: ეთანოლი, ქლორამინი, წყალბადის ზეჟანგი, სულემა და სხვა. ოპტიმალური აღმოჩნდა ექსპლანტის დამუშავება 0,1%-იანი სულემას ხსნარით 2-4 წთ-ის განმავლობაში მეთოდიკის შესაბამისად [105].

თავი 3. გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ზრდა-განვითარებაზე

თანამედროვე რადიობიოლოგიის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან პრობლემას მცენარეთა სხვადასხვა ტაქსონომიური ჯგუფების რადიორეზისტენტობის შესწავლა წარმოადგენს. მცენარეთა მრავალფეროვნებიდან გამომდინარე მათი რადიომედეგობა ძალიან ცვალებადია და ამიტომ ზოგადი კანონზომიერების დადგენა სხვადასხვა ტაქსონების წარმომადგენლებსა და ეკოლოგიური დაჯგუფებებისათვის უთუოდ დიდ ინტერესს იწვევს.

ამ კვლევების შედეგად შესაძლებელია, ერთი მხრივ, მიღებულ იქნას მცენარეთა მრავალი ფორმის დახასიათება – მათზე მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების რეაქციის თვალსაზრისით, ხოლო, მეორე მხრივ, შედარებითი ანალიტიკური კვლევები მცენარეთა რადიორეზისტენტობის ასპექტში იძლევა იმ მეცნიერული მასალის დაგროვების საშუალებას, რომლის

მეშვეობითაც შესაძლებელი იქნება გადაიჭრას მრავალი რადიობიოლოგიური საკითხი.

გარდა ამისა, მცენარეთა სხვადასხვა ფორმების რადიომგრძნობიარობისა და რადიომედეგობის შედარებითი მახასიათებლების ცოდნა საინტერესოა მცენარეულ ობიექტებზე მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების ექსპერიმენტულად შესწავლის თვალსაზრისითაც.

იქიდან გამომდინარე, რომ მცენარეთა სამყარო მოიცავს სახეობების, ფორმებისა და პოპულაციების უზარმაზარ სპექტრს, თავისთავად ცხადია, მათი რადიორეზისტენტობაც შესაბამისად ძალიან მრავალფეროვანი და განსხვავებული იქნება და, რა თქმა უნდა, მიღებული კანონზომიერებები გავრეცელდება მცენარის განვითარების სხვადასხვა სტადიებზეც.

საბოლოოდ, თესლის გაღივების, მცენარის ზრდა-განვითარების, მცენარის დაღუპვის ვეგეტაციის ბოლოს და ა.შ. რაოდენობრივი პარამეტრების აღრიცხვა საშუალებას მოგვცემს, დადგენილ იქნას მცენარეთა სხვადასხვა ჯგუფში არსებულ ნიშან-თვისებათა შორის შორის ესა თუ ის დამოკიდებულებები [106].

ზემოაღნიშნულიდან გამომდინარე, ჩვენს ამოცანას წარმოადგენდა ლემას (*Datura stramonium L*) თესლის, ცალკეული ქსოვილებისა და ვეგეტაციაში მყოფი მცენარის რადიორეზისტენტობის განსაზღვრა, როგორც მათი გადარჩენის ზღურბლის, ისე სხვადასხვა დოზით გამოწვეული ზრდა-განვითარების დინამიკის ცვალებადობის დადგენა.

3.1. გამა-დასხივების გავლენა ლემას თესლის რადიორეზისტენტობაზე

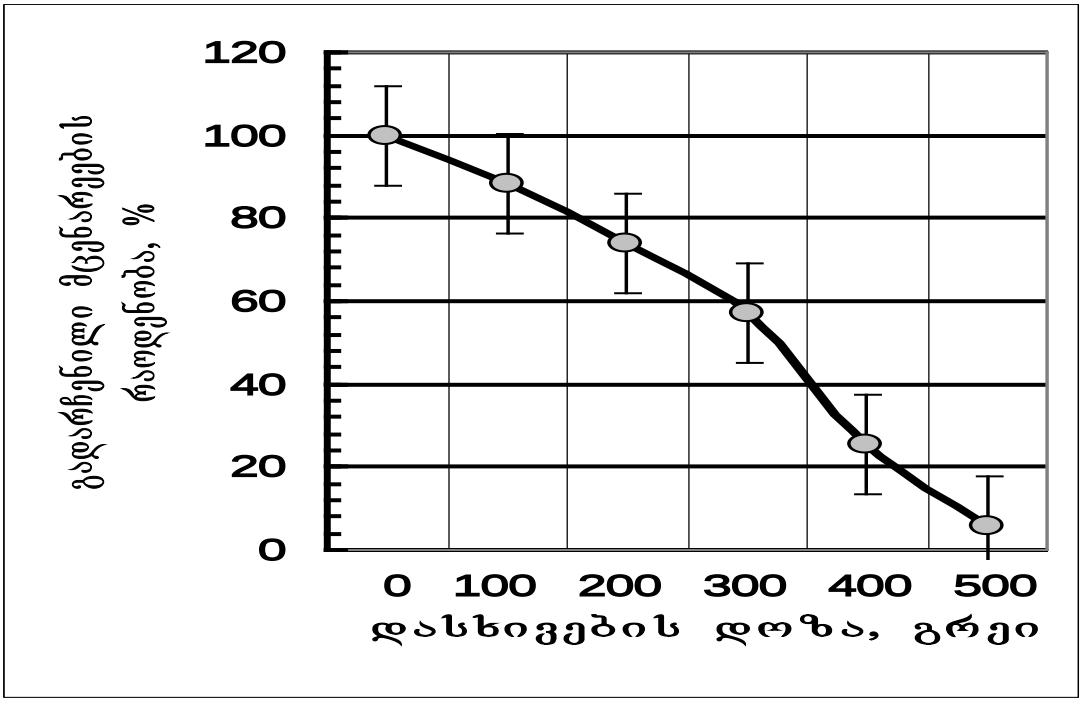
მცენარეთა სახეობებისა და ფორმების უმრავლესობისათვის დამახასიათებელი სასიცოცხლო ციკლის სპეციფიკური და მნიშვნელოვანი ეტაპების რიცხვს მიეკუთვნება მცენარეული ორგანიზმის განსაკუთრებული მდგომარეობა, რომელსაც მოსვენების მდგომარეობა ეწოდება. მოსვენების მდგომარეობა შეიძლება გამოიხატებოდეს ვეგეტატიური ორგანოების ზრდის შეჩერებით, თესლის აღმოცენებისუნარიანობის არარსებობით, ზრდისა და გენერაციული გამოზამთრებული კვირტების ზრდის არქონითა და სხვა [107].ю

აღსანიშნავია, რომ მცენარის მრავალფეროვან ფორმებს შორის განსაკუთრებული რადიორეზისტენტობით სწორედ მოსვენების პერიოდში მყოფი განვითარების ფაზები ხასიათდება. ამ თვალსაზრისით, რადიობიოლოგიური კვლევებისათვის ძალზე ხშირად იყენებენ თესლს. ეს გარემოება განპირობებულია იმით, რომ სწორედ თესლის ფაზაში მყოფი მცენარეული ორგანიზმის ქსოვილები ღრმა მოსვენების ფაზაში იმყოფებიან და, შესაბამისად, მათი რადიორეზისტენტობა საკმაოდ მაღალ დონეზეა. ამასთან, სწორედ ეს ფაზა გამოირჩევა ეფექტების ერთგვაროვნებით რადიორეზისტენტობის თვალსაზრისით.

აქედან გამომდინარე, ჩვენი კვლევის მიზანს წარმოადგენდა ლემას თესლის რადიორეზისტენტობის განსაზღვრა უშუალოდ აღმოცენების უნარისა და დასხივებული თესლიდან

აღმოცენებული მცენარეების ზრდის დინამიკის მიხედვით. როგორც სურ. 3.1-დან ჩანს, დასხივებული თესლიდან აღმოცენებული მცენარეების რაოდენობა მკაფიო დოზურ ხასიათს ატარებს; კერძოდ, თუ 100 გრეი დოზის შემთხვევაში აღმოცენებული, ანუ გადარჩენილი მცენარეების რაოდენობამ შეადგინა 88%, 200 გრეის შემთხვევაში ეს მაჩვენებელი 12%-ით შემცირდა და 76% შეადგინა. დოზის შემდგომი ზრდა გვიჩვენებს ამ პროცესის ინჰიბირებას და 500 გრეი დოზაზე გადარჩენილი მცენარეების რაოდენობა 5%-ს არ აღემატება. პრაქტიკულად თითოეული ბიჯის პროცენტული კლება დოზა 300 გრეიმდე 12% იყო, ხოლო 400 და 500 გრეის შემთხვევაში დათრგუნვის მაჩვენებელი საგრძნობლად გაიზარდა და თითქმის 40%-ს მიაღწია.

აქედან გამომდინარე, როდესაც საქმე ეხება თესლის აღმოცენებისუნარიანობას, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ დოზა



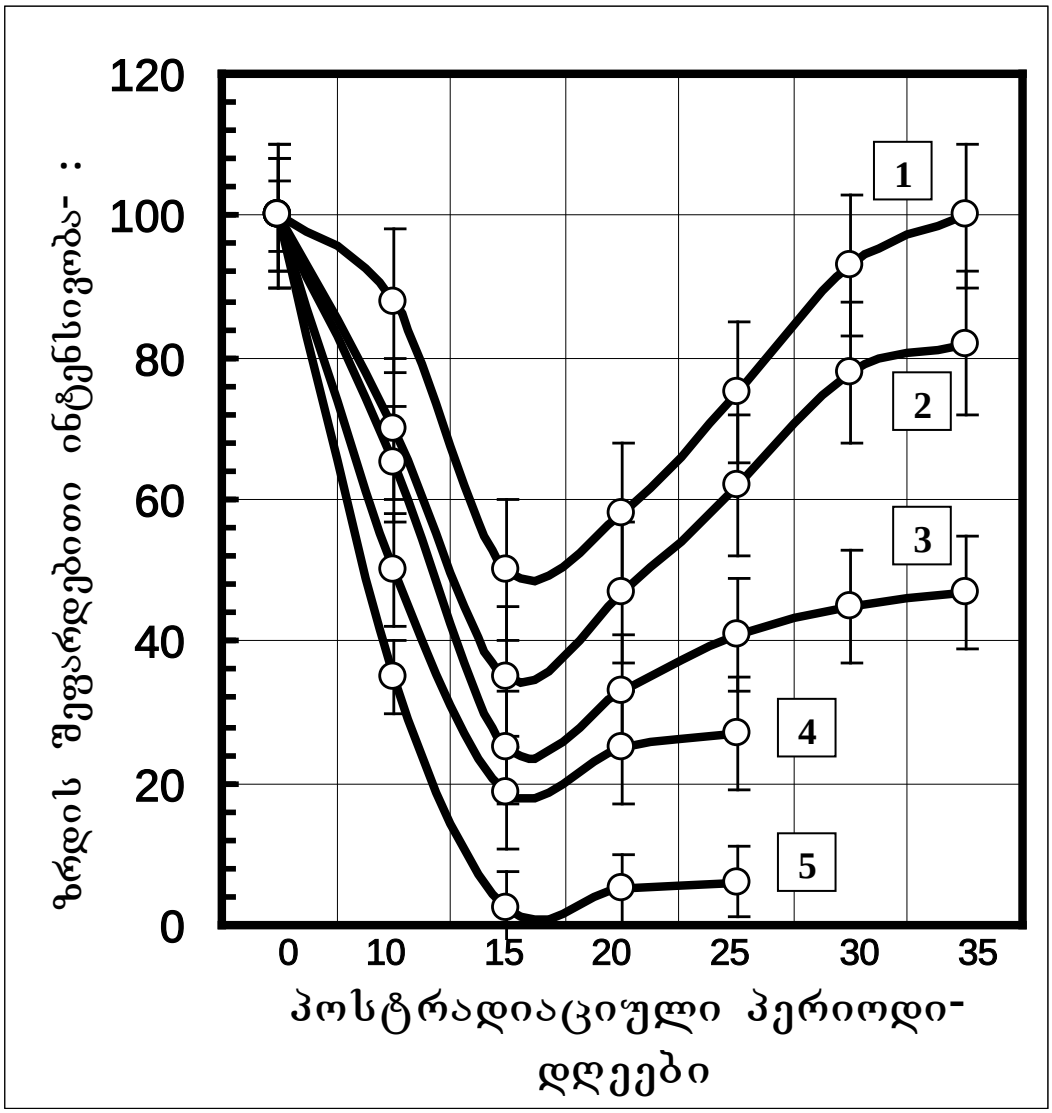
-სურ. 3.1 თესვისწინა გამა-დამუშავების გავლენა მცენარის აღმოცენებაზე

100 გრეი წარმოადგენს მიახლოებით $LD_{10/30}$ -ს, დოზა 330 გრეი არის $LD_{50/30}$, ხოლო ლეტალური, ანუ $LD_{100/30}$ – 500-დან 600 გრეიმდე მერყეობს.

მთლიანობაში, ჩატარებული ცდების საფუძველზე დადგენილ იქნა ლემას ჰაერმშრალი თესლის რადიორეზისტენტობის დონე. ამ თვალსაზრისით, ისმება კითხვა, თუ როგორ ვითარდება შემდგომში გადარჩენილი მცენარეების ზრდა-განვითარება. ამის დასადგენად, ჩვენ მიერ შესწავლილ იქნა სხვადასხვა დოზით დასხივებული მცენარეების ზრდა-განვითარების დინამიკა პოსტრადიაციული პერიოდის 35 დღის განმავლობაში.

როგორც სურ. 3.2-დან ჩანს, დოზური მრუდების უმრავლესობა გარკვეული ფაზებით ხასიათდება; ასე, თუ 100 გრეი დოზით დასხივებისას პირველი 2 კვირის განმავლობაში შეინიშნება ინჰიბირების ფაზა, შემდგომში დათრგუნვის ფაზას ცვლის აღდგენითი პროცესებისთვის დამახასიათებელი ექსპონენციალური მონაკვეთი, რომელიც დაკვირვების ბოლოს იჩენს “პლატოზე” გასვლის ტენდენციას. ანალოგიური სურათი შეინიშნება 200 და 300 გრეი დოზებით დასხივებისას. ამავე

დროს, აღნიშნული მრუდები, მიუხედავად შედარებით ერთგვაროვანი განვითარების ხასიათისა, რაოდენობრივად განსხვავდებიან: თუ ორი კვირის განმავლობაში 100 გრეით დასხივებისას ინჰიბირების დონე აღწევდა 50%-ს, 200 და 300 გრეის შემთხვევაში ეს მაჩვენებელი უტოლტებოდა 36,4%-ს და 28,8%-ს შესაბამისად. აქედან გამომდინარე, დოზის ზრდასთან ერთად შეინიშნება ინჰიბირების დონის მნიშვნელოვანი მატება.



სურ. 3.2 გამა-რადიაციის გავლენა მცენარის ზრდის დინამიკაზე

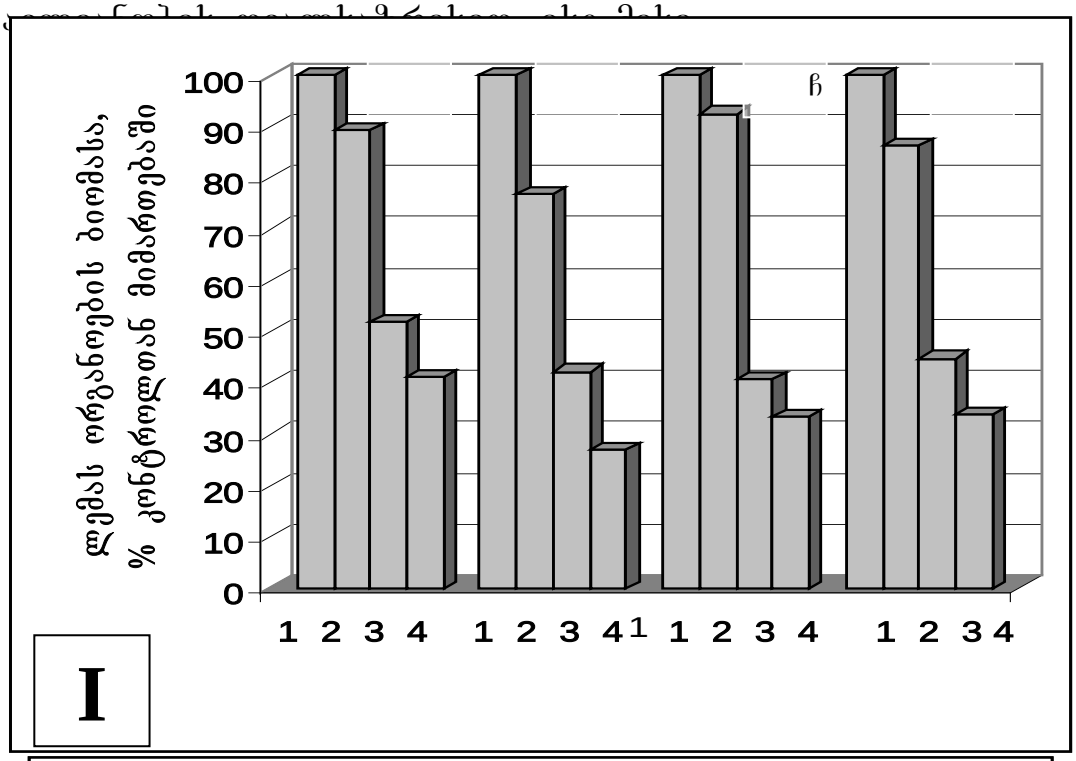
1 – დასხივება 100 გრეით, 2 – 200 გრეი, 3 – 300 გრეი, 4 – 400 გრეი, 5 - 500 გრეი

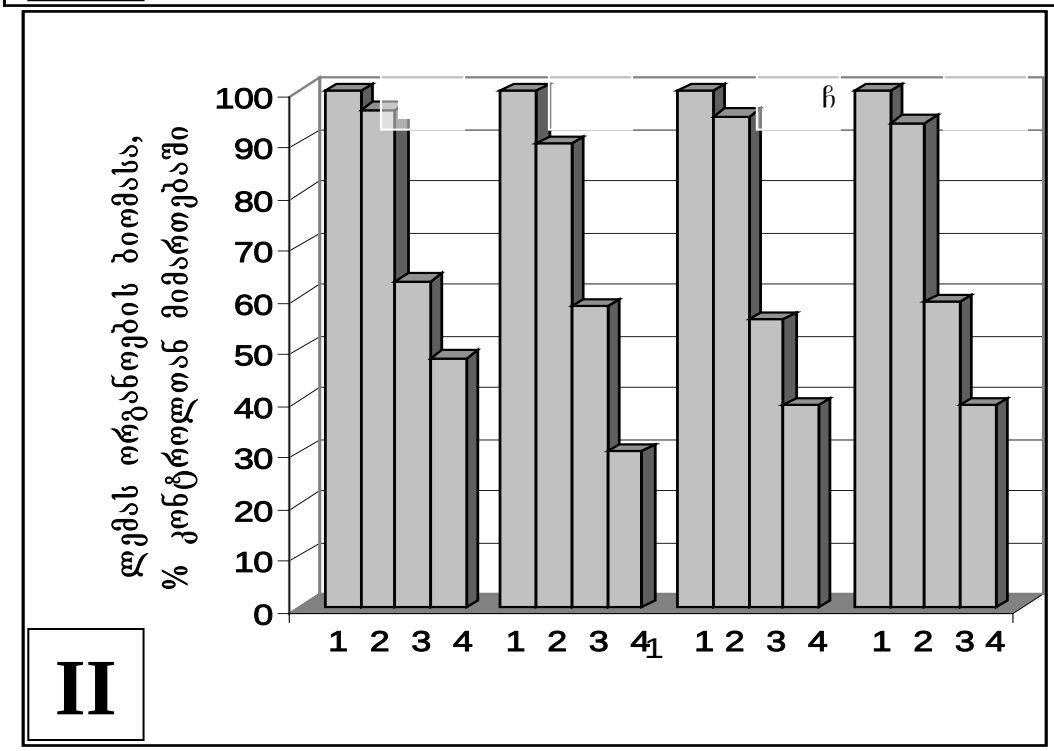
რაოდენობრივი მაჩვენებლების სხვაობა შეინიშნა რეაქციის განვითარების შემდგომ ეტაპებზეც; მაგალითად, სამი კვირის შემდეგ ყოველი ხუთდღიანი ბიჯით თუ დოზა 100 გრეის შემთხვევაში აღდგენის ინტენსივობა შესაბამისად შეადგენდა 60,5%, 75,4% და 95,2%-ს, 200 და 300 გრეი დოზების შემთხვევაში – აღნიშნული პარამეტრები უტოლდებოდა – 47,2%, 62,2%, 79,1% და 30,4%, 40,4% და 45,8% პოსტრადიაციული პერიოდის მე-20-ე, 25-ე და 30-ე დღეს შესაბამისად.

განსხვავებულ კანონზომიერებას აქვს ადგილი დოზური მრუდების შედარებით მაღალი დოზების ვარიანტებში (სურ. 3.2). აქ დოზა 400 და 500 გრეის შემთხვევაში ორი კვირის შემდეგ ზრდის ინტენსივობა მინიმალურ დონეს აღწევდა, კერძოდ, 400 გრეის დროს – 19,3%-ს, ხოლო 500 გრეის პირობებში მცენარეებში ზრდა პრაქტიკულად არ შეინიშნებოდა. აღნიშნული ვარიანტები განსხვავდებიან რეაქციების განვითარების სხვა ფაზების დროსაც: შემდგომი 10 დღის განმავლობაში მათი ზრდის ინტენსივობა 5-7%-იან (400 და 500 გრეი) ზრდას არ აღემატებოდა. ამასთანავე, თუ დოზა 300 გრეიმდე ინტერვალში შესწავლილი პოსტრადიაციული

პერიოდის მიწურულს მცენარეები სიცოცხლისუნარიანობის გარკვეულ დონეზე იმყოფებოდნენ, მაღალი დოზების შემთხვევაში ძლიერი დაზიანების შედეგად საქმე გვქონდა მათი ზრდა-განვითარების შეუქცევად შეწყვეტასთან.

