

7. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein—dye binding // *Analyt. Biochem.*— 1976.—72, N 2.— P. 248—254.
8. Яровая О. В., Разин С. В. Два типа участков прикрепления ДНК к ядерному скелету в клетках асцитной карциномы Эрлиха // *Молекуляр. биология.*— 1983.—17, № 2.— С. 303—313.
9. Чернохвостов В. В. Белки, прочно связанные с ДНК, и их роль в организации участков прикрепления ДНК к скелетным структурам хромосомы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1985.—23 с.
10. Douvas A. S., Harrington C. A., Bonner J. Major nonhistone proteins of rat chromatin: preliminary identification of myosin, actin and tropomyosin // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*— 1975.—72, N 10.— P. 3902—3906.
11. Nakayasu H., Ueda K. Association of actin with the nuclear matrix from bovine lymphocytes // *Exp. Cell Res.*— 1983.—143, N 1.— P. 55—62.
12. Wunderlich F., Herlan G. A reversibly contractile nuclear matrix: its isolation, structure and composition // *J. Cell Biol.*— 1977.—73, N 2.— P. 271—278.

Всесоюз. онкол. науч. центр АМН СССР, Москва

Получено 11.03.87

УДК 577.112.5

ТРИПТИЧЕСКИЕ ПЕПТИДЫ КАТАЛАЗЫ ГРИБА *PENICILLIUM VITALE*.

3. СТРОЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПЕПТИДОВ

Н. М. Гусак, Т. Л. Левитина, С. А. Атепалихина,
М. Т. Кириленко, Л. В. Гудкова, Э. А. Козлов

Введение. Первичная структура каталазы гриба *P. vitale* изучалась методом рентгеноструктурного анализа с разрешением 0,2 нм. Так называемая «рентгеноструктурная» последовательность опубликована в 1986 г. [1]. Настоящее сообщение является продолжением серии работ по выяснению первичной структуры каталазы *P. vitale* химическими методами. Предполагалось [2], что при наличии опубликованной «рентгеноструктурной» аминокислотной последовательности каталазы для определения ее полной первичной структуры химическими методами достаточно будет установить строение триптических пептидов. В первых двух сообщениях [2, 3] нами описано разделение указанных соединений; в частности, было выделено 60 пептидов и определен их аминокислотный состав. В этой работе представлены данные, касающиеся частичной или полной аминокислотной последовательности 55 пептидов, насчитывающих в сумме 384 аминокислотных остатка.

Материалы и методы. Триптические пептиды расщепляли химотрипсином (Ch) и термוליзином (Th) в 0,2 н. NH_4HCO_3 в течение 6 ч при 37 °С. Смеси полученных пептидов разделяли высоковольтным электрофорезом в электролитах ЭФ1 и ЭФ2 и хроматографией в системе БХ [4] на бумаге FN 17 («Filtrak», ГДР). N-концевую аминокислоту и N-концевую последовательность определяли методом Эдмана в сочетании с дансильрованием [5]. DNS-аминокислоты идентифицировали на пластинках с тонким слоем полиамида по методу [6] в модификации Решетова и др. [7]. Аминокислотный состав определяли на анализаторе ААА-331 (ЧССР), как описано ранее [4]. Триптофан идентифицировали по реакции Эрлиха [8], амиды — по подвижности пептида при электрофорезе в электролите ЭФ1 [4]. Пептидное картирование триптического гидролизата проводили по описанному методу [9].

Результаты и обсуждение. Дополнительно к опубликованным ранее данным [2, 3] в настоящем сообщении приводится строение еще пяти пептидов Т55—Т59, полученных методом пептидного картирования триптического гидролизата каталазы. Ниже выписана частичная

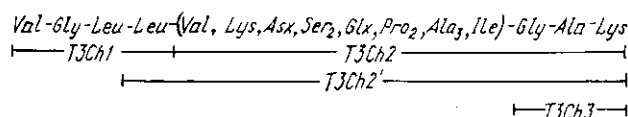
или полная аминокислотная последовательность некоторых ранее выделенных триптических пептидов. Стадии деградации по Эдману обозначены стрелкой под последовательностью. Другие детали выяснения строения индивидуальных пептидов обсуждаются после приведенного списка.