ბუნებრივია, რომ ზრდის რეაქციასთან პირდაპირ კავშირშია ისეთი მაჩვენებელი როგორიც მცენარის მიერ ბიომასის დაგროვების უნარია. მით უფრო, აღნიშნული კრიტერიუმი მეტად მნიშვნელოვანია როგორც საერთო ნედლეულის გამოსა





სურ. 3.3 გამა-დასხივების გავლენა ლემას ნედლი ბიომასის ცვლილებებზე

I – პოსტრადიაციული პერიოდის 50-ე დღე, II – მე-100-ე დღე

A - ფოთოლი, B - ღერო, C – ფესვი , D – მცენარის საერთო მასა

1 – საკონტროლო (დაუსხივებელი) ვარიანტი, 2 – დასხივება დოზით 100 გრეი, 3 – 200 გრეი, 4 – 300 გრეი

ხარისხიანობის შეფასების დროს. იმისათვის, რომ გაგვერკვია, თუ რამდენად ცვალებადია აღნიშნული კრიტერიუმი დასხივებული მცენარის ზრდა-განვითარების დროს, ჩვენ მიერ ჩატარდა ბიომასის დაგროვების ცვალებადობის შესწავლა; კერძოდ, აღრიცხული იქნა როგორც პოსრადიაციული პერიოდის 50-ე და მე-100-ე დღეების მთლიანი მცენარის ბიომასის ცვალებადობა, ისე ცალკეული ორგანოების წვლილი ამ ცვალებადობის ფორმირების დროს.

როგორც სურ. 3.3-დან (I) ჩანს პოსტრადიაციული პერიოდის 50 დღის განმავლობაში შეინიშნა ბიომასის წარმოქმნის შემდეგი კანონზომიერება: დოზის ზრდასთან ერთად ყველა ვარიანტში აღინიშნა ბიომასის კლება; კერძოდ, დოზა 100 გრეის იგივე მაჩვენებელი წარმოადგენდა 86,3%-ს კონტროლთან მიმართებაში. ანალოგიური კანონზომიერება ვრცელდებოდა დოზის შემდეგი მატების დროსაც და შეადგენდა 200 და 300 გრეის შემთხვევაში შესაბამისად 44,9%-სა და 33,8%-ს. უნდა აღინიშნოს, რომ უფრო მაღალი დოზების გამოყენებისას (400 და 500 გრეი) მცენარეები პრაქტიკულად არ ვითარდებოდნენ და

შეინიშნებოდა მხოლოდ ერთეული გადარჩენილი მცენარეები.

ანალოგიური კანონზომიერება შეინიშნებოდა ცალკეული ორგანოების ბიომასის დაგროვების მაჩვენებლების აღწერის დროსაც; კერძოდ, დოზა 100 გრეის შემთხვევაში ფოთლის, ღეროსა და ფესვის ბიომასის მაჩვენებელი ჩამორჩებოდა კონტროლს შესაბამისად 10,5%, 23,1% და 7,4%-ით. უფრო მნიშვნელოვანი დათრგუნვა იყო დოზების 200 და 300 გრეის გამოყენების შემთხვევაში; კერძოდ, 200 გრეით დასხივებისას ფოთლის, ღეროსა და ფესვის ბიომასა ჩამორჩებოდა კონტროლს 48,2%, 57,7% და 59,3%-ით შესაბამისად, ხოლო 300 გრეის ვარიანტში პრაქტიკულად ყველა ორგანოს მაჩვენებელი ძლიერ დათრგუნვად ხასიათს ატარებდა და ჩამორჩებოდა კონტროლს 58,8%, 73,1% და 66,7%-ით (ფოთლის, ღეროსა და ფესვის) შესაბამისად.

როგორც ცნობილია, ლემა, სამკურნალო მცენარის სპეციფიკურობიდან გამომდინარე, კულტივაციის მე-100 დღისათვის უკვე ყვავილობის სტადიაში შედის. ამ სტადიიდან იწყება ნედლეულის აღება, რადგან მცენარე აღწევს განვითარების პრაქტიკულად მნიშვნელოვან სტადიას, როდესაც ქსოვილებში შეინიშნება ალკალოიდების აქტიური დაგროვება. სწორედ ამ ფაქტორმა განაპირობა მცენარის ბიომასის დაგროვების ცვალებადობის აღრიცხვა ამ პერიოდში. როგორც სურ. 3.3 (II)-დან ჩანს, პოსტრადიაციული პერიოდის მე-100 დღისათვის შეინიშნა დათრგუნვის დონის გარკვეული ნიველირება, მაგალითად, 100 გრეი დოზით დასხივებისას მცენარის ბიომასის ჯამური მაჩვენებელი ჩამორჩებოდა კონტროლს მხოლოდ 6,2%-ით, მაშინ როდესაც იგივე

კრიტერიუმი წინა (50-ე დღეს) 13,7%-ს შეადგენდა. აღნიშნული ცვლილებები შეინიშნებოდა 200 და 300 გრეის შემთხვევაშიც და უტოლდებოდა 40,9%-სა და 60,7%-ს შესაბამისად. ანალოგიური კანონზომიერება დაფიქსირდა ცალკეული ორგანოების დონეზეც და დოზა 100 გრეის შემთხვევაში ფოთლის, ღეროსა და ფესვისათვის შეადგენდა 3,6%, 10,2% და 4,9%-ს შესაბამისად, დოზა 200 გრეის შემთხვევაში 36,8%, 41,6% და 44,3%-ს, ხოლო 300 გრეის ვარიანტში იგივე მაჩვენებლები უტოლდებოდა 51,7%, 69,7% და 60,8%-ს.

ამრიგად, ჩატარებული ცდების შედეგად შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ დასხივებული მცენარეები პოსტრადიაციული პერიოდის 100 დღის განმავლობაში მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან დაგროვებული ბიომასის მიხედვით. ამავე დროს, შედარებით დაბალი რადიაციული დაზიანების შემთხვევაში (100 გრეი), შეინიშნება აღდგენითი პროცესების ხარჯზე დათრგუნვის ნიველირება და 100 დღის შემდეგ კონტროლთან სხვაობა უმნიშვნელო ხასიათს ატარებს. განსხვავებული სურათი გვაქვს რადიაციული დაზიანების შედარებით მაღალი დონის შემთხვევაში (200, 300 გრეი). აქ, მიუხედავად იმისა, რომ შეინიშნება მცენარეების ზრდა-განვითარება, აღნიშნული მცენარეები მაინც ვერ ახერხებენ დაძლიონ შედარებით ძლიერი რადიაციული დათრგუნვა და მთელი ვეგეტაციის პერიოდის განმავლობაში მათი ბიომასის დაგროვების კრიტერიუმები მნიშვნელოვნად ჩამორჩებიან კონტროლს. განსაკუთრებით აღსანიშნავია 400 და 500 გრეი დოზებით გამოწვეული ეფექტები. ამ შემთხვევაში რადიაციული დაზიანების დონე იმდენად მნიშვნელოვანია, რომ ზრდა-განვითარების დათრგუნვა შეუქცევად ხასიათს ატარებს და

აღნიშნული მცენარე არასიცოცხლისუნარიანობით გამოირჩევა.

მთლიანობაში, ჰაერ-მშრალი თესლის დასხივებისას საქმე გვაქვს განვითარების მაღალ რადიორეზისტენტულ ფაზასთან, რაც, თავის მხრივ, რადიაციის გამოყენებით ასპექტებში ტექნოლოგიური თვალსაზრისით მოხერხებულ სტადიად გვევლინება. აღნიშნული ფაზის საწინააღმდეგოდ შეიძლება შერჩეულ იქნას ვეგეტაციის ერთ-ერთი სტადია – ნაზარდის განვითარების სტადია, რომელიც გამოირჩევა შედარებით მაღალი რადიომგრძნობელობით.

3.2. გამა-დასხივების გავლენა ლემას მცენარის ნაზარდების სიცოცხლისუნარიანობაზე

როგორც ცნობილია, ზრდა – მცენარეული ორგანიზმის ცხოველქმედების ყველაზე მკვეთრი გამოხატულებაა, განსაკუთრებით მისი სიცოცხლის საწყის ეტაპებზე. ზრდის ხასიათი დამოკიდებულია მცენარეში მიმდინარე ცვლის პროცესების ერთობლივ მოქმედებაზე, რომელიც წარმოადგენს დასხივებისადმი ძალიან მგრძნობიარე ტესტს. ჩვეულებრივ ზრდის რეაქციის დარღვევა ერთ-ერთი ვიზუალური პოსტრადიაციული ეფექტია. იგი თავის მხრივ წარმოადგენს ძალიან რთულ პროცესს, რომელიც დამოკიდებულია უამრავ გარეგან და შინაგან ფაქტორზე – სხვადასხვა ბიოსინთეტური პროცესის, აუქსინებისა და ინჰიბიტორების დონეზე. აქედან გამომდინარე, მოცემული ნიშან-თვისებებით, როგორც მცენარისა და მისის ცალკეული ორგანოების ზომის, აგრეთვე მშრალი და ნედლი ნივთიერებების ცვლილების, ორგანოებისა და

უჯრედების რაოდენობისა და სხვათა მიხედვით შეიძლება ვიმსჯელოთ მცენარეზე რადიაციის ზემოქმედების გავლენის შესახებ.

ინიციალური უჯრედების დაყოფის უსაზღვრო შესაძლებლობა ხდის მერისტემებს მცენარის ცხოველქმედებისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობის მქონე კომპონენტებად. რადიობიოლოგიურ ლიტერატურაში ამ ქსოვილებმა ამიტომ მიიღეს კრიტიკული ქსოვილების სახელწოდება, რადგანაც სწორედ ისინი წარმოადგენენ ყველაზე რადიომგრძნობიარე ქსოვილებს და სწორედ მათი დაზიანება წარმოშობს რადიაციულ სინდრომებს, რაც განაპირობებს ორგანიზმის სხივურ დათრგუნვასა და დაღუპვას.

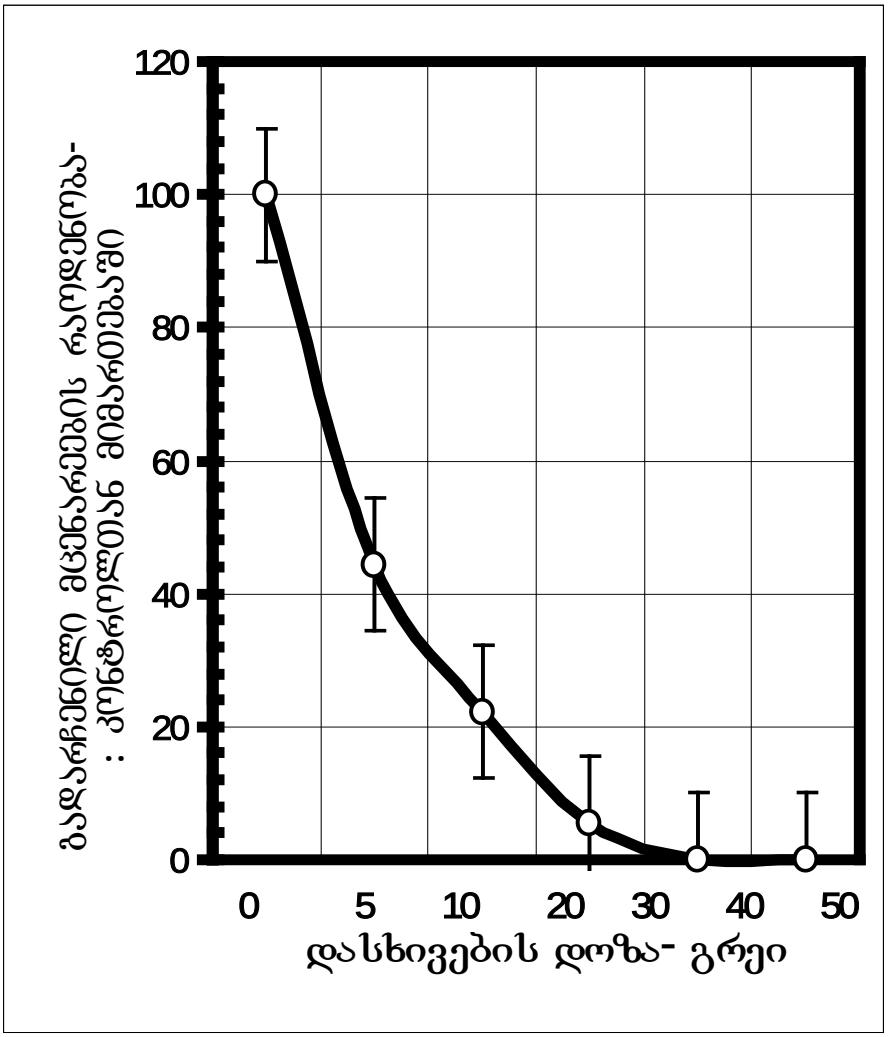
კიდევ უფრო სრულ სურათს იძლევა კრიტიკული ქსოვილის დაზიანების შესწავლა დინამიკაში, როდესაც ხდება პოსტრადიაციული პერიოდის სხვადასხვა ფაზის შეფასება – სხივური დაზიანებით გამოწვეული გადახრების აღდგენითი პროცესებისას.

მთლიანობაში, შეიძლება ითქვას, რომ ზრდა წარმოადგენს მრავალუჯრედიანი მცენარეულ ორგანიზმში უჯრედების გამრავლების პროცესს, იგი ასახავს მერისტემებში რეგულარულად მიმდინარე უჯრედულ დაყოფას. ამასთან, საკუთრივ ზრდა (მცენარის ზომის სიგრძივი მატება) განპირობებულია გაჭიმვის ზონაში გადასვლის დონის მატებითა და მათი შემდგომი დიფერენციაციით.

მცენარის დაზიანების დონის განსაზღვრისას განსაკუთრებულ მნიშვნელობას იძენს მცენარის სხვადასხვა ქსოვილების რადიორეზისტენტობის დონე. თუ თესლის სტადიაში მყოფი მცენარის დაზიანების ხარისხი

განპირობებულია ძირითადად ჩანასახის რეზისტენტობით, ვეგეტაციაში მყოფი მცენარის შემთხვევაში საქმე გვაქვს ტიპიურ კრიტიკულ ქსოვილთან, რომელიც ბუნებრივია, შედარებით მაღალი რადიომგრძნობიარობით ხასიათდება.

იმისათვის, რათა დაგვედგნა ვეგეტაციის სტადიაში მყოფი მცენარეების რადიორეზისტენტობის პარამეტრები, ჩვენ მიერ დასხივებული იყო ლემას სამ-კვირიანი ნაზარდები. როგორც სურ. 3.4-დან ჩანს უკვე 5 გრეი დოზისას ნაზარდების სიცოცხლისუნარიანობა არ აღემატებოდა 42,5%-ს, ხოლო 10 გრეით დასხივებისას 21,8%-ს.



სურ. 3.4 გამა-დასხივების გავლენა ლემას ნაზარდების რადიორეზისტენტობაზე

დოზათა ინტერვალის შემდგომი ზრდის ვარიანტებში - 20 გრეით დასხივებისას პრაქტიკულად შეჩერებული იყო ზრდა, დოზის შემდგომი ზრდა იწვევდა მცენარეების ზრდის სრულ შეუქცევად შეჩერებასა და დაღუპვას (50 გრეი).

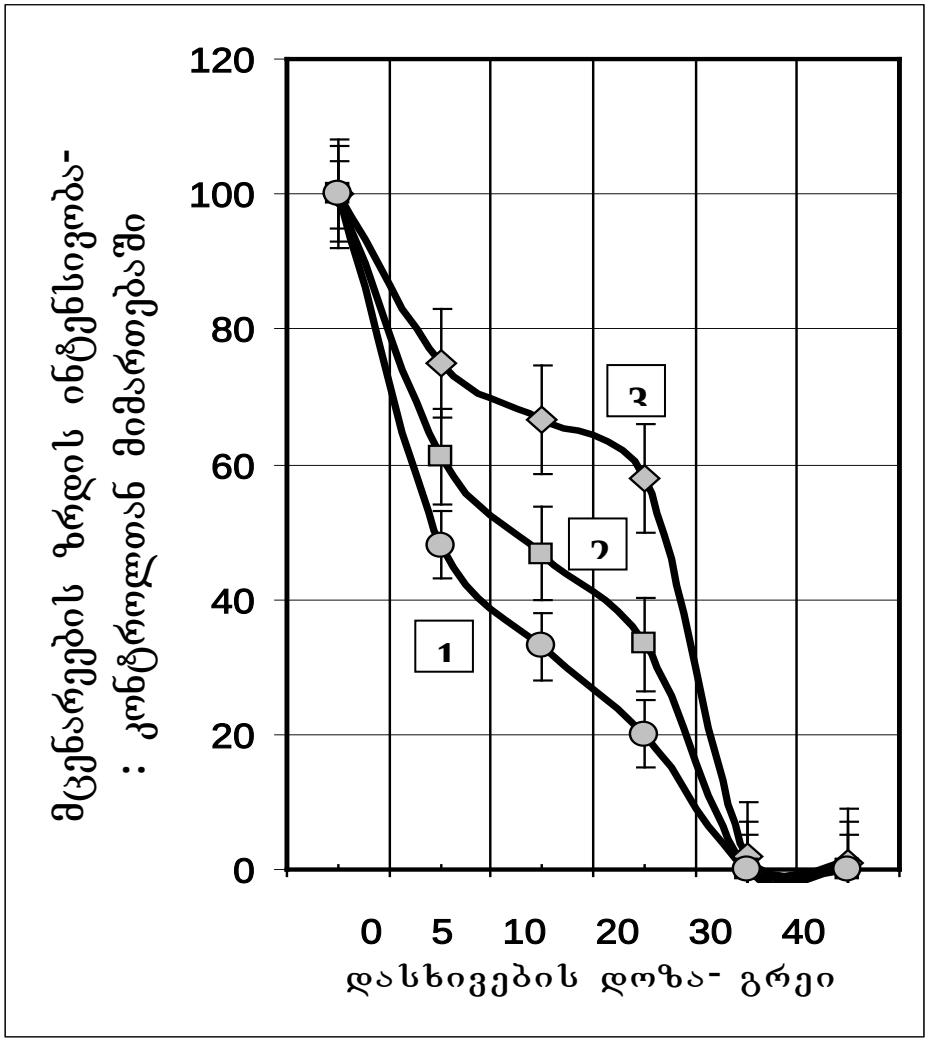
ცნობილია, რომ ფიტორადიობიოლოგიური სამუშაოების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ასპექტს მცენარის ზრდა-განვითარებაზე მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების შესწავლა წარმოადგენს. ეს, ერთი მხრივ, აიხსნება იმით, რომ ზრდის რეაქცია (ზრდის შეფერხება ან მისი სრული შეწყვეტა) ძალზე მგრძნობიარეა გამოსხივების ზემოქმედების მიმართ, ხოლო, მეორე მხრივ, ეს რეაქცია ძალიან მოსახერხებელია პოსტრადიაციულ პერიოდში დაზიანების კინეტიკის შესასწავლად. ჩვეულებისამებრ, ზრდის რეაქცია – ეს არის დასხივების შემდეგ პირველად გამოვლენილი ეფექტი, თუ, რასაკვირველია, არ ჩავთვლით ციტო-გენეტიკურ დაზიანებებსა და ზოგიერთ სწრაფად ჩამოყალიბებად ბიოქიმიურ დაზიანებებს.

ზრდის პროცესების თანწყობისა და მათი მრავალ რეაქციაზე დამოკიდებულების შედეგად, რომელზეც შეიძლება ზეგავლენა იქონიოს გამოსხივებამ, ზრდის შეფერხების ან აჩქარების ჭეშმარიტი მიზეზების გაშიფრვა დიდ სირთულეს წარმოადგენს. ამით აიხსნება მრავალრიცხოვანი ჰიპოტეზის არსებობა დასხივებისას მცენარის ზრდა-განვითარების შეფერხების მიზეზების შესახებ. მკვლევართა ერთი ჯგუფი ზრდის შეფერხებას აკავშირებს აუქსინებისა და სხვა ფიზიოლოგიურად აქტიური ზრდის ნივთიერებების სინთეზის დათრგუნვასთან [108,109], ხოლო სხვები ანომალური მეტაბოლიტებისა და ზრდის ინჰიბიტორების დაგროვებასთან [110,111]. თუმცა, მკვლევართა უმრავლესობას მიაჩნია, რომ ზრდის შეფერხება განპირობებულია რადიომგრძნობიარე აპიკალურ მერისტემებში უჯრედთა დაყოფის დარღვევით, რაც თავის მხრივ ზღუდავს იმ უჯრედების რიცხვს, რომლებიც გაჭიმვის ფაზაში იმყოფებიან [112,113,114].

ზრდის რეაქცია დასხივებაზე წარმოადგენს რაოდენობრივ კრიტერიუმს, რომლის გამოყენებაც ძალზე მნიშვნელოვანია გამოსხივების დამაზიანებელი მოქმედების შეფასებისას.

დასხივებით გამოწვეული მცენარის ზრდის რეაქციის შესწავლისას ყურადსაღებია არამარტო ზრდის ინტენსივობის ცვალებადობა ან მასის დაგროვება, არამედ ამ პროცესის გამომწვევი მექანიზმის დარღვევაც. იმისათვის, რათა უფრო სრულად იქნას დახასიათებული ეს გადახრები ზრდაში, ზრდის პროცესების დათრგუნვის სიჩქარე დასხივებისას და მათი აღდგენა, ჩვენ მიერ გამოყენებულ იქნა მაჩვენებელი, რომელსაც ზრდის შეფარდებითი სიჩქარე (ზშს) ეწოდება. ზშს განიხილება, როგორც დროის განსაზღვრულ მონაკვეთში დასხივებული

მცენარის ნაზარდის შეფარდება იმავე პერიოდში კონტროლის ნაზარდთან. სურ. 3.5-ზე ნაჩვენებია დასხივებული მცენარის ზრდის შეფარდებითი სიჩქარე (ზშს). როგორც ჩანს, დოზის ზრდასთან ერთად იკვეთება ტიპიური ინჰიბირების სურათი და პოსტრადიაციული პერიოდის 10 დღის განმავლობაში 5, 10 და 20 გრეით ზემოქმედების შემთხვევაში ამ მაჩვენებელმა შეადგინა 48,3%, 33,2%, 20,4% შესაბამისად; ხოლო დოზათა ინტერვალის შემდგომი ზრდის შემთხვევაში დაფიქსირდა მცენარების ზრდის სრული დათრგუნვა.