- T3. Val-Gly-Leu-Leu(Lys, Asx, Ser₂, Glx, Pro₂, Ala₃, Val, Ile)-Gly-Ala-Lys
 T5. Gly-(Asn, Gln₂, Pro, Ile, Leu)-Gly-Phe-Arg-Pro-(Asn, Pro)-Arg
 T6. Gly-Glu-Asp-(Ser, Pro, Ala₃, Val₂, Ile, Leu)-Lys
 T7. Gln-(Asn, Thr, Gln, Gly, Ala, Val)-Lys
 T8. Asx-Gly-Ala-Gly-Glx-(Asx, Pro₂, Met, Ile, Leu, Phe)
 T9. Gly-Val-Asx-Phe-Thr-Glx-Asx-Pro-Leu-Leu-Gln-Gly-Arg
 T10. Phe-Ala-Val-Asx-Glx
 T11. Gly-Ser-Asx-Ala-Leu-(Ser, Glx₂, Gly)-Ile-Ser-Glx-Arg
 T12. Glx-Val-Thr-Glx-Gly-Ile-(Pro₂, Val₂, Ile, Leu₂)-Lys
 T13. Gly-Ser-Ala-Asp-Thr-Ala-Arg
 T14. Ala-Tyr-Ser-Asn-Thr-Glu-Pro-Asn-Lys
 T15. Ala-Ser-Phe-(Thr, Glx₃, Val)-Trp-Gly-Ala-Lys
 T16. Gln-(Thr₂, Ser, Pro, Phe)-Lys
 T18. Asp-Ile-Lys
 T19. Leu-Asp-Leu-Gly-Lys
 T20. Thr-Ala-(Ser, Gly)-Lys
 T21. Gly-(Ala, Val)-Leu-Gly-Lys
 T22. Phe-Asn-(Thr, Ser, Gln, Val)-Lys
 T23. Trp-Gly-Leu-Glu-Gly-Lys
 T24. Gly-Ser-Pro-Lys
 T25. Gly-Leu-Gln-Gly-Lys
 T26. Ala-Pro-Ile-His-Asx-Asx-Asx-Arg
 T27. Glu-Lys
 T28. Thr-Pro-Lys
 T29. Gln-(Asx, Pro₂, Leu)-Arg
 T30. Val-Pro-Glu-Arg
 T31. Phe-Gly-Phe-Asp-(Pro, Leu)-Leu-Thr-Asp-Lys
 T32. Asx-Ala-Phe-Met-Asx-Arg
 T33. Met-(Thr₂, Glu, Pro, Phe)-Arg
 T34. Gly-Phe-Phe-Thr-Ala-Pro-Glu-Arg
 T35. Val-Ala-Lys
 T36. Gln-Val-Leu-(Thr, Ser, Gly, Ala)-Met-(Arg, Asx, Thr₂, Gly, Pro, Met, Phe₂)-Arg
 T37. Ser-Ser-Val-Val-Arg
 T38. Phe-Ser-Thr-Val-Ser-Gly-Ala-Arg
 T39. Leu-Phe-Ser-Tyr-Leu-Asp-Thr-Gln-Leu-Asn-Arg
 T40. Gln-(Asn, Met, Leu)-Arg
 T41. Leu-(Asx₂, Thr, Ser, Glx₂, Gly, Ala, Val, Leu, Trp, Phe)-Lys
 T42. Ala-Leu-Lys
 T43. Asp-Val-His-Gly-Phe-Ala-Thr-Arg
 T44. His-Arg
 T45. Leu-Val-Lys
 T46. Thr-Lys
 T47. Phe-(Asp, Leu)-Arg
 T48. Phe-Asp-Glu-(His, Glu)-Arg
 T49. Leu-Gln-Arg
 T50. Ile-Gln-Arg

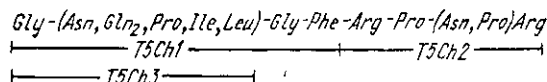
- T51. Phe-Gly-Val-Asn-Gly-Phe-Val-His-Thr-Arg
 T52. Phe-Ser-Thr-Arg
 T53. Phe-(His, Pro, Leu)-Arg
 T54. Phe-(His, Ser, Trp)-Lys
 T55. Asn-Gln-Lys
 T56. Asn(His, Pro, Ile)-Arg
 T57. (Asn, Gln, Val, Leu)-Arg
 T58. Ala-(His, Ala, Val)-Arg
 T59. Phe-Gly-Lys

Пептид T3 расщепляли химотрипсином. Было выделено два индивидуальных пептида (T3Ch1, T3Ch3) и смесь двух пептидов (T3Ch2 + T3Ch2'). В этом случае и далее составы пептидов, полученных расщеплением исходных соединений химотрипсином или термолизинном, приведены в таблице. Строение пептида T3Ch1: Val-Gly-Leu-Leu, T3Ch3: Gly-Ala-Lys.