სურ. 3.5 გამა-რადიაციის გავლენა ნაზარდების ზრდის ინტენსივობაზე

1 – პოსტრადიაციული პერიოდის მე-10 დღე,

2 – მე-20 დღე, 3 – 30-ე დღე

აღნიშნული დოზური მრუდის სურათის ზოგადი კანონზომიერება შეინიშნება პოსტრადიაციული პერიოდის როგორც მე-20, ისე 30-ე დღეზე. კერძოდ, თუ ზემოაღნიშნულ დოზებზე (5, 10, 20 გრეი) მე-20 დღეს შეადგენდა 61,4%, 47,6% და 33,2%-ს შესაბამისად, იგივე მაჩვენებელი 30-ე დღეს უტოლდებოდა 75,4%, 44,1% და 58,6%-ს. აქედან გამომდინარე, 20 გრეიმდე დოზის მოქმედებისას მცენარეებში შეინიშნებოდა აღდგენითი პროცესების არსებობა, ხოლო აღნიშნული (20 გრეი) დოზის შემდგომი ზრდით ადგილი აქვს ზრდის შეუქცევად ინჰიბირებას.

ჩატარებული ცდების შედეგად, შეიძლება დავადგინოთ, რომ ვეგეტაციაში მყოფი მცენარე მნიშვნელოვნად განსხვავდება თესლის სტადიაში მყოფ მცენარისაგან. ეს აიხსნება იმით, რომ აქტიურად მზარდი მცენარის კრიტიკული ქსოვილის (მერისტემა) მაღალი რადიომეგრძნობელობიდან გამომდინარე, მნიშვნელოვნად ითრგუნება ახალი ქსოვილების

წარმოქმნა, რის ხარჯზეც ხდება ზრდის დინამიკისა და განვითარების დათრგუნვა.

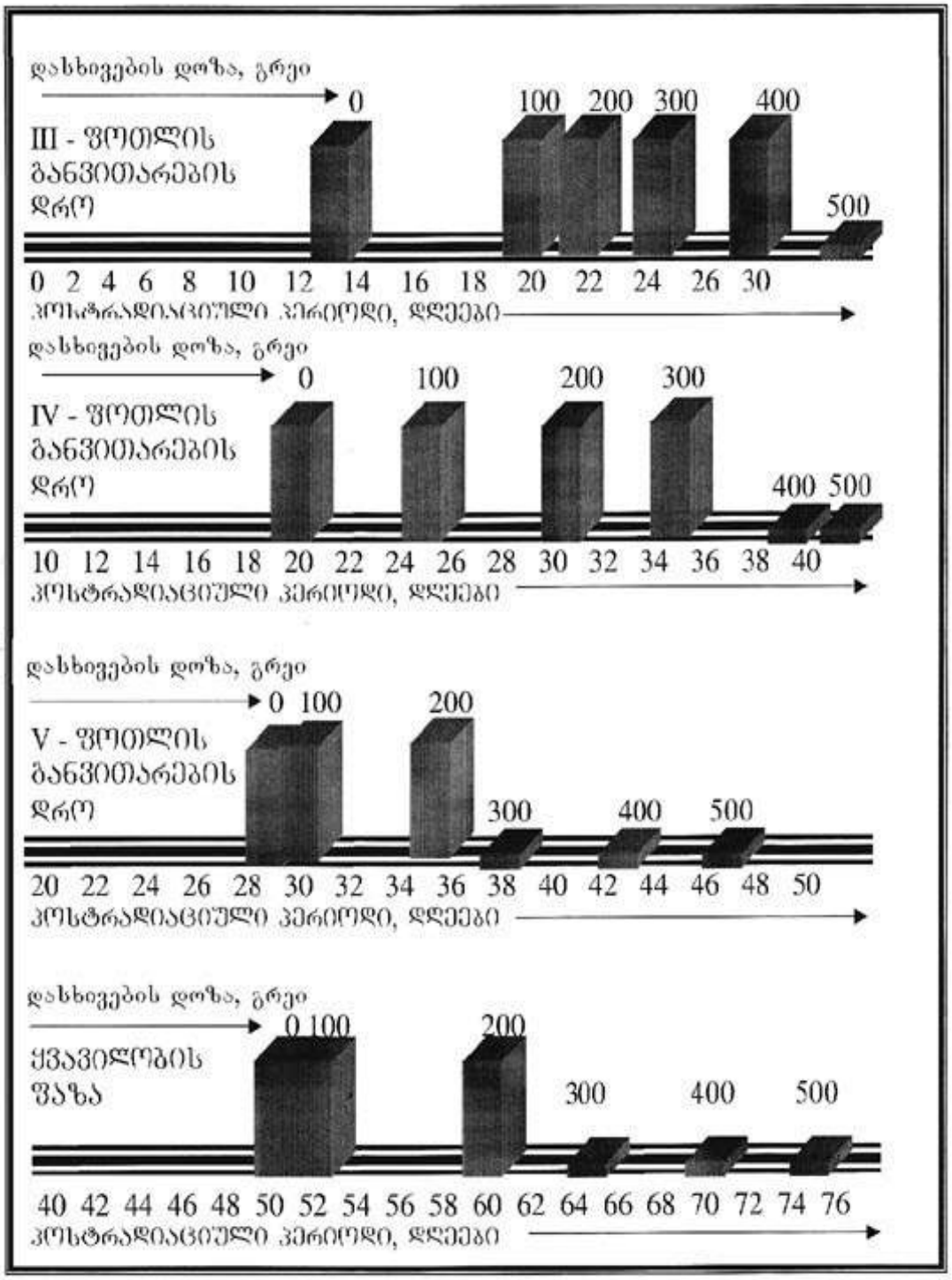
3.3 დასხივებული მცენარეების განვითარების პარამეტრების ცვალებადობის სპეციფიკურობა

გამოკვლევები მცენარის ონტოგენეზის რადიომედეგობის შესახებ აჩვენებენ, რომ მისი განვითარების ეტაპები მნიშვნელოვანწილად განსაზღვრავენ მთლიანი ორგანიზმის რადიომედეგობას. ეჭვგარეშეა, ეს განპირობებულია იმით, რომ ონტოგენეზის თითოეული ეტაპი ხასიათდება ფიზიკო-ბიოქიმიური თავისებურებების განსაზღვრული კომპლექსებით, რაზეც დამოკიდებულია მცენარის რადიომედეგობა. ამიტომ აუცილებელია ძალზე მკაფიოდ წარმოვიდგინოთ თითოეული მცენარის ონტოგენეზის თავისებურებანი და შევაფასოთ მცენარის რადიორეზისტენტობა მის თითოეულ ეტაპზე იმ ნიშნით, რაც დამახასიათებელია მოცემული ეტაპისათვის. მხოლოდ ამ შემთხვევაში შეიძლება შევისწავლოთ ონტოგენეზის სხვადასხვა ეტაპისათვის დამახასიათებელი რადიომედეგობის მიზეზები და ჩავატაროთ მცენარის რადიომგრძნობიარობის მართებული შედარება მის სხვადასხვა ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაში.

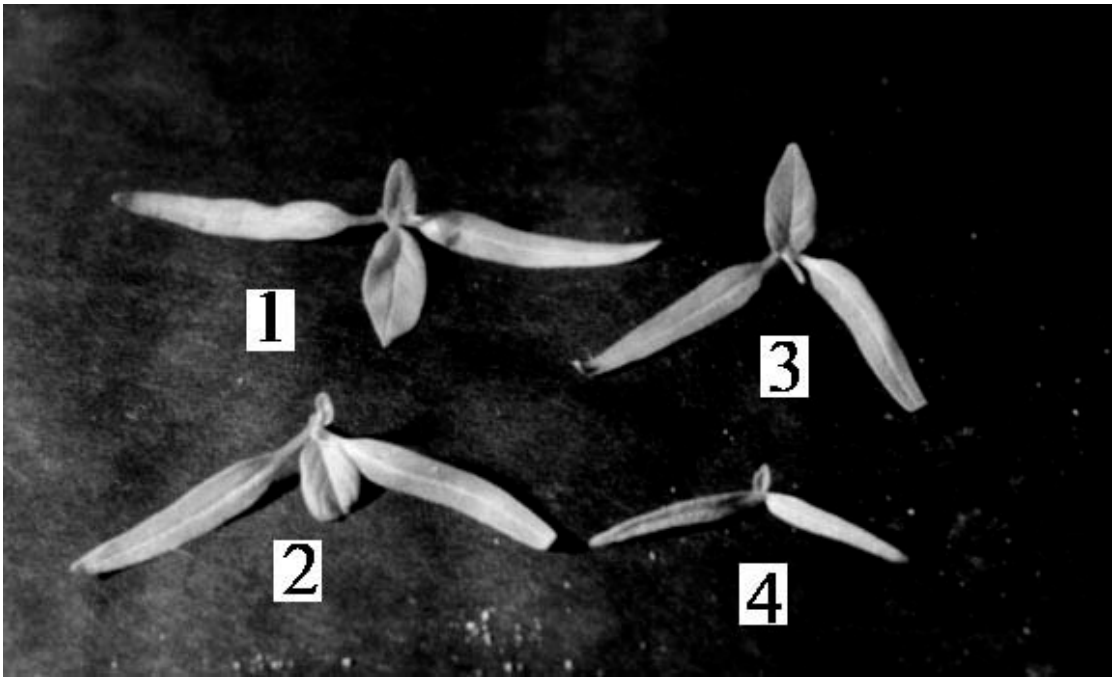
თესლის ფორმირების სტადიების რადიომედეგობის ანალიზმა აჩვენა, რომ სიმწიფის ფაზა საგრძნობლად გამძლეა გამოსხივების მიმართ. ზრდის დასაწყისი ხასიათდება რადიომედეგობის მკვეთრი შემცირებით, რომელიც შემდგომში ვეგეტატიური ორგანოებისა და ყვავილედის ღერძის ჩამოყალიბებასთან ერთად რამდენადმე იზრდება. ვეგეტატიური

მდგომარეობიდან გენერაციულში გადასვლა ხასიათდება რადიომედეგობის შემცირებით [115,116]. ამასთან, ყვავილის ელემენტების ფორმირების პერიოდში მცენარე შედარებით მდგრადია დასხივების მიმართ, მაგრამ სპოროგენეზისა და გამეტოგენეზის დაწყებასთან ერთად მისი რადიომგრძნობიარობა იზრდება [117].

ამგვარად, მცენარის განვითარების განმავლობაში გამოიყოფა რამდენიმე ეტაპი, რომლებიც ხასიათდებიან განსაკუთრებით დაბალი რადიორეზისტენტობით. ეს ეტაპებია – თესლის გაღივება, მცენარის გადასვლა ვეგეტატიური მდგომარეობიდან გენერაციულში და გამეტოგენეზი. მცენარის დასხივებამ ამ ეტაპებში შესაძლოა გამოიწვიოს სხივური დაზიანება.

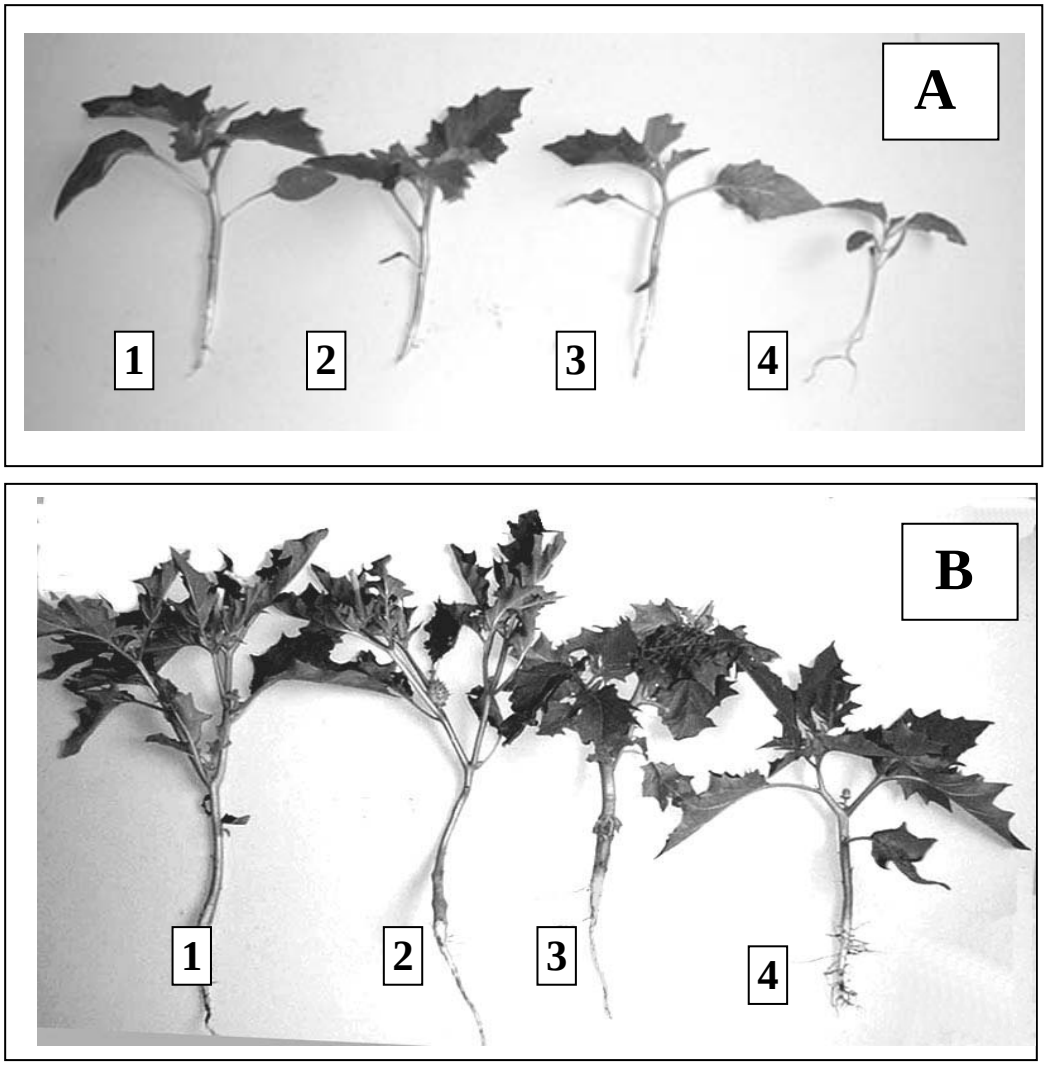


სურ. 3.6 გამა-დასხივების გავლენა მცენარეული ორგანიზმის ფენოფაზების დინამიკა



სურ. 3.7 გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ნაზარდების განვითარებაზე

1 – საკონტროლო (დაუსხივებელი) ვარიანტი, 2 – დასხივება დოზით 100 გრეით, 3 – 200 გრეი, 4 – 300 გრეი



სურ. 3.8 გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ზრდის ინტენსივობაზე

A – პოსტრადიაციული პერიოდის 50-ე დღე
B – პოსტრადიაციული პერიოდის მე-100-ე დღე
1 – საკონტროლო (დაუსხივებელი) ვარიანტი;
2 – დასხივება დოზით 100 გრეი;
3 – 200 გრეი;
4 – 300 გრეი

ამავე დროს დასხივებული თესლის რადიობიოლოგიური რეაქციები ხანგრძლივ ხასიათს ატარებენ და ის რადიაციული ცვლილებები, რომლებიც წარმოიშობა თესლის განვითარების სტადიაში, ვლინდება მცენარის განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე. ამის გამოსაკვლევად ჩვენ მიერ ჩატარებულ იქნა კვლევა იმის დასადგენად, თუ რამდენად მნიშვნელოვანია რადიაციული დაზიანების ხარისხი მცენარის განვითარების სხვადასხვა სტადიის ფორმირების დროს.

ბუნებრივია, რომ ზემოაღნიშნული დებულება მართებულია მცენარის განვითარების ნებისმიერ ეტაპზე (სურ. 3.5); თუ მესამე ფოთლის განვითარების სტადიაზე ცდას გამოეთიშა მხოლოდ 500 გრეი დოზით დასხივებული ვარიანტი, მეოთხე და მეხუთე ფოთლის წარმოშობის სტადიაზე გამოითიშა ჯერ 400,ხოლო შემდგომ 300 გრეის ვარიანტიც. აღსანიშნავია, რომ პოსტრადიაციული პერიოდის განმავლობაში, 60 დღის შემდეგაც ყვავილობის უნარი შეინარჩუნა მხოლოდ ვარიანტებმა 200 გრეიმდე. არანაკლებ მნიშვნელოვანია ის გარემოებაც, რომ ამავე დოზებმა შეინარჩუნეს სრული სიცოცხლისუნარიანობა, ხოლო დოზა 100 გრეი გაუტოლდა კონტროლს.

მცენარის თესლის დასხივებისას ღივებში ხშირად შეინიშნება მორფოლოგიური ანომალიების განვითარება – ცალკეული ორგანოების – ფოთლების, ღეროების სიმახინჯეები. ეს ანომალიები განსაკუთრებულად ხშირად შეეხება პირველად ფოთლებს, რომელთა პრიმორდიები უკვე არსებობდა თესლის ჩანასახში და განიცადეს დაზიანება. ამ მოვლენის ბუნება მდგომარეობს მერისტემული უჯრედების ნაწილის დაყოფის უნარის დაკარგვაში, რის შედეგადაც ისინი

არ წარმოქმნიან უჯრედულ შთამომავლობას, რაც, თავის მხრივ, აბრკოლებს ფოთლის ფირფიტის ნორმალურ ფორმირებას ჭიმების წარმოქმნის გამო იმ ადგილებში, სადაც შეჩერდა ახალი უჯრედების გენერაცია. როგორც წესი, შემდგომი წყობის ახალი რიგის ფოთლები უკვე აღარ ატარებენ სხივური დაზიანების ნიშნებს.

ჩვენ მიერ ჩატარებულ გამოკვლევებში (სურ. 3.6) რადიომორფოზების გამოვლენა მხოლოდ 400 და 500 გრეი დოზით დასხივების დროს იყო შემჩნეული (შესაბამისად 3% და 6%), ხოლო 100-დან 300-მდე გრეი დოზების ინტერვალში დოზის ზრდასთან ერთად შეინიშნებოდა აღნიშნული პროცესის განვითარების ინჰიბირება.

ᲮᲗესლისა და ვეგეტირებადი მცენარის დასხივებისას მორფოლოგიური ანომალიები შეიძლება წარმოიქმნას ყველა იმ ორგანოში, რომლებიც დასხივებისას პრიმორდიალური ბუგრების სტადიაში იმყოფებოდნენ. ყველა ეს გადახრა შეიძლება განხილულ იქნას როგორც მერისტემოგენური. უნდა აღინიშნოს, რომ ანომალია, როგორც ლოკუსების სომატური მუტაციების ინდუცირებული დასხივების შედეგი, იშვიათად წარმოიქმნება, რომლებიც, თავის მხრივ, აკონტროლებენ მორფოგენეზს. თუ ასეთი მუტაციების მატარებელი უჯრედები არ ელიმინირდებიან უჯრედული დაყოფის მსვლელობისას, მაშინ შესაძლებელია წარმოიქმნას შეცვლილი მორფოლოგიური სტრუქტურების მქონე ორგანოები. მოცემული ტიპის ანომალიები თავისი ბუნებით მიეკუთვნებიან გენეტიკურს. ისინი შეიძლება ატარებდნენ მემკვიდრეობით ან მორფოზულ ხასიათს.

ჩვენს ექსპერიმენტებში გამოიკვეთა შემდეგი კანონზომიერება (სურ. 3.7): დოზა 300 გრეიმდე მიუხედავად ზრდის დინამიკის ცვლილებისა, რადიომორფოზების ხარისხი უმნიშვნელო ხასიათს ატარებდა. ამავე დროს, 100 გრეი დოზის შემთხვევაში თუ საწყის ეტაპზე (50-ე დღეს) ჯერ კიდევ შეინიშნებოდა უმნიშვნელო სხვაობა განვითარების ინტენსივობის თვალსაზრისით კონტროლთან შედარებით პოსტრადიაციული პერიოდის 100 დღის შემდეგ ეს ეფექტი სრულად ნიველირდებოდა.

მთლიანობაში, ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგად შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ გამა-დასხივების მეშვეობით შესაძლებელია სამკურნალო მცენარეების განვითარების ფაზების დინამიკის მიზანდასახული რეგულირება. აღნიშნულ გარემოებას აქვს არამარტო სამეცნიერო, არამედ პრაქტიკული მნიშვნელობაც იმ თვალსაზრისით, რომ სამკურნალო მემცენარეობაში რადიაციული დამუშავების დროს განსაზღვრულ იქნას ის ფენოფაზები, რომლებიც მცენარის სპეციფიკიდან გამომდინარე, ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ნაერთების მისაღებადაა მიზანშეწონილი.

თავი 4. მეორეული მეტაბოლიზმის ფორმირება დასხივებულ და დაუსხივებელ მცენარეულ ქსოვილებში

მიუხედავად იმისა, რომ სამკურნალო მცენარეების უმრავლესობა ძალიან დაბალი პროდუქტიულობით ხასიათდება, მსოფლიოს ფარმაკოლოგიური წარმოება ძირითადად მცენარიდან მოპოვებული ნედლეულით სარგებლობს. სამკურნალო მცენარეების დაბალი პროდუქტიულობა განპირობებულია მათში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლიზმის დაბალი დონით [118,119,120,121].

ცნობილია, რომ ერთ-ერთ ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვან ნაერთებს ალკალოიდები წარმოადგენენ, რომელთა ბიოსინთეზის აქტივობის გაზრდა განსაკუთრებული სამეცნიერო-პრაქტიკული ამოცანაა [122].

სამკურნალო მცენარეების პროდუქტიულობის გაუმჯობესებასთან მიმართებაში მრავალი სამეცნიერო ნაშრომი არსებობს, სადაც აღწერილია სხვადასხვა ფიზიკო-ქიმიური ფაქტორების გავლენა მეორეული მეტაბოლიზმის პროცესებზე [123]. ამ კონტექსტში მეტად საყურადღებო ფაქტორს წარმოადგენს მაიონიზებელი გამოსხივება, რომელსაც უნარი შესწევს მთელი რიგი ცვლილებები შეიტანოს აღნიშნული პროცესების მსვლელობაში [124]. აქედან გამომდინარე, კვლევა მიზნად ისახავდა გამა-რადიაციის გამოყენებით სამკურნალო მცენარეებში მეორეული მეტაბოლიზმის ინტენსივობის რეგულაციის შესაძლებლობის დადგენას.

4.1. მცენარის თესვისწინა გამა-დამუშავების გავლენა ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობაზე

მცენარეთა რადიობიოლოგიის გამოყენებითი მიმართულებების განვითარებისას განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება გამოსხივების იმ პროცესებზე

ზემოქმედების ეფექტურობას, რომლებიც განსაზღვრავენ ამა თუ იმ მცენარის პრაქტიკულ ნიშან-თვისებებს. ბუნებრივია, რომ ჩვენ კვლევებში გამოყენებული სამკურნალო მცენარის რადიობიოლოგიური ეფექტების პრაქტიკაში გამოსაყენებლად აუცილებელია განსაზღვრულ იქნას თუ რა გავლენას ახდენს გამა-დასხივება ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობაზე. როგორც ლიტერატურულ მიმოხილვაში იქნა აღწერილი (თავი 1.2) ჩვენი კვლევის ობიექტის (ლემას) ალკალოიდური შემცველობის სრულ სპექტრს მხოლოდ ტროპანული რიგის ნაერთები წარმოადგენენ.

აქედან გამომდინარე, ჩვენი კვლევის მიზანს წარმოადგენდა სწორედ ამ ტიპის ნაერთების წარმოქმნის განსაზღვრა პოსტრადიაციული პერიოდის სხვადასხვა ეტაპზე.

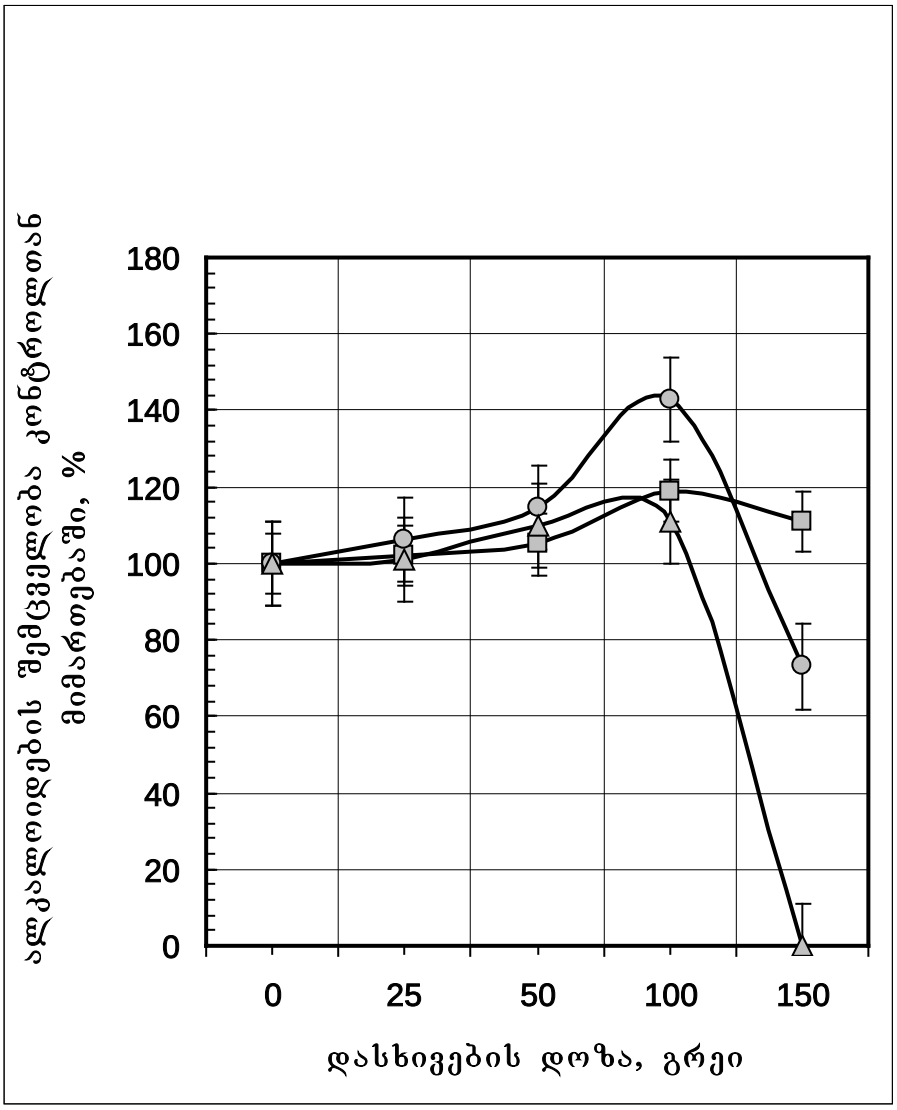
აღნიშნული მცენარის ფოთლებიდან ჩვენ მიერ განსაზღვრულ იქნა ალკალოიდების რაოდენობა. ნიმუშების აღება წარმოებდა ვეგეტაციის სხვადასხვა პერიოდში (აქტიური ვეგეტაციის სტადიები, ყვავილობის შემდგომ – ივნისი, აგვისტო, ოქტომბერი). როგორც წარმოდგენილ გრაფიკზე ჩანს, ივნისში აღებული ფოთლის ქსოვილებში ალკალოიდების დაგროვების საუკეთესო მაჩვენებელი აღინიშნებოდა 100 გრეი დოზაზე (სურ. 4.1).

შედარებით მკაფიო სხვაობა მიღებულ იქნა აგვისტოში აღებულ მასალაში, სადაც ალკალოიდების მატების მაჩვენებელი კონტროლთან მიმართებაში 41%-ს წარმოადგენდა. შემდგომ პერიოდში (ოქტომბერში) ანალოგიურად, საუკეთესო მაჩვენებლით ხასიათდებოდა 100 გრეით დასხივებული ვარიანტი, თუმცა ალკალოიდების რაოდენობა წინა თვეებთან შედარებით შესამჩნევად მცირდება.

მიღებული მრუდების ინტერპრეტაციის საფუძველზე, დოზა 100 გრეი შეიძლება მიჩნეულ იქნას აღნიშნული რადიაციული ხერხის ოპტიმალურ ვარიანტად. ამას მიუთითებს ის გარემოებაც, რომ დოზის შემდგომი ზრდა მკვეთრად აქვეითებს ალკალოიდების შემცველობას აღმონაცენის ფოთლებში. ბუნებრივია, რომ ამის მიზეზად, პირველ რიგში, შეიძლება განხილულ იქნას 150 გრეის ზემოთ დოზების გამოყენების პირობებში დასხივებული მცენარეული ორგანიზმების სიცოცხლისუნარიანობის დაქვეითება, ხოლო დოზა 100 გრეის პრაქტიკულობის მართებულობის დასტურად შეიძლება აღინიშნოს ისიც, რომ თესვისწინა დასხივება მოცემული დოზით უმნიშვნელოდ (4-6%) აქვეითებს მწვანე მასის საერთო რაოდენობას და ზოგადი პრაქტიკული ეფექტიანობა ეჭვს არ ბადებს, ანუ მცენარის მწვანე მასის ერთსა და იმავე წონაში ალკალოიდების შემცველობა იზრდება (41%).

ამრიგად, ჩატარებული კვლევის შედეგად შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ გამა-დასხივების გარკვეულ დოზებს უნარი შესწევთ ეფექტურად იმოქმედონ მცენარეული ქსოვილების მეორეულ მეტაბოლიზმზე, რაც საშუალებას იძლევა მნიშვნელოვნად ამაღლდეს სამკურნალო მცენარეების პროდუქტიულობა.

ლემას (*Datura stramonium, L*) თესვისწინა გამა-დამუშავებაზე ჩატარებული ცდების შედეგად დადგენილ იქნა მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების გზით მცენარის მეორეული მეტაბოლიზმის მიზანდასახული წარმართვის შესაძლებლობა.



სურ. 4.1 გამა-რადიაციის გავლენა ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობაზე ლემას ინტაკტურ მცენარეებში

1 – ივნისი, 2 – აგვისტო, 3 - ოქტომბერი

აღმოჩნდა, რომ ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ნაერთების ბიოსინთეზის აქტივობის გაზრდის ეფექტურ პრაქტიკულ ღონისძიებას წარმოადგენს თესლის 100 გრეი დოზით დასხივება.

აღსანიშნავია ის გარემოებაც, რომ ჩვენს მიერ შემოთავაზებული ხერხის ეფექტიანობა მაქსიმალურად ვლინდება მცენარის ყვავილობის დასრულების შემდეგ.

4.2. ქსოვილების ორგანიზაციის დონის მნიშვნელობა მცენარეში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლური პროცესების აქტივობისათვის

ალკალოიდების ბიოსინთეზი მეორეული მეტაბოლიზმის ერთ-ერთ ურთულეს პროცესს წარმოადგენს. ერთი მხრივ, ეს განპირობებულია იმით, რომ ჯერ-ჯერობით არ არის ბოლომდე გარკვეული ამ კლასის ბიოლოგიური მნიშვნელობა მცენარეული ორგანიზმისათვის, ხოლო, მეორე მხრივ, აღნიშნული პროცესი მჭიდრო კავშირშია სხვა სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვან პროცესებთან. იმისათვის, რომ გაგვერკვია, თუ რა პროცესი უდევს საფუძვლად გამა-დასხივებით გამოწვეულ სტიმულაციის ეფექტს, ჩვენ მიერ ჩატარდა ექსპერიმენტები იზოლირებული კულტურალური ქსოვილის მოდელის გამოყენებით. აღნიშნული ობიექტის გამოყენება კვლევისათვის იმითაა განპირობებული, რომ იზოლირებულ ქსოვილს ახასიათებს სპეციალიზაციის ძალზე დაბალი დონე და ამგვარად შესაძლებელი იქნება პასუხი გაეცეს კითხვას, დაკავშირებულია თუ არა გამოვლენილი რადიაციული ეფექტი მხოლოდ მცენარის განვითარების სტადიების მოდიფიცირებით,

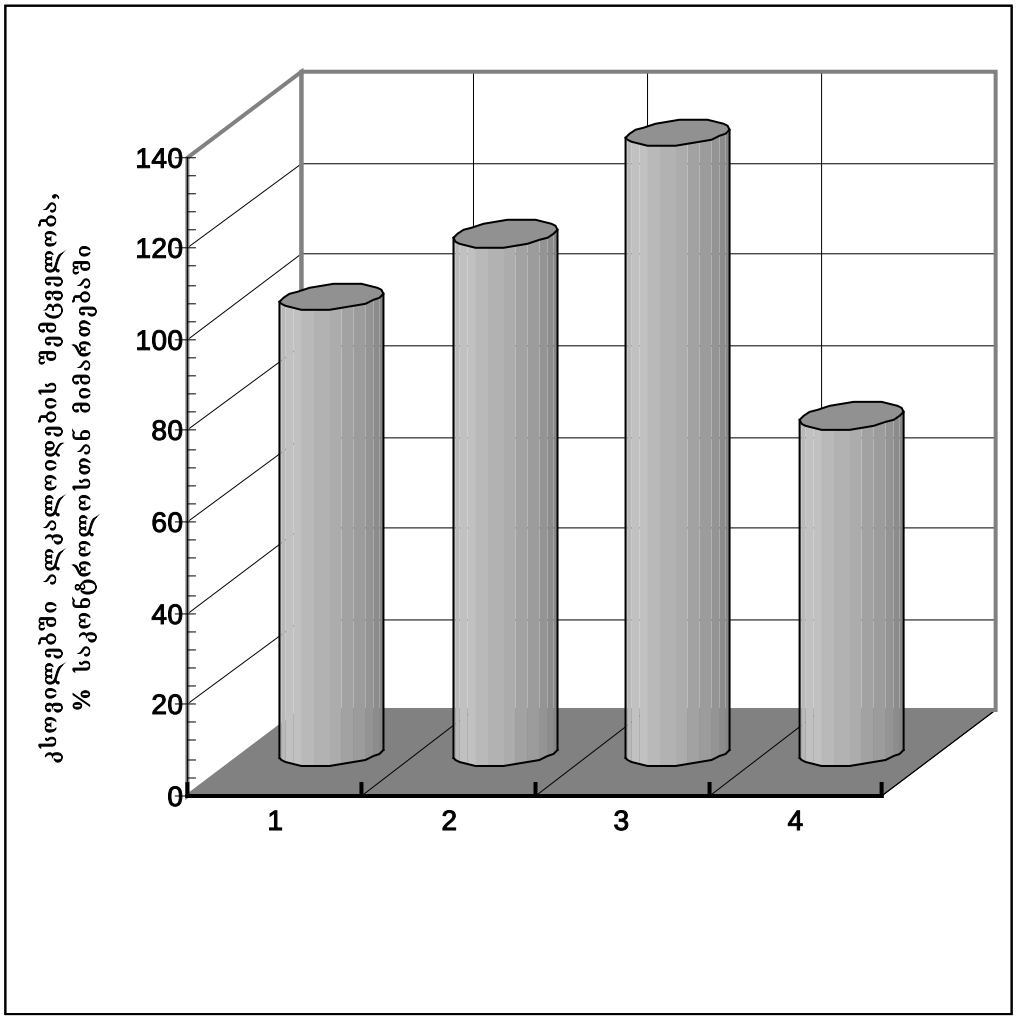
თუ ჩვენ საქმე გვაქვს მეტაბოლიზმის ძირეულ ცვალებადობასთან.

კალუსური ქსოვილი მიღებულია ლემას ფოთლებისგან და კულტივირებულ იქნა მურასიგე-სკუგის საკვებ არეზე. ქსოვილიდან ტროპანული ტიპის ალკალოიდების ექსტრაქციის შემდეგ ჩატარებულ იქნა მათი რაოდენობრივი განსაზღვრა ზემოაღნიშნული მეთოდით (თავი 2.5).

როგორც სურ. 4.2-დან ჩანს, დასხივება დოზით 20 გრეი იწვევს ალკალოიდების შემცველობის 14.4%-ით ზრდას, ხოლო დოზის შემდგომი ზრდის შემთხვევაში (40 გრეი) აღნიშნული სხვაობა მაქსიმალურ სიდიდეს აღწევს და შეადგენს 135.9%-ს საკონტროლოსთან მიმართებაში. რაც შეეხება ეფექტს, რომელიც შეინიშნებოდა დოზის შემდგომი ზრდით, აქ დაფიქსირდა არამარტო სტიმულაციის ნიველირება, არამედ აღნიშნული ეფექტის მნიშვნელოვანი კლება; კერძოდ, დოზა 80 გრეის ვარიანტში ალკალოიდების შემცველობა შეადგენდა მხოლოდ 73.8%-ს, რაც კონტროლთან შედარებით 26.2%-ით ნაკლებს, ხოლო 40 გრეი დოზით დასხივებულ ვარიანტთან შედარებით 52.1%-ით ნაკლებს შეადგენს.

ჩატარებული ცდების შედეგად შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ რადიაციული ხერხი შესაძლებელია გამოყენებულ იქნას არამარტო როგორც თესვისწინა დამუშავების გზით, არამედ უშუალო ქსოვილებზე ზემოქმედებით. და თუ პირველი მიდგომით აღნიშნული ეფექტის პრაქტიკული მნიშვნელობა სამკურნალო მემცენარეობის დარგისთვისაა გათვლილი, მეორეს გამოყენება შესაძლებელია თანამედროვე ბიოტექნოლოგიურ წარმოებაში, სადაც მეორეული მეტაბოლიზმის პროდუცენტად გვევლინება

იზოლირებული ქსოვილები და უჯრედები.



სურ. 4.2 გამა-დასხივების გავლენა ტროპანული რიგის ალკალოიდების რაოდენობის ცვლილებაზე ლემას კულტურალური ქსოვილებში

1 – საკონტროლო (დაუსხივებელი ვარიანტი), 2 – დასხივება დოზით 20 გრეი, 3 - 40 გრეი, 4 - 80 გრეი

რაც შეეხება ალკალოდების ბიოსინთეზის რადიაციული სტიმულაციის შესაძლო მექანიზმებს, აქ შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ აღნიშნული სტიმულაციის ფორმირებისას საქმე გვაქვს როგორც მცენარის განვითარებასთან დაკავშირებულ პროცესებთან, ისე უშუალოდ ცალკეული უჯრედების მეტაბოლიზმის ცვლილებასთან. ამასთანავე, პირველი ხერხის გამოყენებისას, როდესაც საქმე გვაქვს ინტაქტურ მცენარესთან, აღნიშნული ეფექტის მნიშვნელობა განპირობებულია იმ გარემოებით, რომ ინტაქტურ მცენარეში გაცილებით მაღალია მეორეული მეტაბოლიზმის დონე, ვიდრე იზოლირებულ ქსოვილებში. ამ ფაქტთან დაკავშირებით შეიძლება დავადასტუროთ თეორიული დებულება, რომლის თანახმადაც ქსოვილის მაღალი სპეციალიზაციის დონე არის ერთ-ერთი აუცილებელი პირობა მეორეული მეტაბოლიზმის მაღალი აქტივობისთვის და, პირიქით, ნაკლებად დიფერენცირებულ ქსოვილებში აღნიშნული პროცესი შედარებით დათრგუნულ ხასიათს ატარებს.

ბუნებრივია, ჩნდება კითხვა, რა ურთიერთობაშია მეორეული მეტაბოლიზმის დონე სხვა ზოგად სასიცოცხლო მეტაბოლურ პროცესებთან მიმართებაში, არის თუ არა კანონზომიერება “პირველად” და მეორეული მეტაბოლიზმების ლოგიკურ თანხვედრაში, თუ საქმე გვაქვს აღნიშნული პროცესების გარკვეულ ანტაგონიზმთან.

თავი 5. დასხივებული მცენარეების ზოგიერთი აზოტშემცველი ნაერთის რაოდენობრივი მახასიათებლის მნიშვნელობა მეორეული მეტაბოლიზმისათვის

ზემოაღწერილი რადიაციული ეფექტის (თავი 4.1) მექანიზმის გაგებისათვის მეტად მნიშვნელოვანია ცილებისა და ამინომჟავების რაოდენობრივი მაჩვენებლების შესწავლა. ეს განპირობებულია იმით, რომ ალკალოიდები, რომლებიც წარმოადგენენ მცენარის მეორეული მეტაბოლიზმის პროდუქტს, მიეკუთვნებიან აზოტშემცველ ნაერთებს. ამავე დროს, აზოტური მიმოცვლის ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან რგოლს წარმოადგენს ამინომჟავებისა და ცილის ბიოსინთეზი. ბუნებრივია, რომ გამა-რადიაციის ზემოქმედების შედეგად გამოწვეული ამ ნივთიერებათა რაოდენობრივი ცვლილებები, შესაძლებელს ხდის უფრო სრულყოფილად იქნას ახსნილი ზემოაღნიშნული ეფექტი.

5.1. გამა-დასხივების გავლენა ქსოვილების ამინომჟავურ შემადგენლობაზე

ცნობილია, რომ მცენარეთა სხვადასხვა სახეობებში თავისუფალი სახით 100-მდე ამინომჟავა არსებობს [125]. თავისუფალი ამინომჟავების შემცველობა მცენარეებში არ არის მუდმივი, იგი იცვლება გარე ფაქტორების, მცენარის ზოგადი მდგომარეობისა და მცენარეში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის

მიმართულების მიხედვით. მთელი რიგი ექსპერიმენტებით ნაჩვენებია, რომ ფოთლებსა და სხვა ორგანოებში ამინომჟავების შემცველობა შეიძლება არსებითად შეიცვალოს მცენარის ასაკის, ტემპერატურული და სინათლის რეჟიმის, აგრეთვე კვების პირობების მიხედვით. თავისუფალი ამინომჟავების საერთო შემცველობის გაზრდა და ცალკეული ამინომჟავების ნორმასთან შედარებით დიდი რაოდენობით დაგროვება მცენარისთვის გოგირდის, კალციუმის, მაგნიუმის, ზოგიერთი მიკროელემენტების (თუთია, სპილენძი, მარგანეცი, რკინა) არასაკმარისი მიწოდების დროს შეინიშნება. სხვა ელემენტების გავლენისაგან განსხვავებით მოლიბდენის უკმარისობა ამიდების რაოდენობის შემცირებას იწვევს. ამინომჟავების შემცველობას ჩვეულებრისამებრ განსაზღვრავენ საკვები პროდუქტების კვებითი ღირებულების შეფასების, აგრეთვე მცენარეში მიმდინარე აზოტური ცვლის ცალკეული რგოლების შესწავლის მიზნით.

იმისათვის, რომ კვლევაში მკაფიოდ გაიმიჯნოს შესასწავლი პროცესების ფორმირებაში ორგანიზაციის სხვადასხვა დონის მნიშვნელობა, მიზანშეწონილად მიგვაჩნდა ჩატარებულიყო ინტაქტურ და კულტურალული ქსოვილების შედარებითი ანალიზები. ამ მიზნით კულტივირების შედეგად მიღებული გვქონდა ერთი და იგივე მცენარის სხვადასხვა ტიპის ქსოვილები.

ჩვენს მიერ განხორციელდა სინთეზური გზით მიღებული ნაერთების სტანდარტული რაოდენობრივი ანალიზი და დადგენილ იქნა მათი ქრომატოგრაფიული პიკების შესაბამისი რაოდენობრივი განაწილება და ამასთანავე, საცდელი სინჯებიდან გამოყოფილი ნაერთების იდენტიფიკაციის მიზნით მოცემული პიკების განაწილების შესაბამისი დროები.

ცხრილში 5.1 ნაჩვენებია სტანდარტში დაფიქსირებული 30 პიკი, რომელთა გაანგარიშების ერთეულად მიჩნეულია 50 ნ/მოლი თითოეულ სტანდარტულ პიკთან მიმართებაში. აღნიშნული რაოდენობების ჩამონათვალი გამოყენებულია შემდეგ ცდებში.

კვლევის შემდგომი ეტაპი იყო ინტაქტური და კულტურალური ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობის შედარებითი ანალიზი. ცხრილიდან 5.2 თვალნათლივ ჩანს ამინომჟავების ცვალებადობის მრავალფეროვნება; მაგ.: ასპარაგინის მჟავა ინტაქტურ ქსოვილში თუ იყო 142,846 ნ/მოლი, კულტურალურში მისი რაოდენობა 82,066 ნ/მოლამდე შემცირდა, რაც მთლიან ამინომჟავურ შემადგენლობასთან მიმართებაში 7%-იან სხვაობას ნიშნავს; ჰიდროქსიპროლინი ინტაქტურში – 610,509 ნ/მოლი, ხოლო კულტურალურში – 26,89 ნ/მოლამდე შემცირდა, ანუ, ასევე, მთლიან რაოდენობასთან მიმართებაში 38%-ით ნაკლებით; აგრეთვე, ტრეონინის რაოდენობა კულტურალურ ქსოვილში 958,79 ნ/მოლია, მაშინ, როცა ინტაქტურში მხოლოდ 5,224 ნ/მოლს წარმოადგენს –30%-ით ნაკლებს; ეთანოლამინი კულტურალურში – 634,27, ხოლო ინტაქტურში – 10,24 ნ/მოლია.