Схема реконструкции пептида T3:



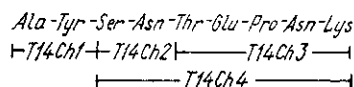
Пептид T5. После расщепления T5 химотрипсином получено три пептида T5Ch1—T5Ch3. Строение пептида T5Ch2: Arg-Pro-(Asn, Pro)-Arg. Последовательность Arg-Pro предполагается на основании того, что связь по второму остатку аргинина в пептиде T5 не гидролизуеться трипсином:



Пептид T9. Из химотриптического гидролизата T9 выделено пять пептидов T9Ch1—T9Ch5. T9Ch1: Gly-Val-Asx-Phe, T9Ch3: Leu-Gln-Gly-Arg, T9Ch4: Gly-Val-Asx-(Asx, Thr, Glx, Pro, Leu₂, Phe), T9Ch5: Gln-Gly-Arg. В пептидах T9Ch3 и T9Ch5 на второй и первой стадиях соответственно N-концевые аминокислоты не определяются и далее деградация по Эдману не идет. Мы предполагаем, что на этих местах в пептидах расположены остатки глутамина, зациклизовавшиеся в пирролидонкарбоновую кислоту.

Пептид T11 расщепляли термолизинном. Выделено три пептида. T11Th1: Gly-(Asx, Ser, Ala), T11Th2: Leu-(Ser, Glx₂, Gly), T11Th3: Ile-Ser-Glx-Arg.

Пептид T14. После расщепления химотрипсином получили четыре пептида. T14Ch1: Ala-Tyr, T14Ch2: Ser-Asn, T14Ch3: Thr-Glu-Pro-Asn, T14Ch4: Ser-(Asx, Thr, Glx, Pro)-Asn. Схема реконструкции пептида T14:



Пептид T15 окрашивается реактивом Эрлиха на триптофан. После расщепления химотрипсином получено два пептида. T15Ch1: Ala-Ser-Phe, T15Ch2: Gly-Ala-Lys. Как видно из структуры пептида T15, пеп-

Аминокислотный состав триптических, химо триптических и термолитических пептидов
 Amino acid composition of tryptic, chymotryptic and thermolytic peptides

Аминокислота	T55	T56	T57	T58	T59	T3Ch1	T3Ch2+T3Ch3
Lys	1,0(1)	—	—	—	1,0(1)	—	2,0
His	—	0,8(1)	—	1,0(1)	—	—	—
Arg	—	1,0(1)	1,0(1)	1,0(1)	—	—	—
Asp	0,6(1)	0,6(1)	1,0(1)	—	—	—	0,9
Thr	—	—	—	—	—	—	—
Ser	—	—	—	—	—	—	1,3
Glu	1,0(1)	—	1,0(1)	—	—	—	1,0
Pro	—	1,1(1)	—	—	—	—	1,5
Gly	—	—	—	—	1,0(1)	1,0(1)	0,8
Ala	—	—	—	1,0(1)	—	—	3,2
Val	—	—	0,9(1)	0,8(1)	—	1,0(1)	1,0
Met	—	—	—	—	—	—	—
Ile	—	0,9(1)	—	—	—	—	1,0
Leu	—	—	1,0(1)	—	—	2,0(2)	0,5
Tyr	—	—	—	—	—	—	—
Phe	—	—	—	—	0,6(1)	—	—
Trp	—	—	—	—	—	—	—
Всего:	3	5	5	4	3	4	