უნდა აღინიშნოს ის თავისებურებაც, რომ ზოგიერთი ამინომჟავა ფიქსირდება მხოლოდ ინტაქტურ ქსოვილში და ზოგიერთი, პირიქით – მხოლოდ კულტურალურში.

ალფა-ამინოადიპინის მჟავა 0,9031 ნ/მოლი რაოდენობით არის ინტაქტურ ქსოვილში, ხოლო კულტურალურში – ანალიზატორის მიერ არ რეგისტრირდება. ასევე, ცისტინი 4,48 ნ/მოლი, ლიზინი 3,065 ნ/მოლი, ციტრულინი 0,1408 ნ/მოლი რაოდენობებით მხოლოდ ინტაქტურ ქსოვილში ფიქსირდება.

№	ამინომჟავები და აზოტოვანი ცვლის ზოგიერთი პროდუქტი	ქრომატოგრაფიული პიკის ფორმირების დრო, წ	სტანდარტი ნ/მოლი
1	ცისტეინის მჟავა	-	-
2	ტაურინი	-	-
3	ფოსფოეთანოლამინი	-	-
4	შარდოვანა	-	-
5	ასპარაგინის მჟავა	33,34	13621,76
6	ჰიდროქსიპროლინი	33,36	3187,2
7	ტრეონინი	41,94	11338,24
8	სერინი	45,04	12635,76
9	ასპარაგინი	51,66	-
10	გლუტამინის მჟავა	54,78	10782,58
11	გლუტამინი	59,68	-
12	α–ამინო ადიპინის მჟავა	73,76	14934,98
13	პროლინი	79,31	12456,64
14	გლიცინი	81,02	20042,72
15	ალანინი	87,42	20455,84
16	ციტრულინი	93,66	14673,76
17	α-ამინოერბომჟავა	95,74	14934,98
18	ვალინი	99,79	15624,32
19	ცისტინი 1/2	4,91	12920
20	მეთიონინი	10,98	9910,08
21	ცისტათიონინი	11,74	17686,24
22	იზოლეიცინი	16,00	16054,4
23	ლეიცინი	23,26	14932,64
24	თიროზინი	25,18	17486,08
25	ფენილალანინი	29,02	19424,32
26	β-ალანინი	40,32	4314,08
27	β-ამინოიზოერბოს მჟავა	44,16	5926,72
28	γ-ამინოერბოს მჟავა	52,06	11074,56
29	ეთანოლამინი	70,19	6467,2
30	ამიაკი	73,82	14216,16
31	ორნიტინი	76,38	17360,48
32	ლიზინი	79,58	18584
33	ჰისტიდინი	88,11	13064
34	1-მეთილჰისტიდინი	-	-
35	3-მეთილჰისტიდინი	100,76	10158,72
36	არგინინი	-	-

ცხრილი 5.1 სტანდარტის ნიმუშის ქრომატოგრაფიული პიკების პარამეტრები

№	ამინომჟავები და აზოტოვანი ცვლის ზოგიერთი პროდუქტი	ინტაქტური ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენ.	%	კულტურალური ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობა	%
1	ცისტეინის მჟავა	-		-	-
2	ტაურინი	-		-	-
3	ფოსფოეთანოლამინი	-		-	-
4	შარდოვანა	-		-	-
5	ასპარაგინის მჟავა	142,846	9,15	82,066	2,62
6	ჰიდროქსიპროლინი	610,509	39,12	26,89	0,86
7	ტრეონინი	5,224	0,335	958,79	30,65
8	სერინი	12,509	0,802	270,98	8,66
9	ასპარაგინი	-	-	-	-
10	გლუტამინის მჟავა	119,783	7,68	197,56	6,32
11	გლუტამინი	-	-	-	-
12	α–ამინო ადიპინის მჟავა	0,9031	0,058	-	-
13	პროლინი	-	-	252,267	8,65
14	გლიცინი	179,73	11,52	8,8998	0,28
15	ალანინი	93,513	5,99	61,858	1,98
16	ციტრულინი	0,1408	0,009	-	-
17	α-ამინოერბომჟავა	-	-	132,73	4,24
18	ვალინი	24,406	1,56	68,13	2,18
19	ცისტინი 1/2	4,48	0,29	-	-
20	მეთიონინი	-	-	34,239	1,09
21	ცისტათიონინი	4,881	0,31	6,499	0,21
22	იზოლეიცინი	6,887	0,44	13,052	0,42
23	ლეიცინი	2,153	0,14	14,032	0,45
24	თიროზინი	3,803	0,24	14,53	0,46
25	ფენილალანინი	10,552	0,68	15,125	0,48
26	β-ალანინი	-	-	11,987	0,38
27	β-ამინოიზოერბოს მჟავა	-	-	1,805	0,058
28	γ-ამინოერბოს მჟავა	280,86	17,99	295,49	9,45
29	ეთანოლამინი	10,24	0,66	634,27	20,28
30	ამიაკი	27,585	1,77	7,134	0,23
31	ორნიტინი	6,398	0,41	12,055	0,39
32	ლიზინი	3,065	0,196	-	-
33	ჰისტიდინი	6,078	0,39	3,612	0,115
34	1-მეთილჰისტიდინი	-	-	-	-
35	3-მეთილჰისტიდინი	3,867	0,25	3,838	0,123
36	არგინინი	-	-	-	-
	ჯამური	1560,4129	100	3127,8388	100

ცხრილი 5.2ю ინტაქტური და კულტურალური ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობა

რაც შეეხება მხოლოდ კულტურალურ ქსოვილში ჩვენს მიერ აღმოჩენილ თავისუფალ ამინომჟავებს, პროლინი 252,267 ნ/მოლი, ალფა-ამინოერბომჟავა 132,73 ნ/მოლი, მეთიონინი 34,239 ნ/მოლი, ბეტა- ალანინი 11,987 ნ/მოლი, ბეტა-ამინოიზოერბომჟავა – 1,805 ნ/მოლი რაოდენობებით და ეს კონცენტრაციები საკმაოდ დიდია, აღინიშნება მხოლოდ კულტურალურ ქსოვილში.

ქრომატოგრაფიულ პიკებში მოცემული გვაქვს არამარტო ამინომჟავების შესაბამისი პიკები, არამედ აზოტოვანი ცვლის ზოგიერთი პროდუქტიც. უნდა აღინიშნოს, რომ ძირითადი რგოლი აზოტოვანი გარდაქმნებისა – ამიაკი აღმოჩნდა როგორც ინტაქტურ (27,585ნ/მოლი), ასევე კულტურალურ (7,134 ნ/მოლი) ქსოვილში და მიეკუთვნება იმ ჯგუფს, რომელთა დაგროვება ინტაქტურ ქსოვილში უფრო ძლიერია, ვიდრე კულტურალურში.

აღსანიშნავია აგრეთვე, რომ ჯამური რაოდენობა ამინომჟავებისა ინტაქტურ ქსოვილში გაცილებით ნაკლებია (1560,4129ნ/მოლი), ვიდრე კულტურალურში (3127,8388ნ/მოლი) – და ეს სხვაობა 100%-ს შეადგენს.

ამრიგად, მიღებული ფაქტობრივი მასალიდან გამომდინარე შეიძლება გამოვთქვათ რამდენიმე ვარაუდი, თუ რა პროცესებთან გვაქვს საქმე, როდესაც ორგანიზებული, სტრუქტურირებული მცენარეული ქსოვილები (ინტაქტური) გადადიან არაორგანიზებულ, დედიფერენცირებულ მდგომარეობაში. განზოგადებული მონაცემებიც კი, რომელიც ამინომჟავური შემადგენლობის ჯამურ რაოდენობაზე მიგვითითებს ბადებს მოსაზრებას, თუ რამდენად ღრმა არის ქსოვილების მეტაბოლური ქიმიზმის ცვალებადობა კულტივირების ფორმასთან მიმართებაში.

ცნობილია, რომ ცალკეული ზემოაღნიშნული ამინომჟავა მცენარეულ ქსოვილებში ბევრი მეტაბოლიტის საწყისს

წარმოადგენს და მაშასადამე, თვალნათლივ ჩანს რამდენად მნიშვნელოვან ცვლილებებთან გვაქვს საქმე.

ბუნებრივია, რომ გამა-რადიაციის გავლენის შესწავლისას მცენარეული ქსოვილების სტრუქტურულ-ფუნქციონალური გამიჯვნა მოხერხებულ საკვლევ მოდელს წარმოადგენს. რა თქმა უნდა, აღნიშნულ სისტემებზე მაიონიზებელი გამოსხივების ზემოქმედების შესწავლა საშუალებას მოგვცემს უფრო ღრმად გამოვიკვლიოთ ამ ძლიერი ფაქტორის მცენარეულ ქსოვილებზე გავლენის სპეციფიკა.

დღეისათვის ცოცხალ ორგანიზმებზე რადიაციის გავლენის ძირითად სამიზნეს ქსოვილები და უჯრედები წარმოადგენს [126]. სწორედ ამ დონეზე ვლინდება იმ სპეციფიური რადიაციული ეფექტების ფორმირება, რომელიც კონკრეტულ ორგანიზმს ახასიათებს. კერძოდ, თუ პირველადი რადიოქიმიური რეაქციები მოლეკულურ დონეზე ენერგეტიკული გაცვლის ერთნაირ კანონზომიერებებს ექვემდებარებიან, უჯრედულ და ქსოვილურ დონეზე ამ დაზიანების გამოვლენა დაკავშირებულია ორგანიზმის სიცოცხლისუნარიანობის ფორმასთან. აღნიშნულზე შეიძლება ვიმსჯელოთ იმითაც, რომ, თუ ფიზიკური და ფიზიკო-ქიმიური სტადიების ხანგრძლივობა დასხივებულ ორგანიზმში წამის მეასედებითა და მეათასედებით ხასიათდება, ბიოლოგიური სტადია მოიცავს 1 წამიდან – მრავალ წელს, გასაგებია, რომ ჩვენ სწორედ ამ სტადიის კანონზომიერებას ვიკვლევთ.

ბუნებრივია, რომ ისეთი ძლიერი დამაზიანებელი ფაქტორი, როგორიცაა მაიონიზებელი გამოსხივება, მნიშვნელოვან ცვლილებებს შეიტანს მცენარეული ორგანიზმის მეტაბოლიტური პროცესების მსვლელობის ინტენსივობაში. ამის თვალსაჩინო მაგალითია ჩვენს მიერ ჩატარებული კვლევა დასხივებული და დაუსხივებელი ინტაქტური მცენარეული ქსოვილის შედარების შესახებ. დასხივების შემდგომი რადიაციული დაზიანების რეალიზაციისათვის ობიექტს ფიქსაციამდე რამდენიმე დღეს ვაყოვნებთ.

როგორც 5.3 ცხრილიდან ჩანს ინტაქტური ქსოვილის ძირითადი ამინომჟავური შემადგენლობა დასხივების შემთხვევაში რაოდენობრივად იზრდება კონტროლთან შედარებით. ასპარაგინის მჟავა დაუსხივებელში თუ იყო 142,846 ნ/მოლი რაოდენობით, დასხივებულში მიაღწია 571,38 ნ/მოლს, რაც საგრძნობლად დიდია; ასევე ჰიდროქსიპროლინი 610,509 ნ/მოლიდან გაიზარდა 2442 ნ/მოლამდე და ა.შ.

გამონაკლისი აღმოჩნდა მხოლოდ ალფა-ამინოადიპინის მჟავა, ციტრულინი და ვალინი, რომელთა კონცენტრაციებიც შესაბამისად 0,9031 ნ/მოლიდან – 3,65 ნ/მოლამდე, 0,1408-დან 0,056-მდე და 24,406-დან 9,748 ნ/მოლამდე შემცირდა. მხოლოდ გლუტამინის მჟავა, რომელიც კონტროლში საკმაოდ დიდი რაოდენობით 119,783 ნ/მოლი არსებობდა, დასხივების შედეგად ნიმუშებში არ იყო აღმოჩენილი; შესაძლებელია ვივარაუდოთ, რომ რადიაციულმა დაზიანებამ ამ ამინომჟავას მეტაბოლიზმის ფორმები შეცვალა, ან სულაც დათრგუნა.

ინტაქტურ ქსოვილში აბსოლუტურად გამოირიცხა ის შემთხვევა, როდესაც კონტროლსა და დასხივებულში რომელიმე ამინომჟავას რაოდენობები თითქმის არ შეცვლილიყო, როგორც ეს 5.2 ცხრილიში იყო აღნიშნული. არსებობს მხოლოდ მნიშვნელოვანი ცვლილებები, ძირითად შემთხვევაში კი ზრდა, ანუ გამა-დასხივება ინტაქტური მცენარეული ქსოვილის თავისუფალი ამინომჟავური შემადგენლობის რაოდენობრივი ცვლისათვის მასტიმულირებელ ფაქტორად გვევლინება.

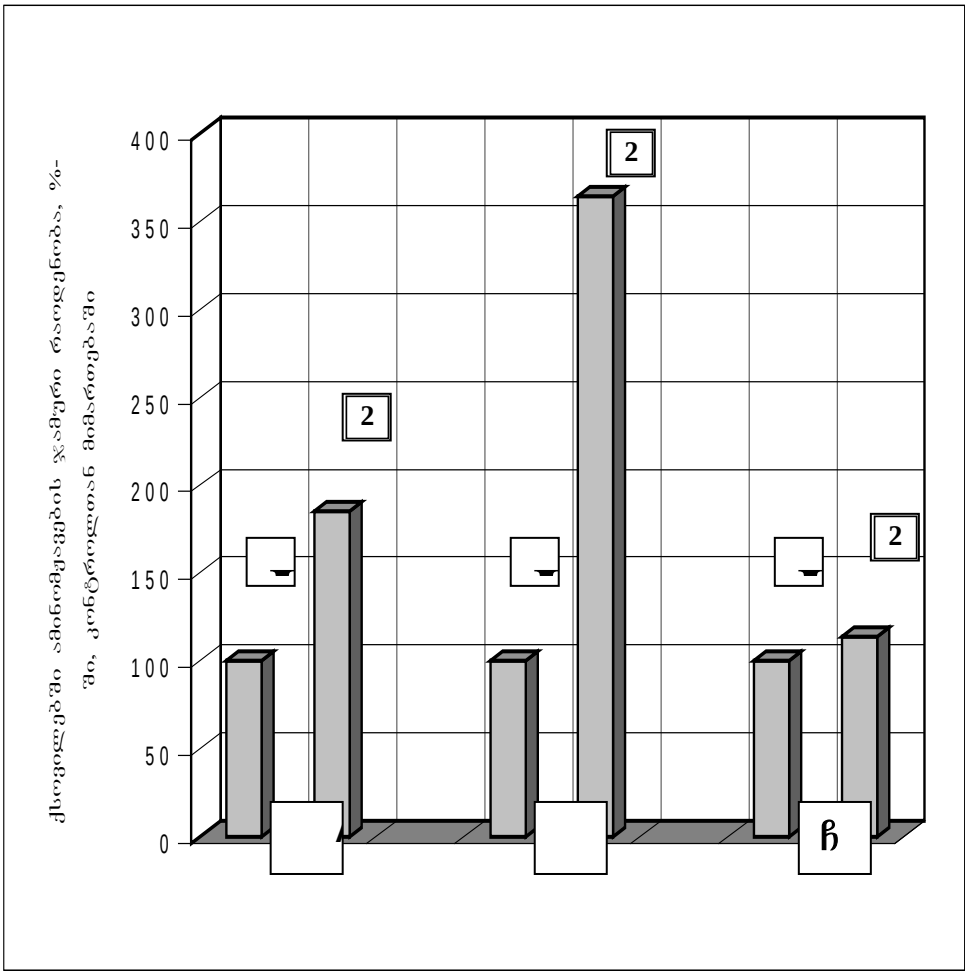
შესაბამისი ზრდაა ჯამური მონაცემების შემთხვევაში, კონტროლი (1560,4129 ნ/მოლი) 264%-ით გაიზარდა დასხივებულ ვარიანტში (5682,179 ნ/მოლი).

№	ამინომჟავები და აზოტოვანი ცვლის ზოგიერთი პროდუქტი	კონტროლი ნ/მოლი	%- ში	დასხივებული ნ/მოლი	%--ში
1	ცისტეინის მჟავა	-	-	-	-
2	ტაურინი	-	-	-	-
3	ფოსფოეთანოლამინი	-	-	-	-
4	შარდოვანა	-	-	-	-
5	ასპარაგინის მჟავა	142,846	9,15	571,38	10,06
6	ჰიდროქსიპროლინი	610,509	39,12	2442	43,01
7	ტრეონინი	5,224	0,335	20,9	0,37
8	სერინი	12,509	0,802	50,036	0,88
9	ასპარაგინი	-	-	-	-
10	გლუტამინის მჟავა	119,783	7,68	-	-
11	გლუტამინი	-	-	-	-
12	α–ამინო ადიპინის მჟავა	0,9031	0,058	3,6	0,06
13	პროლინი	-	-	-	-
14	გლიცინი	179,73	11,52	718,9	12,66
15	ალანინი	93,513	5,99	374,05	6,59
16	ციტრულინი	0,1408	0,009	0,056	0,0009
17	α-ამინოერბომჟავა	-	-	-	-
18	ვალინი	24,406	1,56	9,748	0,17
19	ცისტინი 1/2	4,48	0,29	26,017	0,37
20	მეთიონინი	-	-	-	-
21	ცისტათიონინი	4,881	0,31	19,523	0,34
22	იზოლეიცინი	6,887	0,44	27,546	0,49
23	ლეიცინი	2,153	0,14	8,612	0,15
24	თიროზინი	3,803	0,24	15,212	0,27
25	ფენილალანინი	10,552	0,68	42,269	0,74
26	β-ალანინი	-	-	-	-
27	β-ამინოიზოერბოს მჟავა	-	-	-	-
28	γ-ამინოერბოს მჟავა	280,86	17,99	1123,5	19,79
29	ეთანოლამინი	10,24	0,66	40,96	0,72
30	ამიაკი	27,585	1,77	110,34	1,94
31	ორნიტინი	6,398	0,41	25,59	0,45
32	ლიზინი	3,065	0,196	12,259	0,22
33	ჰისტიდინი	6,078	0,39	24,312	0,43
34	1-მეთილჰისტიდინი	-	-	-	-
35	3-მეთილჰისტიდინი	3,867	0,25	15,469	0,003
36	არგინინი	-	-	-	-
	ჯამური	1560,4129	100	5682,279	100

ცხრილი 5.3 გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ინტაქტური ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობის ცვალებადობაზე

	ამინომჟავები და აზოტოვანი ცვლის ზოგიერთი პროდუქტი	კონტროლი ნ/მოლი	%-ში	დასხივებული ნ/მოლი	%-ში
1	ცისტეინის მჟავა	-	-	-	-
2	ტაურინი	-	-	-	-
3	ფოსფოეთანოლამინი	-	-	-	-
4	შარდოვანა	-	-	-	-
5	ასპარაგინის მჟავა	82,066	2,62	86,489	2,425
6	ჰიდროქსიპროლინი	26,89	0,86	30,4	0,85
7	ტრეონინი	958,79	30,65	1002,5	28,1
8	სერინი	270,98	8,66	281,65	7,89
9	ასპარაგინი	-	-	-	-
10	გლუტამინის მჟავა	197,56	6,32	210,25	5,89
11	გლუტამინი	-	-	-	-
12	α–ამინო ადიპინის მჟავა	-	-	-	-
13	პროლინი	252,267	8,65	255,146	7,15
14	გლიცინი	8,8998	0,28	10,1	0,28
15	ალანინი	61,858	1,98	88,178	2,47
16	ციტრულინი	-	-	-	-
17	α-ამინოერბომჟავა	132,73	4,24	140,1	3,93
18	ვალინი	68,13	2,18	61,49	1,72
19	ცისტინი 1/2	-	-	-	-
20	მეთიონინი	34,239	1,09	33,872	0,95
21	ცისტათიონინი	6,499	0,21	8,569	0,24
22	იზოლეიცინი	13,052	0,42	16,321	0,46
23	ლეიცინი	14,032	0,45	15,093	0,42
24	თიროზინი	14,53	0,46	16,4	0,46
25	ფენილალანინი	15,125	0,48	15,449	0,43
26	β-ალანინი	11,987	0,38	9,441	0,27
27	β-ამინოიზოერბოს მჟავა	1,805	0,058	2,109	0,06
28	γ-ამინოერბოს მჟავა	295,49	9,45	601,71	16,87
29	ეთანოლამინი	634,27	20,28	650,5	18,24
30	ამიაკი	7,134	0,23	8,437	0,24
31	ორნიტინი	12,055	0,39	14,441	0,4
32	ლიზინი	-	-	-	-
33	ჰისტიდინი	3,612	0,115	4,5	0,13
34	1-მეთილჰისტიდინი	-	-	-	-
35	3-მეთილჰისტიდინი	3,838	0,123	4,123	0,12
36	არგინინი	-	-	-	
	ჯამური	3127,8388	100	3567,268	100

ცხრილი 5.4 გამა-რადიაციის გავლენა კულტურალური (*in vitro*) ქსოვილების ამინომჟავური შემადგენლობის ცვალებადობაზე



სურათი 5.1 მცენარეულ ქსოვილებში ამინომჟავების ჯამური რაოდენობა

A – ამინომჟავების ჯამური რაოდენობა ინტაქტურსა და კულტურალურ ქსოვილებში;

B – ინტაქტური მცენარეების დაუსხივებელი და დასხივებული ქსოვილები;

C – დაუსხივებელი და დასხივებული კულტურალური ქსოვილები.

1 - დიაგრამა კონტროლი (დაუსხივებელი), **2** – დასხივებული ვარიანტები

რასაკვირველია კვლევის შემდეგ ეტაპზე ჩატარდა გამა-დასხივების გავლენა კულტურალური ქსოვილის ამონომჟავურ შემადგენლობის ცვალებადობაზე. ცდის შედეგებში მივიღეთ ისეთი კანონზომიერება, რომელიც გამოირიცხა ინტაქტური ქსოვილის ამინომჟავურ შემადგენლობის ცვლილებებში: თითოეული ამინომჟავა კონტროლსა და დასხივებულში რაოდენობრივად საგრძნობლად არ იცვლება – უმნიშვნელოდ იზრდება. ასპარაგინის მჟავა კონტროლში – 82,066, დასხივებულში 86,489 ნ/მოლია; ტრეონინი კონტროლში 958,79 ნ/მოლი, ხოლო დასხივებულ ვარიანტში 1002,5 ნ/მოლი და პროლინი კონტროლში 252,267 ნ/მოლი, დასხივებულში კი – 255,146 ნ/მოლს შეადგენენ. აგრეთვე, არ არსებობს რომელიმე ამინომჟავას სინთეზის ინჰიბირება;

ჯამური რაოდენობაც შესაბამისად მივიღეთ იგივე: კონტროლთან (3127,82886ნ/მოლი) შედარებით დასხივებული ვარიანტის (3567,2686ნ/მოლი) ამინომჟავურმა შემადგენლობამ 14%-ით მოიმატა.