Аминокислота	T9Ch4	T9Ch5	T11Th1	T11Th2	T11Th3	T14Ch1	T14Ch2
Lys	—	—	—	—	—	—	—
His	—	—	—	—	—	—	—
Arg	—	1,0(1)	—	—	1,2(1)	—	—
Asp	1,9(2)	—	1,1(1)	—	—	—	1,0(1)
Thr	1,0(1)	—	—	—	—	—	—
Ser	—	—	0,8(1)	0,7(1)	0,8(1)	—	1,0(1)
Glu	1,3(1)	0,9(1)	—	2,1(2)	0,8(1)	—	—
Pro	1,0(1)	—	—	—	—	—	—
Gly	1,0(1)	1,1(1)	0,9(1)	1,1(1)	—	—	—
Ala	—	—	1,1(1)	—	—	1,1(1)	—
Val	1,0(1)	—	—	—	—	—	—
Met	—	—	—	—	—	—	—
Ile	—	—	—	—	1,0(1)	—	—
Leu	1,6(2)	—	—	1,0(1)	—	—	—
Tyr	—	—	—	—	—	0,9(1)	—
Phe	0,8(1)	—	—	—	—	—	—
Trp	—	—	—	—	—	—	—
Всего	10	3	4	5	4	2	2

Аминокислота	T31Ch1	T31Ch2	T32Th1	T34Ch1	T34Ch2	T36Ch1	T36Ch2
Lys	1,0(1)	1,0(1)	—	—	—	—	—
His	—	—	—	—	—	—	—
Arg	—	—	1,0(1)	—	1,0(1)	—	—
Asp	2,3(2)	1,0(1)	1,0(1)	—	—	0,9(1)	0,7(1)
Thr	1,0(1)	1,0(1)	—	—	1,0(1)	0,8(1)	1,1(1)
Ser	—	—	—	—	—	1,2(1)	1,1(1)
Glu	—	—	—	—	1,0(1)	0,9(1)	—
Pro	1,0(1)	—	—	—	1,0(1)	—	—
Gly	—	—	—	1,1(1)	—	1,0(1)	1,1(1)
Ala	—	—	—	—	1,0(1)	1,1(1)	1,0(1)
Val	—	—	—	—	—	0,7(1)	—
Met	—	—	0,4(1)	—	—	—	—
Ile	—	—	—	—	—	—	—
Leu	1,7(2)	—	—	—	—	1,1(1)	—
Tyr	—	—	—	—	—	—	—
Phe	—	—	1,0(1)	1,7(2)	—	—	—
Trp	—	—	—	—	—	—	—
Всего	7	3	4	3	5	8	5

T3Ch3	T5Ch1	T5Ch2	T5Ch3	T9Ch1	T9Ch2	T9Ch3
1,0(1)	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	2,1(2)	—	—	—	1,0(1)
—	1,1(1)	1,0(1)	0,9(1)	1,2(1)	1,0(1)	—
—	—	—	—	—	0,9(1)	—
—	—	—	—	—	—	—
—	1,9(2)	—	1,7(2)	—	1,1(1)	1,2(1)
—	1,5(1-2)	1,4(1-2)	1,4(1-2)	—	1,0(1)	—
1,0(1)	1,9(2)	—	1,0(1)	1,0(1)	—	1,0(1)
1,0(1)	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1,1(1)	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	1,0(1)	—	1,0(1)	—	—	—
—	1,2(1)	—	1,3(1)	—	1,0(1)	1,1(1)
—	—	—	—	—	—	—
—	0,8(1)	—	—	0,8(1)	—	—
—	—	—	—	—	—	—
3	9-10	4-5	7-8	4	5	4

T14Ch3	T14Ch4	T15Ch1	T15Ch2	T21Ch1	T21Ch2	T23Th1
—	—	—	1,0(1)	—	1,0(1)	1,0(1)
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
1,0(1)	2,0(2)	—	—	—	—	—
0,8(1)	0,9(1)	—	—	—	—	—
—	0,9(1)	0,9(1)	—	—	—	—
1,1(1)	1,1(1)	—	—	—	—	0,8(1)
1,0(1)	1,0(1)	—	—	—	—	—
—	—	—	1,1(1)	1,2(1)	1,0(1)	1,2(1)
—	—	1,0(1)	0,9(1)	1,0(1)	—	—
—	—	—	—	0,8(1)	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1,0(1)	—	1,0(1)
—	—	—	—	—	—	—
—	—	1,0(1)	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
4	6	3	3	4	2	4

T39Ch1	T39Ch2	T43Ch1	T43Ch2	T51Th1	T51Th2	T51Th3+T51Th3'
—	—	—	—	—	—	—
—	—	0,8(1)	—	—	—	1,1
—	1,0(1)	—	1,0(1)	—	—	0,9
1,3(1)	1,0(1)	1,0(1)	—	—	0,7(1)	—
0,6(1)	—	—	1,0(1)	—	—	1,1
0,6(1)	—	—	—	—	—	—
1,2(1)	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
—	—	1,2(1)	—	1,1(1)	1,3(1)	—
—	—	—	0,9(1)	—	—	—
—	—	1,1(1)	—	—	1,0(1)	1,1
—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—
2,2(2)	—	—	—	—	—	—
0,8(1)	—	—	—	—	—	—
—	—	0,8(1)	—	0,9(1)	—	0,6
—	—	—	—	—	—	—
7	2	5	3	2	3	—

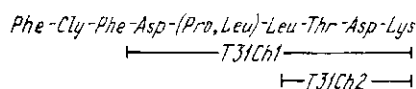
тид T15Ch2 мог образоваться только за счет расщепления связи Trp-Gly.

Пептид T21 гидролизовали химотрипсином. T21Ch1: Gly-(Ala, Val)-Leu, T21Ch2: Gly-I-lys.

Пептид T23 окрашивается реактивом Эрлиха на триптофан. N-концевой остаток и дальнейшая аминокислотная последовательность в пептиде не определяются. T23 расщепляли термолизином и получили пептид T23Th1: Leu-Glu-Gly-Lys, который по сравнению с T23 содержит на один остаток Gly меньше и не окрашивается на триптофан. Хотя после разделения высоковольтным электрофорезом мы не обнаружили полос после обработки электрофореграммы реактивом Эрлиха, тем не менее мы склонны приписывать пептиду T23 строение, приведенное выше.

Пептид T25 имеет строение, сходное с пептидом T23Th1. Деградиацией T25 можно пройти только две стадии. Поскольку пептиды T23 и T25 имеют очень сходное строение, мы не исключаем возможности, что оба соединения происходят из одной последовательности в белке в результате неспецифического трипсинолиза связи Trp-Gly и дезамидирования остатка глутамина.

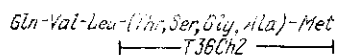
Пептид T31 расщепляли химотрипсином. Выделено два пептида. T31Ch1: Asp-(Asp, Thr, Pro, Leu)-Lys, T31Ch2: Thr-Asp-Lys. Схема реконструкции T31:



Пептид T32 гидролизовали термолизином. T32Th1: Phe-Met-Asx-Arg.

Пептид T34. После расщепления химотрипсином выделено два пептида T34Ch2: Thr-Ala-Pro-Glu-Arg.

Пептид T36 гидролизовали химотрипсином. Получили два пептида. В составе пептида T36Ch2 нет аминокислоты, по которой могло бы произойти расщепление химотрипсином. Мы предполагаем, что на месте аспарагиновой кислоты с колонки анализатора выходит метионинсульфон (метионин содержится в пептиде T36 [2]). Тогда на C-конце T36Ch2 может быть расположен остаток метионина. В пептиде T36Ch1 N-концевой остаток не определяется. Можно предположить, что T36Ch1 занимает N-концевое положение в пептиде T36. Кроме того, судя по составу T36Ch1 и T36Ch2, эти два пептида перекрываются. Предположительно строение пептида T36Ch1 можно выписать следующим образом:

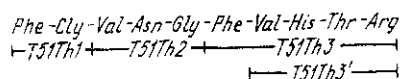


Пептид T39. После расщепления химотрипсином было выделено два пептида. T39Ch2: Asn-Arg.

Пептид T43. Из химотриптического гидролизата было получено два пептида. T43Ch1: Asp-(His, Gly, Val)-Phe, T43Ch2: Ala-Thr-Arg.

Пептиды T49 и T50 не были разделены друг с другом. Определение N-конца смеси дало две аминокислоты: DNS-leu+DNS-ile.