მიღებული შედეგების საფუძველზე შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ თავისუფალი ამინომჟავების რაოდენობრივი მახასიათებელი შეიძლება განხილულ იქნას, როგორც მცენარეული ქსოვილის დაზიანების თვალსაჩინო მახასიათებელი (სურ.5.1). ამ თვალსაზრისით მეტად საინტერესო ფაქტად მიგვაჩნია ის გარემოება, რომ ინტაქტურ ქსოვილში 5-ჯერ ნაკლების დოზით ზემოქმედების შემთხვევაშიც კი სხვაობა საერთო ჯამურ შემადგენლობებში მნიშვნელოვნად განსხვავდებოდა. კერძოდ, 10 გრეი დოზით (ინტქტური) დასხივებისას ჯამური სხვაობა კონტროლსა და დასხივებულ ვარიანტებში 100%-ს წარმოადგენდა, კულტურალურში იგივე მაჩვენებელი 14 %-ს არ აღემატებოდა.

იმ შემთხვევაშიც კი, თუ ჩვენ ცალკეულ ამინომჟავურ შემადგენლობას არ გავითვალისწინებთ და მხედველობაში ვიქონიებთ მხოლოდ ჯამურ მაჩვენებელს, შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ინტაქტური მცენარეული ქსოვილები კულტურალურთან შედარებით გაცილებით დაბალი რადიორეზისტენტობით ხასიათდება და შესაბამისად მათი მეტაბოლიზმი მაღალი რადიომგრძნობელობით გამოირჩევა.

ყურადსაღებია აგრეთვე ისიც, რომ დაზიანების ერთსა და იმავე დონეზე ამონომჟავური შემადგენლობის სხვადასხვა კომპონენტმა განსხვავებული საპასუხო რეაქცია მოგვცა, რაც საშუალებას გვაძლევს კონსტატაცია გავუკეთოთ მცენარეში მიმდინარე მეტაბოლური პროცესების ცალკეულ რგოლებს განსხვავებული რადიორეზისტენტობის შესახებ.

არანაკლებ მნიშვნელოვანი დასკვნა შეიძლება გაკეთდეს ქსოვილების პირველად მეტაბოლიზმთან მიმართებაში, რომლის უმთავრეს რგოლს ცილის ბიოსინთეზი წარმოადგენს. მრავალი ლიტერატურული წყაროდან ცნობილია რადიაციის, როგორც ფერმენტული კომპონენტების დამთრგუნველი და დამაზიანებელი ფაქტორის შესახებ [128]. აქედან გამომდინარე, ჩვენს მიერ შესწავლილი ამინომჟავების შემადგენლობის რაოდენობრივმა მატებამ შეიძლება მიგვითითოს ცილის ბიოსინთეზისათვის აუცილებელი ამინომჟავური კომპონენტების გამოყენების დაბალ დონეზე, მით უფრო, რომ მათი უმრავლესობა ე.წ. პროტეინოგენურ ამინომჟავებს წარმოადგენენ.

ჩვენს მიერ მიღებული შედეგები შეიძლება გამოყენებულ იქნას, როგორც წმინდა სამეცნიერო თვალსაზრისით, რათა უფრო ფართოდ იქნას შესწავლილი აღნიშნული რადიაციული ფენომენი, ისე პრაქტიკული მიზნებისათვი

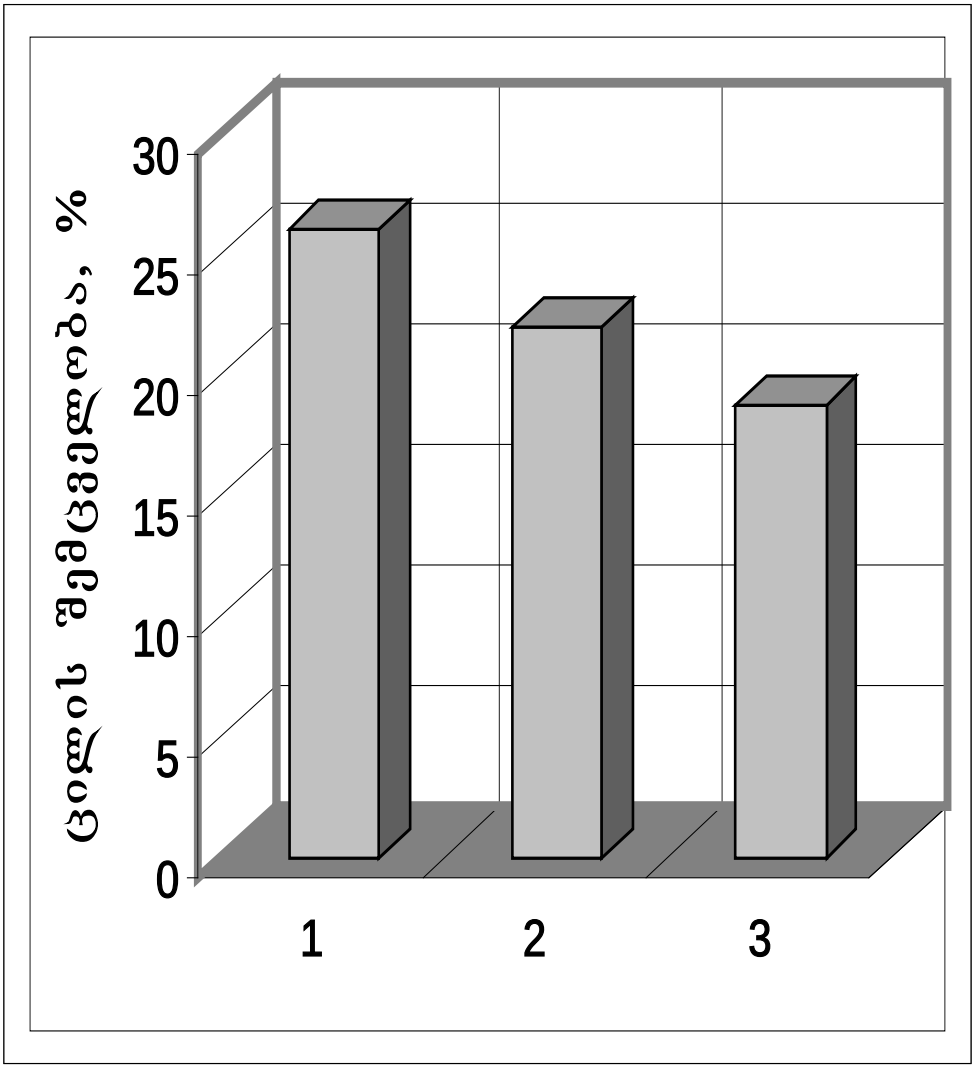
თავი 5.2 დასხივებული მცენარის ცილოვანი შემადგენლობა

ცნობილია, რომ ცილის რაოდენობრივი ცვალებადობა მცენარის განვითარებასთან მიმართებაში ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს [129]. ზოგადად, ეს განპირობებულია გენების ექსპრესიის თანმიმდევრულობით, რომელიც განსაზღვრავს მცენარის ონტოგენეზს [130]. ბუნებრივია, რომ ისეთი მძლავრი ფაქტორის ზემოქმედებას, როგორსაც მაიონიზებელი რადიაცია წარმოადგენს, არ შეიძლება გარკვეული გავლენა არ ქონდეს მცენარის ცილოვანი მეტაბოლიზმის მდგომარეობაზე. ამაზე მიგვითითებს ის შედეგებიც, რომლებიც აღწერილია წინამდებარე თავში.

იმისათვის, რათა აღნიშნული პროცესის სრული სურათი წარმოგვედგინა, მიზანშეწონილად მივიჩნიეთ ცილის შემცველობის შესწავლა დასხივებულ და საკონტროლო მცენარეებში.

ამ ამოცანის გადასაწყვეტად ლემას ინტაქტური მცენარიდან გამოყოფილ იქნა ცილების შემცველი ფხვნილი (თავი 2.3), რომლის განსაზღვრისათვისაც ადეკვატურად მივიჩნიეთ კელდალის მეთოდის გამოყენება, რომელიც გვაძლევს მცენარეში შემავალი აზოტისა და ცილის რაოდენობრივი დახასიათების შესაძლებლობას.

მიღებულმა შედეგებმა გვიჩვენეს, რომ დოზა 100 გრეით დასხივებისას, რომლის გამოყენების დროსაც აღინიშნა ალკალოიდების დაგროვების ყველაზე მაღალი დონე, ცილის ჯამური მაჩვენებლები ჩამორჩებოდა კონტროლს და შეადგენდა მხოლოდ 88,3%-ს (სურ5.2). ამასთანავე, 150 გრეი დოზით ზემოქმედებისას აღნიშნული მაჩვენებელი შეადგენდა 51,7%-ს და 100 გრეის ვარიანტს 36,6%-ით ჩამორჩებოდა.



სურ. 5.2 გამა-დასხივების გავლენა ლემას ფოთლებში ცილოვანი ნაერთების ცვალებადობაზე

1 – დაუსხივებელი (საკონტროლო);

2 – დასხივება დოზით 100 გრეი;

3 – 150 გრეი

მთლიანობაში, აღნიშნული ფაქტი შეიძლება ინტერპრეტირებულ იქნას, როგორც მნიშვნელოვანი მეტაბოლური დარღვევა და ქსოვილებში ნივთიერებათა ცვლის განსხვავებულ დონეზე გადაყვანა. ამასთანავე, თუ შევადარებთ ცილისა და ალკალოიდების რაოდენობრივ ცვლილებებს, სახეზე გვაქვს ტიპიური სურათი პირველადი და მეორეული მეტაბოლიზმების გარკვეული ანტაგონიზმისა, კერძოდ, ცილის რაოდენობრივი მაჩვენებლების კლება ალკალოიდების დაგროვების ზრდის ფონზე მიმდინარეობს. აღსანიშნავია ის გარემოებაც, რომ დასხივების მაღალი დოზების პირობებში, როდესაც მცენარეებში მნიშვნელოვანი რადიაციული
რღვევები აღინიშნება, მიმდინარეობს ორივე ზემოაღნიშნული პროცესების დათრგუნვა. ეს მოვლენა მკაფიოდ ასახავს მცენარეული ორგანიზმების ძლიერი სხივური დაზიანებებით გამოწვეული ცვლილებების ტიპიურ დინამიკას.

თავი 6. გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ფიტოჰორმონალურ სისტემაზე

მრავალი წლის განმავლობაში მეცნიერები მცენარის ზრდას განიხილავდნენ როგორც მისი ზომისა და მასის მატებას, რომელიც ხდებოდა ფოთლის სინთეზური მოქმედებების ხარჯზე. აუქსინი იყო პირველი ზრდის ჰორმონი, რომლის თვისებებიც ყველაზე მკაფიოდ შეისწავლეს ტროპიზმის მოვლენის, კორელაციისა და რეგენერაციის მაგალითზე. შედეგად იგი იდენტიფიცირებულ იქნა როგორც ბ– ინდოლილმჟავა (იმმ).

თანამედროვე ლიტერატურაში მოიპოვება საკმარისი რაოდენობით შრომები, რომლებიც მოწმობენ აუქსინების მძლავრ და მრავალმხრივ ზეგავლენას მცენარეული ორგანიზმის ცხოველქმედების პროცესებზე.

მცენარეში ამ ფიტოჰორმონების მიერ გამოწვეული მრავალრიცხოვანი ეფექტების არსებობას მოწმობს ჩამონათვალი ზრდისა და დიფერენციაციის იმ პროცესებისა, რომლებზეც მოქმედებენ ენდოგენური აუქსინები, ისევე როგორც მათი სინთეზური ანალოგები. ამ პროცესებს მიეკუთვნება ზრდა გაჭიმვის ფაზაში, ტროპიზმები, ქსილემის დიფერენცირება და ფესვების განვითარება, აპიკალური დომინირების მოვლენა, ფოთოლცვენა, ყვავილობა, მტვრიანას ძაფების ზრდა, ნაყოფის განვითარება და ა. შ. აუქსინების ზემოქმედებისას ცალკეულ უჯრედში შეიძლება შეიცვალოს უჯრედის კედლის პლასტიკურობა და ელასტიურობა, ციტოპლაზმის სიბლანტე, პროტოპლაზმის მოძრაობის ხასიათი, სუნთქვის დონე, მრავალი ფერმენტის აქტივობა, უჯრედის ცალკეული კომპონენტების

ჟანგვის ხარისხი, მეტაბოლიზმის გზების მიმართულება. ზრდის სტიმულაციის ყველაზე ცნობილი ტიპი ეგზოგენური აუქსინებით მოქმედებისას არის ღერძის ან კოლეოპტილის ჩამონაჭრების სიგრძეში გაჭიმვა, ანუ ზრდა გაჭიმვით. თუმცა, აუქსინები გავლენას ახდენენ არა მარტო გაჭიმვაზე, არამედ დაყოფის პროცესზეც. ამასთან, გამოყენებულ კონცენტრაციიდან გამომდინარე აუქსინებმა შეიძლება ან გააააქტიურონ ან შეაფერხონ ზემოთ ჩამოთვლილი პროცესები. ცნობილია აუქსინის აქტიური მონაწილეობა ორგანოთა და ქსოვილთა დიფერენცირების პროცესში, მაგ., ფესვთა განვითარების ინდუცირების ან ქსილემის დიფერენცირების დროს.

ამგვარად, ყურადღებას იწვევს ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე პროცესებზე აუქსინების არაერთგვაროვნად გამოხატული ზეგავლენა. ზემოთ მოყვანილი ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური პროცესები გარკვეულწილად დაკავშირებულია მეორეულ მეტაბოლიზმთან. ითვლება, რომ აუქსინებით რეგულირებული რიგი პროცესებისა წარმოადგენენ მცენარეული ორგანიზმის ზოგადი მდგომარეობის შემადგენელ ნაწილებს პოსტრადიაციულ პერიოდში. სწორედ აქედან გამომდინარე ჩნდება კითხვა იმის შესახებ, თუ რა მნიშვნელობა აქვს აუქსინებს მცენარეში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლოზმისათვის.

თავი 6.1 ფიტოჰორმონალური ნაერთების ქიმიური სტრუქტურის მნიშვნელობა ალკალოიდების ბიოსინთეზზე

როგორც ცნობილია, მცენარის მეორეული მეტაბოლიზმი დაკავშირებულია მცენარეში მიმდინარე სხვადასხვა

ფიზიოლოგიურ-ბიოქიმიურ პროცესებთან. აქედან გამომდინარე, ზოგად რეგულატორულ სისტემებს, რომელთა შორის ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ფიტოჰორმონალური სისტემაა, დიდი ადგილი უჭირავს მეორეული მეტაბოლიზმის აქტივობის განსაზღვრაში. აღნიშნული პროცესების კვლევისათვის მსოფლიოს სხვადასხვა სამეცნიერო ცენტრებში იყენებენ კალუსურ კულტურალურ ქსოვილს [131]. რიგი მკვლევართა აზრით მცენარეულ ქსოვილებში მეორეული მეტაბოლიტების დაგროვების რაოდენობრივ მაჩვენებლებს გარკვეულწილად განაპირობებენ ფიტოჰორმონალური ნაერთები, კერძოდ, აუქსინები [132].

როგორც ცნობილია, ფიტოჰორმონებს და განსაკუთრებით აუქსინებს გააჩნიათ პოლიფუნქციონალური მოქმედების უნარი, ანუ ისინი მონაწილეობენ ძალიან მრავალი პროცესის რეგულაციაში. მათ უნარი შესწვთ უჯრედულ დონეზე გავლენა მოახდინონ უჯრედის გაჭიმვაზე, დაყოფასა და დიფერენციაციაზე. ჩნდება კითხვა, არსებობს თუ არა აუქსინების სინთეტური და ნატივური ჯგუფები, რომლებიც აქტიურნი არიან უპირატესად ერთი რიგი პროცესების რეგულაციაში და არ არიან აქტიურები სხვა პროცესების მართვაში. თუ ასეთი განსხვავებები არსებობს, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ან აუქსინების სხვადასხვა ტიპის მოქმედებისას მონაწილეობენ რეცეპტორების სხვადასხვა ტიპები, ან რეცეპტორების ტიპი ყველა შემთხვევაში ერთი და იგივეა, ხოლო აქტივობაში განსხვავებები განპირობებულია მეორადი მიზეზებით (სხვადასხვა ქსოვილების არაერთგვაროვანი შეღწევადობით სხვადასხვა აუქსინების

შემთხვევაში, ინაქტივაციის არაერთგვაროვანი სიჩქარითა და ა. შ.).

აუქსინების განსხვავებული აქტივობის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ სხვადასხვა სტრუქტურის მქონე აუქსინები (იძმ, α-ნძმ, 2.4-დ), რომლებიც განსხვავებულად მოქმედებენ უჯრედების პროლიფერაციის დონეზე. თუ ინდოლილ-ძმარმჟავას (იძმ) აქტივობას ქერის კოლეოპტილის ჩამონაჭრების სტიმულაციაში მივიჩნევთ 100%-ად, მაშინ α-ნძმ-ის აქტივობა შეადგენს 50%-ს, 2,4-დიქლორფენოქსიძმარმჟავას (2,4-დ) კი – 25%-ს [133]. იძმ-ის ყველაზე მაღალი აქტივობა მოცემულ ბიოტესტებში აღნიშნულია სხვა მრავალ შრომაშიც. ეს კორელაციაშია სხვა აუქსინებთან იძმ-ის ტრანსპორტირების მაღალ სიჩქარესთან შედარებით [134].

უჯრედის დაყოფაზე აუქსინების ზემოქმედების შემთხვევაში, მაგალითად მცენარეული ქსოვილების კულტურათა ზრდის დროს, ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქტივობაში აქვს არა პოლარული ტრანსპორტირების უნარს, არამედ შიდამოლეკულური სისტემების მიმართ აუქსინების ინაქტივაციის მდგრადობას. ამ შემთხვევაში ყველაზე მაღალი აქტივობით ხასიათდებოდა 2,4-დ, α-ნძმ-ის აქტივობა შეადგენდა 10%-ს, იძმ-ისა არაუმეტეს 2,4-დ-ს აქტივობის 1%-ს (ბიოტესტი – in vitro თამბაქოს სუსპენზიურ კულტურაში უჯრედების გამრავლება) [135]. მსგავსი მონაცემები აღინიშნებოდა სხვა შრომებშიც [136].

ამრიგად, ყველაზე მაღალი აქტივობის მქონე იძმ-ის მოქმედება კოლეოპტილის უჯრედების გაჭიმვაზე და 2,4-დ-ს მოქმედება მცენარეული ქსოვილების კულტურათა პროლიფერაციის სტიმულაციაზე, როგორც ჩანს,

განპირობებულია არა პირველადი რეცეპტორის მრავალფეროვანი ბუნებით, არამედ აუქსინების უნარით ტრანსპორტირდნენ და ინაქტივირდნენ უჯრედებში. ეს დასტურდება იმითაც, რომ აუქსინების არააქტიური ანალოგები იყვნენ არააქტიურები არამარტო უჯრედების დაჭიმვის, არამედ მათი დაყოფისა [137] და დიფერენციაციის ბიოტესტებში [138], აგრეთვე მცენარეთა ფოთოლცვენის დროს. უმრავლეს შემთხვევაში ანტიაუქსინები კონკურენტულად თრგუნავენ აუქსინების მოქმედებას მიუხედავად იმ პროცესის ხასიათისა, რომელზეც ისინი მოქმედებენ. ყოველივე ეს მიუთითებს იმაზე, რომ აუქსინების რეცეპტორთან პირველადი ზემოქმედების საფუძველს წარმოადგენს ერთი და იგივე სტრუქტურული კავშირები, ხოლო გამოწვეული რეაქციების აქტივობასა და ხასიათში განსხვავებანი განპირობებულია სხვა მიზეზებით, მათ შორის აუქსინების ზემოქმედების ქვეშ მყოფი უჯრედების სხვადასხვა კომპეტენციით.

ზემოთ თქმულიდან გამომდინარე, სრულიად მკაფიოდ ისახება აუქსინების ზემოქმედების კვლევის ამოცანა მცენარეულ ქსოვილებში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლიზმზე მათი მოქმედებისას. ამ საკითხის შესწავლისათვის მართებულია სტრუქტურითა და თვისებებით ურთიერთგანსხვავებული აუქსინების α-ნძმ-ისა და 2,4-დ-ს შედარება.

აუქსინებს, თავისი მრავალფეროვანი ქიმიური ბუნებიდან გამომდინარე, უნარი შესწევთ მკვეთრად შეცვალონ ქსოვილთა კულტურაში არსებული ეთერ-ზეთების [139], კაროტინოიდების [140], ანტოციანებისა და ქლოროფილის [141] რაოდენობრივი შემადგენლობა; ზოგიერთი აუქსინი, მაგალითად, 2,4-

დიქლორფენოქსიძმარმჟავა (2,4-დ) აქვეითებს ქსოვილთა კულტურაში დასინთეზებულ მთელ რიგ სხვადასხვა ქიმიური ბუნების ნაერთების ბიოგენეზს, მაგალითად თიამინის [142], ქლოროფილის [143] და სხვ. უნდა აღინიშნოს, რომ 2,4-დ და α-ნძმ წარმოადგენენ ქსოვილთა კულტურის ზრდის ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან და გამოყენებად სტიმულატორებს. სწორედ ამიტომ აღნიშნული სტიმულატორების მოქმედების შესწავლა სამკურნალო მცენარეული ქსოვილების მეორეული მეტაბოლიტების გამოსავალზე უდაოდ დიდ ინტერესს იწვევს.

ჩვენ ცდებში გამოყენებულ იქნა ლემას (*Datura stramonium L*) ფოთლიდან მიღებული კალუსური ქსოვილი. კვლევა მიზნად ისახავდა იმის გარკვევას, თუ რამდენად მნიშვნელოვანია სხვადასხვა ტიპის აუქსინების სტრუქტურული თავისებურებანი და მათი ბიოლოგიური მნიშვნელობა ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობისათვის.

კვლევა წარმოებდა კულტურალურ ქსოვილებზე მრავალჯერადი პასირების შემდეგ. საკვებ არედ ვიყენებდით მურასიგე-სკუგის არეს, რომელშიც გარდა აუცილებელი კომპონენტებისა შეტანილი იყო კინეტინი, ხოლო ვარიანტებს შორის სხვაობას განაპირობებდა α-ნძმ-სა და 2,4-დ-ს პრეპარატებიდან ერთ-ერთის გამოყენება.

ექსპერიმენტების შედეგად დადგინდა, რომ კალუსი დიდ მგრძნობიარობას იჩენს საკვები არის შემადგენლობის მიმართ, რაც გამოიხატება კალუსის სიფხვიერის ცვლილებების დიდი დიაპაზონით – სიმკვრივიდან ფხვიერებამდე. საკვებ არეში – ნაფტილძმარმჟავას (α-ნძმ) შემცველობის დროს ვითარდება ერთგვაროვანი, მკვრივი, მოყვითალო ფერის, ძლიერი რიზოგენეზული უნარიანობის მქონე კალუსური ქსოვილი,

ხოლო 2,4-დიქლორფენოქსიძმარმჟავას (2,4-დ) შემთხვევაში წარმოქმნილი კალუსი ხასიათდება შედარებით მოთეთრო შეფერილობითა და სიფხვიერით. ამავე დროს ეს უკანასკნელი პრაქტიკულად კარგავს მორფოგენეტიკურ პოტენციალს, რაც ვლინდება მრავალჯერადი პასირების დროს ადვენტური ფესვების განუვითარებლობაში; აგრეთვე ნაკლებ მგრძნობიარობას იჩენს ტემპერატურული ფაქტორის მიმართ და კარგი სიცოცხლისუნარიანობით გამოირჩევა.

იმისათვის, რათა დაგვედგინა აღნიშნული პროცესების კორელაციური კავშირი მეორეული მეტაბოლიზმის აქტივობასთან ჩვენ მიერ გამოყოფილ იქნა ტროპანული რიგის ალკალოიდები. აღმოჩნდა, რომ თუ α-ნძმ-ს შემთხვევაში ქსოვილი ინარჩუნებდა მეორეული მეტაბოლიზმის უნარს, 2,4-დ-ს შემთხვევაში ნიმუშებში ალკალოიდების ბიოსინთეზი პრაქტიკულად არ შეინიშნებოდა. ეს კანონზომიერება შენარჩუნებული იყო გამა-დასხივების გამოყენების დროსაც.

ამრიგად, მიღებული შედეგების საფუძველზე მართებულია გაკეთდეს დასკვნა, რომ გამა-დასხივების დროს რეგულატორული სისტემების ცვლილება შესაძლებელია მხოლოდ ბუნებრივი ნაერთების მეტაბოლიზმში. ამასთან, ცხადია, რადიობიოლოგიური ეფექტების ფორმირებისას ენდოგენური ფიტოჰორმონების ცვალებადობით შეიძლება აიხსნას ალკალოიდების ბიოსინთეზის აქტივობის გამომწვევი მიზეზები.

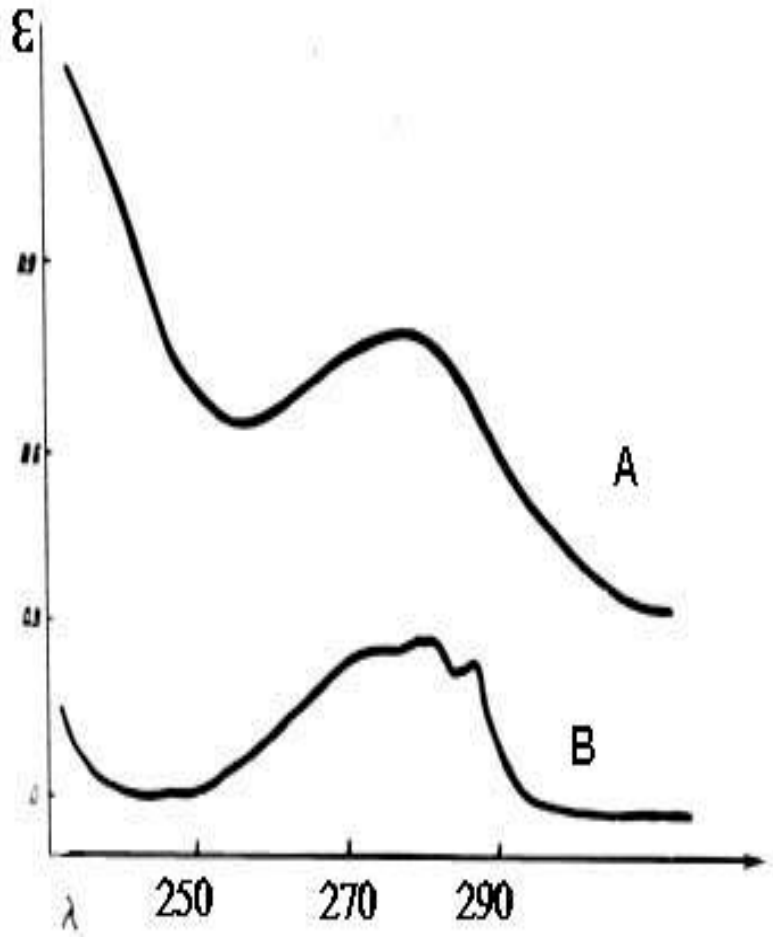
თავი 6.2. გამა-დასხივების გავლენა ენდოგენური ფიტოჰორმონების ბიოლოგიურ აქტივობაზე

მცენარის მეტაბოლური აქტივობის განსაზღვრაში მნიშვნელოვანი წვლილი მიუძღვის ენდოგენურ ფიტოჰორ-მონალურ სისტემას. მცენარეულ უჯრედში მიმდინარე მეტაბოლიზმის შესახებ თანამედროვე წარმოდგენებიდან გამომდინარე ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების სამიზნე შეიძლება იყოს: ა) ფერმენტები და ფერმენტული სისტემები; ბ) ციტოპლაზმისა და ბირთვის სტრუქტურების მოლეკულურ ორგანიზაციაში მონაწილე ცილები, ლიპიდები და ნუკლეინის მჟავები; გ) საინფორმაციო და სატრანსპორტო რიობონუკლეინის მჟავები (რნმ); დ) დეზოქსირობონუკლეინის მჟავა (დნმ). უნდა ვივარაუდოთ, რომ ზემოქმედების ეფექტი ანუ "სიღრმე" დამოკიდებულია იმაზე, თუ რაზე და რა დონით მოქმედებს ესა თუ ის ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება. ერთეულ შემთხვევებში აღნიშნული ზემოქმედება შემოიფარგლება რომელიმე ფერმენტული რეაქციის ინტენსივობის მხოლოდ დროებითი ცვლილებით, სხვა შემთხვევაში იგი ვლინდება ფიზიოლოგიური პროცესების გადახრის მდგრადობაში, აგრეთვე ორგანიზმის სომატურ სფეროსთან შეხებაში მყოფ მორფოლოგიურ პროცესებში და მემკვიდრეობით მორფოლოგიურ ცვლილებებში. ბუნებრივია, რომ ენდოგენური ფიტოჰორმონების ბიოლოგიური აქტივობა ჩვენ მიერ განხილული იქნება როგორც მცენარის ფუნქციონალური მდგომარეობის მაჩვენებელი, რომლის მეშვეობითაც შეიძლება ვივარაუდოთ მათი კორელაციური

დამოკიდებულება ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობაზე.

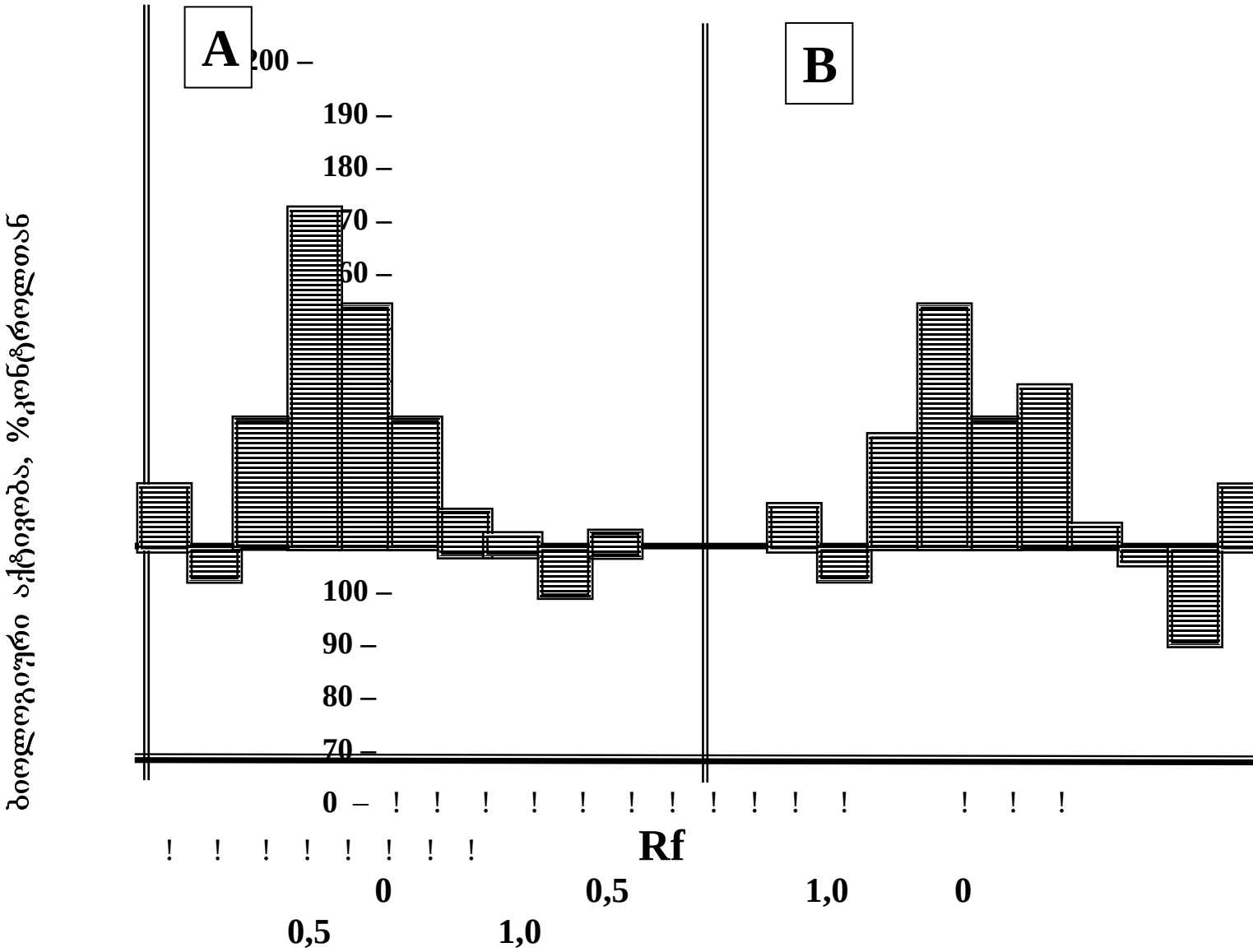
იმისათვის, რათა გაგვეკეთებინა ჩვენ მიერ გამოყოფილი ნივთიერების იდენტიფიკაცია, ჩავატარეთ სინთეზური და მცენარიდან გამოყოფილი ნივთიერების შედარებითი ანალიზი; კერზოდ, ამ უკანასკნელის ექსტრაქციის, გაწმენდისა და ქრომატოგრაფიული ფრაქციონირების შემდეგ, ჩატარდა ულტრაიისფერ სხივებში მისი შთანთქმის სპექტრის დადგენა და შედარება მის სინთეზურ ანალოგთან.

როგორც სურ. 6.1-ზე ჩანს, ორივე წარმოდგენილი ნიმუშის სპექტრის პიკი ერთი და იმავე ტალღის სიხშირის შემთხვევაში დაფიქსირდა. ბუნებრივია, რომ ამ მახასიათებლით ჩვენ შეგვიძლია დავადასტუროთ, რომ აღნიშნული ბუნებრივი ნივთიერება აუქსინებს მიეკუთვნება.



ыსურ. 6.1 ლემას ქსოვილებიდან გამოყოფილი აუქსინის ულტრაიისფერი შთანთქმის სპექტრი

A – სინთეზური აუქსინი, B - მცენარიდან გამოყოფილი აუქსინი



სურ.6.2. გამა-რადიაციის გავლენა ლემას ენდოგენური ფიტოჰორმონების ბიოლოგიურ აქტივიობაზე

A- საკონტროლო (დაუსხივებელი), B – დასხივებული (100 გრეი)

კვლევის შემდგომ ეტაპზე განხორციელდა მაიონიზებელი გამოსხივების გავლენის შესწავლა ლემას ფოთლების ენდოგენური ფიტოჰორმონების ბიოლოგიურ აქტივობაზე. როგორც სურ. 6.2-დან ჩანს, მოყვანილი ორივე ჰისტოგრამა ხასიათდება როგორც სტიმულაციის, ისე ინჰიბირების ზონებით, კერძოდ, ინჰიბირების ზონა Rf-0,2 და Rf-09 და აქტივაციის ზონა Rf-0,1 და Rf-0,3-0,7, Rf-0,9-1. ამ თვალსაზრისით განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ზონებს Rf-ით 0,5-0,6, სადაც ლოკალიზებულია ენდოგენური ინდოლილ-ძმარმჟავა (იძმ). აქ დასხივებისას შეინიშნა ბიოლოგიური აქტივობის მკვეთრი ვარდნა, მაგალითად, ზონა Rf-ით 0,5 144,56%-დან შემცირდა 125,2%-მდე, ხოლო ზონა Rf-0,3-0,8 103,9%-დან გადავიდა ინჰიბირების ზონაში და შეადგინა 97,5%.

მთლიანობაში, მიღებული შედეგები გვიჩვენებს, რომ გამა-დასხივება 100 გრეი დოზით იწვევს ენდოგენური ფიტოჰორმონების, კერძოდ იძმ-ს, ბიოლოგიური აქტივობის 19,4%-ით კლებას. აღნიშნულ შედეგს თუ შევადარებთ ლემას ზრდის ინტენსივობას, აშკარაა ამ უკანასკნელის კორელაცია იძმ-ს აქტივობასთან, ხოლო ალკალოიდების ბიოსინთეზთან მიმართებაში სახეზე გვაქვს ამ ორი პროცესის საპირისპირო ურთიერთდამოკიდებულება.

ზემოაღნიშნულის ზოგადი ინტერპრეტაცია საშუალებას გვაძლევს გავაკეთოთ დასკვნა, რომ ალკალოიდების ბიოსინთეზის აქტივობისთვის ზრდის ინტენსივობა და მცენარეში მიმდინარე პირველადი მეტაბოლიზმის პროცესების აქტივობა (რომლის განზოგადებულ მაჩვენებელს აღნიშნულ შემხვევაში

აუქსინების ბიოლოგიური აქტივობა განსაზღვრავს) გარკვეულწილად ანტაგონისტურ მოვლენებს წარმოადგენენ.

დასკვნები

წინამდებარე ნაშრომში განხორციელებული კვლევის შედეგები შეიძლება ჩამოყალიბდეს შემდეგი დასკვნების სახით:

1. დადგენილია ლემას (*Datura stramonium, L*) თესვისწინა გამა-დამუშავების შედეგად მცენარის მეორეული მეტაბოლიზმის მიზანდასახული წარმართვის შესაძლებლობა. აღმოჩნდა, რომ ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ნაერთების ბიოსინთეზის აქტივობის გაზრდის ეფექტურ პრაქტიკულ ღონისძიებას წარმოადგენს თესლის 100 გრეი დოზით დასხივება; კერძოდ, აღნიშნული დოზით დასხივებისას მცენარეში ალკალოიდების შემცველობა საშუალოდ 41%-ით იზრდება;
2. ნაჩვენებია, რომ გამა-დასხივების მეშვეობით შესაძლებელია ლემას განვითარების ფაზების რეგულირება. მცენარის სპეციფიკიდან გამომდინარე, ამ გზით განსაზღვრული იქნება ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ნაერთების მისაღებად მიზანშეწონილი ფენოფაზების ფორმირების ვადები (ყვავილობის წინ, მესამე ფოთლის სტადია);
3. ლემას კულტურალური ქსოვილების მაგალითზე ნაჩვენები იქნა ქსოვილების ორგანიზაციის დონის მნიშვნელობა ალკალოიდების ბიოსინთეზის ინტენსივობისათვის. მიუხედავად ამ ქსოვილებში მიმდინარე მეორეული მეტაბოლიზმის დაბალი დონისა, გამა-რადიაციის მეშვეობით შესაძლებელია გაიზარდოს მათში ტროპანული ტიპის ალკალოიდების შემცველობა;
4. ნაჩვენებია, რომ გამა-რადიაციის (100 გრეი დოზით)

ზემოქმედება იწვევს ლემას ქსოვილებში თავისუფალი ამინომჟავების მნიშვნელოვან რაოდენობრივ მატებას; კერძოდ, მცენარის ინტაქტურ ქსოვილებში აღნიშნული მაჩვენებელი 264%-ით, ხოლო კულტურალურში 14%-ით იზრდება.

5. დადგენილია გამა-დასხივების გამოყენებით ისეთი მნიშვნელოვანი პროცესის მართვის შესაძლებლობა, როგორიცაა ცილის ბიოსინთეზი; აღმოჩნდა, რომ აღნიშნული პროცესი კორელაციურ კავშირშია სამკურნალო მცენარეების მეორეული მეტაბოლიზმის ინტენსივობასთან; კერძოდ, ალკალოიდების შემცველობის რაოდენობრივი მატება მიმდინარეობს ცილის ბიოსინთეზის დათრგუნვის ფონზე – 100 გრეი დოზით ზემოქმედებისას ცილების რაოდენობრივი მაჩვენებელი 88,3%-ს წარმოადგენს, ანუ 11,7%-ით ითრგუნება კონტროლთან მიმართებაში;

6. ფიტოჰორმონების ბიოლოგიური აქტივობა წარმოადგენს რა მცენარეში მიმდინარე მრავალი პირველადი მეტაბოლური პროცესის დონის განზოგადებულ მაჩვენებელს, ნაჩვენებია მათი (აუქსინები) როლი მეორეული მეტაბოლიზმის ინტენსივობის წარმართვაში; მიღებული შედეგების ინტერპრეტაციის საფუძველზე გაკეთებულია დასკვნა, რომ აღნიშნული პროცესები გარკვეულწილად ანტაგონისტურ ხასიათს ატარებენ;

ამრიგად, დამუშავდა სამკურნალო მცენარეების პროდუქტიულობის გაზრდის რადიაციული ხერხი, რომლის მეშვეობით შესაძლებელია გაუმჯობესდეს ფარმაკოლოგიურად მნიშვნელოვანი ნაერთების მიღებისათვის საჭირო ნედლეულის ხარისხი, რაც, თავის მხრივ, სამკურნალო მემცენარეობის ეფექტურობის ამაღლების საწინდარია.

გამოყენებული ლიტერატურა

1. Gogebashvili M.E., Ivanishvili N.I. The importance of integration level of plants for formation of their radioresistance. In Materials of International Workshop ISTC "Distent transfer of radionuklides in mountainous region", Tbilisi, Georgia, 2006. p.29-31.

2. Caldecott R. S., Smith L. Resuscitation of heat inaclivated seeds with X-ra-diation // J. Hered.— 1948.— 39, N 2,— P. 195—198.

3. Conger A . D., Randolph M. L., Sheppard C. W , Luippold H. J. Quantitative relation of RBE in Tradescantia and average LET of gamma-rays, X-rays, and 1,3-2,5- and 14,1 Mev fast neutrons // Radiat. Res.— 1958.— 9, N 5.— P. 525-547.

4. Dmitriум 4 P., Grodzinsky D M. Influence of ьоте radiosensitizers on gamma-ray-induced degradation of DNA in the blue-green alga, Anacystis nidulans// Hadiat. Bot.—1У74.— 14, N 1.— P. 11 — 15

5. Батыгин Н. Ф. Использование ионизирующей радиации при управлении жизнедеятельностью растений: Автореф. дисс... д-ра биол. наук.- Л., 1968.—36 с.

6. Богданов Ю. Ф. Число нитей в хромосоме, обнаруживаемых по перестройке хромосом, и радиочувствительность хромосом в корешках гороха на разных фазах митотического цикла // Информ. бюл. Науч. Совет по проблемам радиобиологии АН СССР.— 1967, № 10.— С. 49—53.

7. Кузин А. М. Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы.— М. : Атомиздат. 1977.— 134 с.

8. Михаэльсон К. Цитологический эффект хронического облучения γ-лучами и защитные свойства некоторых химических веществ в отношении хромосомных аберраций, вызванных действием излучения //Вопросы радиобиологии.— М., 1956.— С. 501—508.

9. Cleaver J. E., Bodell W. J., Park S. D. Repair deficient and hypersensitive diseases of man // Hadiation research: (Proc. 6th Intern. Congr. Radial. Res. June 1983) Tokyo : Toppan co, 1979.— P. 476—483.

10. Календо Г. С. Усиление поражающего действия ионизирующей радиации с помощью факторов, вызывающих кратковременную активацию обмена в клетках: Автореф. дис… д-ра биол. наук. – Киев, 1978.-44с.

11. Кутлахмедоа Ю. А., Гродзинский Д. М. Модификация радиоустойчивости многоклеточного организма видимым светом // Механизмы радиоустойчивости растений.— Киев, 1976.—С. 150—164.

12. Asato Y. Photorecovery of gamma-irradiated cultures of blue-given alga Anacystis nidulans// Radiat. Bot.— 1971.— 11, N 4.— P. 313-316.

13. Deenng R. A. Radiation .studies of Blastocladiella emersonu //Radiat. Res.- 1968.- 34, N 1.— P. 87-109.

14. Гродзинский Д.М. Радіобіологія. Киев. "Либідь" , 446с.

15. Гудков И.Н. Гетерогенность меристем как фактор, определяющий пострадиационное восстановление растения. Автореф. Дисс… д-ра биол наук. Киев, 1979.-45.

16. Араратян Л. А. Зависимость пострадиационного действия гетероауксина от его концентрации // Мутагенез растений.— Ереван, 1971.— Вып. 1.- С. 68-74.