Пептид T51 расщепляли термолизином. Было получено два индивидуальных пептида T51Th1, T51Th2 и смесь двух — T51Th3+T51Th3', T51Th2: Val-Asn-Gly. Дегградация смеси по Эдману дала следующие результаты: I стадия — DNS-phe+DNS-val, II стадия — DNS-val+DNS-his и III стадия — DNS-his+DNS-thr. Схему реконструкции пептида T51 можно представить следующим образом:



Таким образом, в настоящем сообщении приведено 55 пептидов, включающих 384 остатка аминокислот (57 % всей полипептидной цепи каталазы [3]). При сравнении наших данных с «рентгеноструктурной» последовательностью каталазы *P. vitale*, опубликованной в 1986 г. [1], мы пока не нашли явного сходства исследованных нами пептидов с какими-либо участками «рентгеноструктурной» последовательности.

Работа по выяснению полной аминокислотной последовательности каталазы *P. vitale* продолжается.

Авторы благодарят В. М. Харченко за выполнение анализов на аминокислотном анализаторе.

TRYPTIC PEPTIDES OF *Penicillium vitale* CATALASE. 3. THE STRUCTURE OF SOME PEPTIDES

*N. M. Gusak, T. L. Levitina, S. A. Atepalikhina, M. T. Kirilenko,
L. V. Gudkova, E. A. Kozlov*

Institute of Molecular Biology and Genetics,
A. V. Palladin Institute of Biochemistry,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

Partial or complete amino acid sequence of tryptic peptides was determined. 55 unique peptides comprise 384 amino acid residues and account for 57 % of the catalase polypeptide chain.

1. Three-dimensional structure of catalase from *Penicillium vitale* at 2 Å resolution / V. K. Vainshtein, W. R. Melik-Adamyant, V. V. Barynin et al. // J. Mol. Biol.—1986.—188, N 1.— P. 49—61.
2. Триптические пептиды каталазы гриба *Penicillium vitale*. 1. Разделение и аминокислотный состав растворимых пептидов / Э. А. Козлов, М. Т. Кириленко, Т. Л. Левитина и др. // Биополимеры и клетка.—1987.—3, № 5.— С. 240—245.
3. Триптические пептиды каталазы гриба *Penicillium vitale*. 2. Разделение и аминокислотный состав нерастворимых пептидов / М. Т. Кириленко, Т. Л. Левитина, Л. В. Гудкова и др. // Там же.— № 6.— С. 318—324.
4. Структура некоторых триптических пептидов гранулина вируса гранулеза озимой совки, *Agrotis segetum* / Т. Л. Левитина, С. Б. Серебряный, Н. В. Роднин, Э. А. Козлов // Там же.—1986.—2, № 1.— С. 30—35.
5. Определение структуры пептидов комбинированным методом дансил—Эдман / Н. М. Гусак, М. Н. Овандер, Л. Б. Дробот, С. Б. Серебряный // Методы молекуляр. биологии.— Киев: Наук. думка, 1979.— С. 142—153.
6. Woods K., Wang K. Separation of dansyl-amino acids by polyamide layer chromatography // Biochim. et biophys. acta.—1967.—133, N 2.— P. 369—370.
7. Хроматография в тонких слоях полиамида / П. Д. Решетов, Г. Г. Честухина, С. Махмудов, А. С. Пышкин // Химия природ. соединений.—1971.— № 1.— С. 66—68.
8. Eastley C. W. Combination of specific colour reactions useful in the peptide mapping technique // Biochim. et biophys. acta.—1965.—107, N 3.— P. 386—388.
9. Сухомлинов Б. Ф., Дробот Л. Б. Первичная структура глобулина бобра (*Castor fiber*). 1. Растворимые пептиды триптического гидролизата // Биоорг. химия.—1980.—6, № 3.— С. 372—378.

Ин-т молекуляр. биологии и генетики АН УССР, Киев
Ин-т биохимии им. А. В. Палладина АН УССР, Киев

Получено 09.04.87

УДК 581.19:577.1

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЦЕРУЛОПЛАЗМИНА ЧЕЛОВЕКА С ИММОБИЛИЗОВАННЫМИ РАСТИТЕЛЬНЫМИ ЛЕКТИНАМИ

Е. Л. Саенко, В. В. Басевич, А. И. Ярополов

Введение. Исследованию свойств церулоплазмينا (ЦП) — полифункционального медьсодержащего гликопротеида плазмы крови — посвящено много работ. В частности, достаточно хорошо изучена его окси-