17. Amla B., Кимаг A., Arya H.C. Auxins and vitamins as related to growth and chlorophyll development of gamma-ray irradiated Цьие of Arachis hy-pogaea in culture // Phytomorphology.— 1975.— 25, N 4.— P. 380—385.

18. Бак З., Александер П. Основы радиобиологии.— М. : Иад-во иностр. лит., 1963.— 500 с.

19. Кузин А. М., Каушанский Д. А. Прикладная радиобиология. – М.: Энергоиздат, 1981. –224с.

20. Сетлоу Р., Поллард Э. Молекулярная биофизика — М Мир, 1904 — 437с

21 Кузин А. М. Структурно-метаболическая гипотеза в радиобиологии.— М. : Наука, 1970.— 222 с.,

22. Кузин А. М. О различии ведущих молекулярных механизмом при действии γ-радиации на организм в больших и малых дозах // Изв. АН СССР.— 1980.— 6.— С. 883—890.

23. Кузин А. М Структурно-метаболическая теория в радиобиологии.— М. : Наука, 1986.— 285 с.

24. Schaeverbeke-Sacrc J. Evolution du contenu azote de tissus de tubercules de topianambour ayant subi une irradiation gamma // C. R. soc. biol.- 1977 (1978).— 171, N 6.- P.

25. Арман Л. А., Кочеткова Т. А., Измайлов С. Ф., Смирнов А. М. Изменение аминокислотного и углеводного обменов у проростков кукурузы посло облучения семян гамма-лучами // Физиолого-биохимические исследования растений.— Рта, 1978.—С. 128—134.

26. Гродзинский Д. М. Естественная радиоактивность растений и почв.— Киев : Наук, думка, 1965.— 216 с.

27. Гродзинский Д. М. Биофизика растения.— Киев : Наук, думка, 1972.— 256 с.

28. Frydenberg O., Sandfaer J. The vitality, productivity and radiosensitivity of recurrently irradiated barley populations // Radial. Bot.— 1965.— Suppl. S.- P. 175-183.

29. Iluystee R. van, Cherry J. H. Effect of X irradiation and postirradiation storage of peanut seed on nucleic acid metabolism in cotyledons // Radiat. Bot.— 1967.— 7, N 3.— P. 217—223.

30. Huystee R. van, Jachymczyk W., Tester C. P., Cherry J. H. X-irradiation effects on protein synthesis of messenger ribonucleic acid from peanut cotyledons // J Biol Chem — 1968 — 243, N 9.— P. 2315—2320.

31. Huystee R tan, Verma D. P S. The incorporation of leucine in cotyledons of control and irradiated peanut seeds (Arachis hypogaea L.) // Radiat. Bot.— 1969.— 9, N 4.— P. 323—329.

32. Ledoux L., G aland P., Huart R. Nucleic acid and protein metabolism of barley seedlings. III. Effect of X-rays//Radiat. Bot.—1962.—2, N 2.— P. 119-124.

33. Luttke A., Bonotto S. Starch accumulation in Acetabularia mediterranea after X-irradiation // Environ. Exp. Bol.— 1982.— 22, N 3.— P. 293—295.

34. Rose R., Posstngham J. Chloroplast growlh and replication in germinaling spinach colyledon.s following massive g-irradiation of Ihe seed // Plant Physiol.— 1976.— 57, N 1.— P. 41—46. 769. Walt her F., Hang A. Radiobiological investigations in cereals. VII. Relationship between radical content and radiosensitivity in caryopses of radiosensitive and radioresistant wheat cultivate // Radiat. Bot.— 1973.— 13, N 1.— P. 19-25.

35. Underbrink A. G., Sparrow A. H., Owens R. A. The fine structure of the alga Brachiomonas submarine Bohlin after X- and y-irradiation // Radiat. Bot.— 1909.— 9, N 4.— P. 241—250.

36. Gruher H. E. X-ray and prolem-induced ullrastructural changes in dividing Chlamydomonas remhardn // Radiat. Res.— 1978.— 73, N 1.— p. 137— 159

37. Ианорска Н., ИакърОжиева II. Някои цитологичви изменения и нромепи в нероксидазната и ИОК-оксидааната активност при калусни п.кипи от грах след облчваие с γ-лъчи // Физиология растений / БНР.— 1975.— 1, № 3— С. 36—43.

38. Кипнис Е. А., Забенькова К. И., Володин В. Р. Влияние предпосевного облучения семян на величину активности АТФ-фазы в растениях кукурузы разной радиочувствительности // Информ. бюл. Науч. совета но пробл. радиобиологии АН СССР.— 1977, № 20.— с. 77—79.м

39. Ловкова М. Я. Биосинтез и метаболизм в растениях // Академия Наук СССР, Издательство "Наука", Москва 1981, 169с.

40. Spencer I. D. Biosynthesis of alkaloids. – In: Chemistry of the alkaloids. N. Y. etc., 1970, p. 669-718.

41. Spencer I. D. Biosynthesis of alkaloids and of other nitrogenous secondary metabolotes. – In: Comprehensive biochemistry/Ed. M. Florkoin, E. Stotz. Amsterdam; New York: Elsevier, 1968, vol. 20, p. 231-396.

42. Leete E., Marion L., The biosynthesis of alkaloids. XII. The mode of formation of the tropane base of hyoscyamine. – Canad. J. Chem., 1954b, vol. 32, N 12, p. 1116-1123.

43. Фаулер М.В. Экономические аспекты промышленного культивирования клеток растенийю В сб:»Биотехнология сельскохозяйственных растений, Москва, «Агропромиздат» 1987, с. 9-42.

44. Леви А., Сикевич Ф. Структура и функции клеток. М. Наука, 1971. 578с.

45. Ловкова М. Я. Биосинтез алкалоидов группы никотина. – Усп. биол. хим., 1971, т.12, с.268-288.

46. Ловкова М. Я., Бузук Г. Н., Гринкевич Н. И. Изменчивость алкалоидного спектра на ранних стадиях развития. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1980а, №1, с. 111-118.

47. Лукнер М. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М. Мир, 1979. 512 с.

48. Robinson T. he biochemistry of slkaloids. B etc.: Springer-Verl., 1968. 135 p.

49. Mothes K., Schutte H. Biosynthese der alkaloide. B.: VEB Dtsch Verl. Wiss., 1969, 703 S.

50. Shamma M., Monion J. Isoquinoline alkaloids research. N. Y.: Plenum Press, 1978, 700 p.

51. Леви А., Сикевич Ф. Структура и функции клеток. М. Наука, 1971. 578с.

52. Браунштейн А. Е. Процессы ассимиляции и диссимиляции азота и некоторые черты их эволюции. – В кн. Возникавение жизни на Земле/Тр. Междунар. симпоз. М. Изд-во АН СССР, 1959, с. 526-543.

53. Грин Д., Голдберг Р. Молекулярные аспекты жизни. М. Мир, 1968, 400с.

54. Mothes K., Richter I., Stoll K., Groger D. Physiologische Bedingungen der Alkaloid Synthese bei Catharanthus roseus G. Don. – Naturwissenschaften, 1965, Bd. 52, N 12/15, S. 431.

55. Ильин Г. С. Образование никотина при прорастании семян табака. – В кн. Тр. Гос. ин-та табаковедения. Краснодар, 1929, вып. 57, с. 17-24.

56. Dobberstein R., Edwards I., Schnarting A. The sequential apperance and metabolizm of alkaloids in Heimia salicifolia. – Phytochemistry, 1975, vol. 14, N8, p. 1769-1775.

57. Орехов А. П. Химия алкалоидов. М. Изд-во АН СССР, 1955. 819 с.

58. Repke D., Mandell D., Thomes J. Alkaloids of acacia baileyana. – Lloydia, 1973, vol. 36, N2, p. 211-213.

59. Базилевская Н. А. Теоретическая основы селекции растений. М. Сельхозгиз, 1935. 88 с.

60. Ловкова М. Я., Миножединова Н. С., Ильин Г. С. Алкалоидный спектр в онтогенезе диких видов рода Nicotiana. – Изд-во АН СССР. Сер. биол., 1975, №4, с. 603-608.

61. Ловкова М. Я., Миножединова Н. С., Ильин Г. С. Алкалоидный спектр на разных стадиях развития Nicotiana glauca. – Изд-во АН СССР. Сер. биол., 1976, №3, с. 455-458.

62. Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза растений. – М. Изд-во АН СССР, 1958. 79 с.

63. Хавкин Э. Е. Индуцированный синтез ферментов в процессах роста и морфогенеза растений. – М. Наука, 1969. 168 с.

64. Гогебашвили М, Иванишвили Н, Пхаладзе Л, Попиашвили Н. Радиорезистентность каллусной ткани при культивировании в условиях *in vivo* и *in vitro.* Тезисы докладов IV международного съезда по радиаци-онным исследованиям (Радио-биология, радиоэколо-гия, радиационная безопасность). Россия, Москва, 2001, том-I, с.32.

65. Robers J., Floss H. Induction by tryptophan of the enzymes of ergot alkaloids biosynthesis. – Nova acta. leopold., suppl., 1976, vol. 7, p. 243-267.

66. Krupinski V., Robers J., Floss H. Physiological study of ergot: induction of alkaloid synthesis by tryptophan at the enzymatic level. - J. Bacteriol., 1976, vol. 125, N1, p. 158-165.

67. Furmanova M., Rapezewska L. Amstonia tebernae montana Walter (Apocynaceae) in tissue culture growth and alkaloid production. – Acta pol. pharmacol., 1977, vol. 34, N2, p. 215-219.

68. Hamon N. W., Youngken H. W. The metabolizm of tritiated atropine in Datura innoxia. Lloydia, 1971, vol. 34, N2, 199-203.

69. Meyer E., Barz W. Degradation of phenethylamines in plant cell suspension cultures. – Planta med., 1978, vol. 33, N4, p. 336-344.

70. Каушанский Д.А., Кузин А.М. 1984 Радиационно-биологическая технология. Москва, “Энергоатомиздат” с.151

71. Андрейченко С. В. Реакции генеративной системы растений на гамма-облучение пыльцы : Авюреф. дне. канд биол. наук /Ин-т пробл. онкологии АН УССР.— Киев, 1984.— 26 с.

72. Андрейченко С.В, Гродзинский Д. М. Опыляющая способность и ростовые свойства пыльцевых зерен поело γ-облучения // Физиология и биохимии культ, растении.— 1983.— 15, № 2.— С. 148—152.

73. Андреиченко С. В., Гродзинский Д. М. Использование γ-облученная пыльцы для переноса генов у петуньи гибридной // Докл. АН СССР.— 1986.— 288, .V 5.— С. 1233—1236.

74. Араратян Л. А. Зависимость пострадиационного действия гетероауксина от его концентрации // Мугагеиез растений.— Ереван, 1971.— Вып. 1.— С. 68—74.

75. Арман Л. А., КочетковаТ. А., Измаилов С. Ф., Смирнов А. М. Изменение аминокислотного и липидного обменов у проростков кукурузы после облучения семян гамма-лучами // Физиолого-биохимические исследования растений.— Рига, 1978.— С. 128—134.

76. Володин В. Г., Гордей II. А. Влияние кофеина на выход аберраций хромосом в облученных проростках кукурузы различной радиочувсвительности // Информ. бюл. Науч. совета по пробл. радиобиологии АН СССР.— 1975.— Вып. 18.— С. 57—59.

77. 35. Володин В. Г., Гордей И. А. Влияние кофеина на цитогоиетический эффект облучения семян полиплоидного ряда пшениц // Радиобиология. — 1976.— 16, № 6.- С. 911-913.

78. Власюк П. А., Гродзинский Д. М., Гудков И. Н. Ионы тяжелых металлов как радиопротекторы при лучевом поражении растений // Радиобиология. — 1966.— 6, вып. 4.— С. 591 — 597.

79. Ганасси Е. Э. Радиационное повреждение и репарация хромосом.— М, : Наука, 1976.— 103 с.

80. Ганасси Е. 9., Заичкина С. И., Аптикаева Г. Ф. Изучение модифицирующего действия кофеина и хлорамфеникола на лучевое поражение хромосом проростков *Vicia faba* // Радиобиология.— 1973.— 13, вып. 4.— С. 606—610.

81. Глазурина А. Н. Действие радиации на луковицы гиацинта в разные сроки развития //Бюл. Гл.бот. сада АН СССР.— 1979.—№ 114.— С. 64—69.

82. Голикова О. П., Гродзинский Д. М. Нарушение ДНК-матрицы и лучевое поражение растений//Докл. АН СССР.— 1971.— 198, № 5.—С. 1207— 1210.

83. Голикова О. П., Миронюк Т. И. Синтез ДНК в корнях гамма-облученных проростков бобовых растений в пострадиационный период // Физиология и биохимия культ, растений.— 1977.— 9, № 4.— С. 398—405.

84. Граевский Э.Я, Тарасенко А. Г. Тиольная концепция радиочувствительности // Радиобиология.— 1972.— 12, вып. 5.— С. 483—492.

85. Григорьев II. Н., Шахбазов В. Г. Модификация генетического эффекта гамма-облучения электрическим током // Генетика, 1983.— 19, № 1.— С. 64— 67.

86. Гродзинский Д. М. Методики применения радиоактивных изотопов в биологии.— Киев: Изд-во УАСХН, 1962.— 171 с.

87. Гродзинский Д. М. Биофизика растения.— Киев : Наук, думка, 1972.— 256 с.

88. Гродзинский Д. М. Надежность биологических систем и эволюция //Надежность клеток и тканей (Материалы Всесоюзн. коиф. «Надежность клеток в тканей», Канен, май 1977 г.).— Киев, 1980.— С. 6—15.

89. Гродзинский Д. М., Белецкая Е. К., Хилько Т. Д. О чувствительности клеточной, популяции апикальной меристемы стебля озимой пшеницы к воздействию низких температур // Физиология и биохимия культ, растений. — 1981.- 13, № 3.- С. 269-273.

90. კომერნიცკი ნ.ა., კუდრიანოვი ლ.ვ., ურანოვი ა.ა. მცენარეთა სისტემატიკა, თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, თბილისი 1973. გვ. 806.

91. Задорожный А.М., Кошкин А.Г., Шретер А.И. Справочник по лекарственным растениям. Изд. «Лесная промышленность», 1988 с.414.

92. Юнусов С. Ю. Алкалоиды, Ташкент, 2001, 413с.

93. მ. გოგებაშვილი, ჯ. მანჯგალაძე, გ. მაჭარაშვილი,ფ. დედული, ზოგიერთი რადიობიოლოგიური ეფექტის გამოყენება მცენარეთა ბიოტექნოლოგიაში. რესპუბლიკური კონფერენციის “ბიოტექ-ნოლოგიის პერსპექტივები საქართველოს სოფლის მეურნეობაში”- მასალები. აგრარული ბიოტექნოლოგიის ს/კ ინსტიტუტი. თბილისი. 1993, გვ.37-38.

94. Плешков Б.П. (1968), Практикум по биохимии рястении. Москва, Изд. «Колос», с.3-12.

95. Deveny T., Gergely J. (1974), Amino acids, peptides and proteins. Amsterdam – London – NewJourk.

96. Хачидзе О. Т. Азотистые вещества виноградной лозы. – Тбилиси: Мецниереба, 1976, - 196с.

97. Петербургский А.В. (1968), Практикум по агрохимической химии. Изд. «Колос», Москва. С.99-110.

98. Ахрем А.А., Кузнецова А.И. Тонкослойная хроматография, изд. «Наука» Москва 1964, с.175.

99. Полякова Е.Н. Выделение, идентификация и количественная оценка содержания индолил уксусной кислоты и некоторых других индольных веществ. / В сб. Методы определения фитогормонов и фенолов в семенах. – Л. Наука, 1979- с. 12-29.

100. Кефели В.И., Турецкая Р.Х., Коф Э. М. Власов П. В. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. / В кн. Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. – М. Наука, 1973, с.7-21.

101. Кефели В. И., Турецкая Р. Х., Коф Э. М., Власов П. В. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. В кн.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. -–М.: Наука, 1973. – с.7-21.

102. Leete E. (1979), Biosynthesis and metabolism of the tropan alkaloids – Planti met., vol.36, N2, p.97-112.

103. Sasson A. (1985), Biotechnologies: challenges and promises. 410p.

104. ღოღობერიძე მ., კვესიტაძე გ. (1986), მცენარეულ უჯრედთა და ქსოვილთა იზოლირებული კულტურა, წიგნში: ბიოტექნოლოგიის საფუძვლები. ვ.151-171.

105. Бутенко Р.Г. (1964), Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растенийю – М. Наука – 270с.

106. Преображенская Е.И. Радиоустойчивость семян растений, Москва, Атомиздат 1971.

107. Губин Б. А. Проблемы физиологии в современном растениеводстве. Москва, «Колос», 1979, с.301.

108. Савин В. Н. Действие ионизирующего излучения на целостный растительный организм. М. Атомиздат 1981, 120 с.

109. Гудков И. Н., Фиалкова Е. О. Фитогормональная регулация радиоустойчивости растений. Информ. бюл. Науч. совета по пробл. радиобиологии АН СССР. –1984. –Вып. 29.-с. 43-45.

110. Фуксман И. Л. Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений: Автореф. дисс. докт. биол. наук. СПб., 1999, 42с.

111. Копылов В. А., Кузин А. М., Печников Н. В., Волкова Т. В. Восстановление радиационных повреждений у гамма-облученных семян. Радиотоксины, их природа и роль в биологическом действии радиации высокой энергии. – М., 1966. – с. 97-102.

112. Gogebashvili M., Ivanishvili N., Pkhaladze L., Popiashvili E., Popiashvili N., Dynamics of changes of the sizes of calluses cells at a gamma-irradiation of plant tissues culture. საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მოამბე, 168, №3, 2003წ. გვ.559-561.

113. Гудков И. Н. Гетерогенность образовательных тканей высших растений и ее роль в радиоустойчивости. Системы надежности клетки. – Киев, 1977.- с.118-133.

114. Гудков И. Н., Гродзинский Д. М. Роль асинхронности кдеточных делений и гетерогенности меристемы в радиоустойчивости растений. Механизмы радиоустойчивости растений. – Киев, 1976. – с. 110-137.

115. Батыгин Н.Ф. Использование ионизирующей радиации при управлении жизнедеятельностью растений: Автореф. дисс… доктора биол. наук. Л 1968. 36 с

116. Гродзинский Д. М., Гудков И. Н. Защита растений от лучевого поражения – М.: Атомиздат, 1973. –231с.

117. Андрейченко С. В., Гродзинский Д. М. Опыляющая способность и ростовые свойства пыльцевых зерен после γ–облучения. Физиология и биохимия культю растений. – 1983. – 15, №2. – с.148-152.

118. Csaba Szantay Rsolution, chiral synthesis or what? Studies in alkaloid chemistry. Pure Appl. Chem., Vol. 71, N6, pp. 1105-1108, 1999.

119. Бутенко Р. Г. Биотехнология сельскохозяйственных растений. Пер. с англ. В. И. Негрука, С предисл. М.: Агропромиздат, 1987. – 301с.

120. S. H. Mantell, H Smith. Plant biotechnology. Cambridge University Press. London, 1987, 25-28.

121. U. Been, N.Kaltenborn. Report of meeting of the Nordic Society for Radiation Research and Radiation Technology. Lyngby; Risoe, Denmark. 1971, 8-9 p.

122. A.A. Akhrem, A. I.Kuznecova. Thin-layer Chromatography. Moscow, “Nauka”, 1984, 8-175. (Rus.)

123. Никитина В. С. Поиск новых подхолов в физиолого-биохимическом исследовании лекарственных растений. в ж.: Вестник Башкирского университета, 2001, № 2(II), с.110-113.

124. Гродзинский Д. М. Радиобиология растений. Киев, "Наукова думка", 1989, 380 с.

125. Благовещенский А.В. (1958), Биохимия обмена азотосодержащих веществ у растении. М. Изд. Академии Наук СССР. С.93-112.

126. Ли Д.Э. (1963), Действие радиации на живые клетки. – Москва – Госатомиздат. 288с.

127. Окада Ш. (1974)б Радиационная биохимия клетки. – Москва. Мир, 407с.

128. Окада Ш. Радиационная биохимия клетки. Издательство "Мир", Москва, 1974, 407с.

129. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. Москва "Мир", 1984, 511с.

130. Сассон А. Биотехнология: свершения и надежды, Москва "Мир", 1987, 404 с.

131. Линдси К., Йомэн М.М., Новые экспериментальные системы для изучения синтеза вторичных метаболитов с использованием культуры тканей растений. в кн.: Биотехнология сельскохозяйственных растений, Агропромиздат, 1987, с.43-63.

132. Muir R.M., Hansch C. On the mechanisms of action of growth regulators. – "Plant Physiol " 1953, v.28, #2,p. 218-232.

133. Goldsmith M.H.M Transport of growth regulators – In The physiology of plant growth end development . 1969, p.125-162.

134. Гамбург К.З Влияние разных ауксинов на рост тканей табака и сои в суспензионной культуре. – Докл. Академии наук 1972б т.202.N3, с.714-717.

135. Staus J., Gerding K.R Auxsin oxidase and growth control in tissue cultures of Ephedra – "Plant physiol" 1963, v.38, N6, p.621-627.

136. Faludi B., Gurujan I. Faludi-Daniel A., Pascery M. Molecular structure and timorous growth inducing effect of chlorosubstituted phenosiacetic acids in potato tissue culture – "Acta biol hund" 1965, v.15,N3, p.321-329.

137. Gortner W.A., Kent M., Suzerlend G.K. Ferulic acids in pineple tissue modifiers indolilacid oxidase. -"Nature"1958, v.181. p.630-631.

138. Reinhard E., G. Gorduan, O.H. Volk. Uber Gewebekulturen von Ruta graveolens. Planta med., 16,1. 1968.

139. Sugano N., Hayashi, Dinamic interreiation of cellular ingredients relevant to the biosynthesis of anthocyanin during tissue culture of carrot aggregen. Bot. mag. Tokyo, 80, 953. 1967.

140. Ball E. Production of a group of anthocyanin in callus culture under influence of an auxin. Plant physiol., 42. 1967.

141. Bergmann A., Bergmann L., Aktivierung der Biosintehese von Thiamin in Calluskulturen von *Nicotiana tabacum* in Licht. Planta, 79, 1. 1968.

142. Hildebrandt et al. Growth of edible chlorophyllous plant tissues in vitro. Am. J. Bot., 50, 3, 1963; Venketeswaran S., Studies on the isolated of green pigmented callus tissue of tobacco and the continued maintenence in suspension cultures. Phisyiol. Plant. 18, 3. 1965.