

12. Circular dichroism and ordered structure of bisnucleoside oligophosphates and their  $Zn^{2+}$  and  $Mg^{2+}$  complexes / E. Holler, B. Holmquist, B. L. Vallee et al. // *Biochemistry*.— 1983.—22, N 21— P. 4924—4933.
13. Bovine tryptophanyl-tRNA synthetase. A zinc metalloenzyme / L. L. Kisselev, O. O. Favorova, M. K. Nurbekov et al. // *Eur. J. Biochem.*— 1981.—120, N 3.— P. 511—517.
14. Киселев Л. Л., Фаворова О. О., Лаврик О. И. Биосинтез белков от аминокислот до аминоацил-тРНК.— М.: Наука, 1984.—408 с.

Ин-т молекуляр. биологии АН СССР, Москва

Получено 29.10.85

УДК 576:547.963.3

## РИБОСОМНЫЙ СИНТЕЗ ПЕПТИДОВ ИЗ АМИНОАЦИЛ-тРНК В ОТСУТСТВИЕ МАТРИЧНОГО ПОЛИНУКЛЕОТИДА: СИНТЕЗ ПОЛИФЕНИЛАЛАНИНА ИЗ ФЕНИЛАЛАНИЛ-тРНК<sup>Лиз</sup>

Г. Ж. Юсупова (Тналина), Н. В. Белицина, А. С. Спирин

**Введение.** Ранее было показано, что рибосомы *Escherichia coli* в отсутствие матричного полинуклеотида способны использовать лизил-тРНК и некоторые другие аминоацил-тРНК в качестве субстратов для синтеза полипептидов [1—3]. Среди изученных 16 аминоацил-тРНК лучшими субстратами для рибосомного безматричного синтеза полипептидов оказались лизил-, серил-, треонил- и аспартил-тРНК. Пролил-, фенилаланил- и аспарагинил-тРНК оказались практически неактивными субстратами для элонгации в отсутствие матрицы [2, 3]. Однако было неясно, что определяет эффективность аминоацил-тРНК как субстрата для безматричного синтеза: структура тРНК или природа аминокислотного остатка. Удобной моделью для решения этой проблемы оказались ложноацилированные тРНК.

В этой работе показано, что фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>, так же как и лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>, способна служить субстратом для синтеза гомопептидов на рибосомах в отсутствие поли(А). Из этих результатов следует, что именно структура тРНК определяет способность аминоацилированной тРНК<sup>Лиз</sup> участвовать в элонгации пептида в отсутствие кодон-антикодонного спаривания. Фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> является неактивным субстратом для рибосомного синтеза в отсутствие поли(У).

**Материалы и методы.** В работе использованы рибосомы из *E. coli* MRE-600, 4-кратно отмывые 1 М  $NH_4Cl$  [4, 5]. Очищенные рибосомы хранили в замороженном состоянии при  $-70^\circ C$  в буферном растворе (20 мМ трис-НСl, рН<sub>37</sub> °с 7,6, 100 мМ  $NH_4Cl$ , 10 мМ  $MgCl_2$ , 0,1 мМ ЭДТА и 10 %-ный глицерин). Очищенные факторы элонгации EF-Tu и EF-G были получены из *E. coli* MRE-600, в основном согласно методике, описанной Казиро и др. [6, 7].

Препарат [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> из *E. coli* получен с помощью аффинной хроматографии на иммобилизованном факторе EF-Tu из *Thermus thermophilus* HB8 [8]. Фактор элонгации EF-Tu из *T. thermophilus* был предоставлен М. Б. Гарбер (Ин-т белка АН СССР) и иммобилизован на ВгCN-активированной сефарозе 4В («Pharmacia», Швеция). Исходный препарат тРНК из *E. coli* («Boehringer-Mannheim», ФРГ), энзиматически ацилированный [<sup>14</sup>C]лизином («Amersham», Англия, 12,9 ГБк/ммоль), получали, как описано в [9]; конечный препарат тРНК содержал 52—59 пмоль лизина на 1 ед.  $A_{260}$  тРНК. Препарат, обогащенный [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>, содержал 1000—1100 пмоль [<sup>14</sup>C]лизина на 1 ед.  $A_{260}$  тРНК (1 ед.  $A_{260}$  соответствует 1500 пмолям тРНК).

Перед процедурой ложного аминоацилирования [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> деацилировали в течение 1 ч при  $37^\circ C$  в буфере, содержащем 100 мМ трис-НСl, рН<sub>37</sub> °с 8,9. Ложное ацилирование тРНК<sup>Лиз</sup> из *E. coli* [<sup>3</sup>H]фенилаланином («Amersham», 1850 ГБк/ммоль) проводили с помощью фенилаланил-тРНК-синтетазы из дрожжей, как описано в методике [10]. Препарат индивидуальной фенилаланил-тРНК-синтетазы из дрожжей с удельной активностью 3000—3500 ед./мг белка предоставлен доктором П. Реми (Страсбург, Франция). Степень аминоацилирования составляла 750 пмоль фенилаланина на 1 ед.  $A_{260}$  тРНК<sup>Лиз</sup>. Возможную примесь тРНК<sup>Фен</sup> в препаратах тРНК<sup>Лиз</sup> оценивали по степени ацилирования [<sup>3</sup>H]фенилаланином препаратов тРНК<sup>Лиз</sup> при использовании ферментной фракции из *E. coli* в стандартных условиях [9]; примесь тРНК<sup>Фен</sup> в препаратах тРНК составляла 20—25 пмоль на 1 ед.  $A_{260}$  тРНК<sup>Лиз</sup>, т. е. не более 2—2,5 %.

Фирменный препарат тРНК<sup>Фен</sup> («Boehringer-Mannheim», 1259 пмолей на 1 ед. А<sub>260</sub>) энзиматически ацилировали [<sup>3</sup>H]фенилаланином («Amersham», 1850 ГБк/ммоль) [10]. Степень аминоацилирования составляла 1250 пмолей фенилаланина на 1 ед. А<sub>260</sub> тРНК. Все препараты аминоацилированных тРНК хранили в 10 мМ NaCH<sub>3</sub>COO, pH 4,5, при -70 °С.

Кинетику синтеза пептидов изучали в 20 мМ трис-НСl буфере, рН<sub>37</sub> °С 7,6, содержащем 100 мМ NH<sub>4</sub>Cl, 12 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1 мМ ДТТ и 0,1 мМ ЭДТА. Mg<sup>2+</sup>-зависимость синтеза пептидов изучали в том же буфере, варьируя концентрацию MgCl<sub>2</sub> от 5 до 20 мМ.

Инкубационная смесь в 0,1 мл буфера содержала 8 пмолей рибосом; 100 пмолей индивидуальной тРНК, ацилированной [<sup>3</sup>H]- или [<sup>14</sup>C]аминокислотой, 150 пмолей EF-Tu, 3 пмоля EF-G, 31 пмоль ГТФ, 2 мкг фосфоэнолпируваткиназы и 0,2 мкмоль фосфоэнолпирувата. В контрольные системы к 0,1 мл смеси добавляли по 10 мкг соответствующего матричного полинуклеотида — поли(А) или поли(У).

При изучении кинетики синтеза полифенилаланина из [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup> или [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> отбирали пробы по 0,01 мл. При изучении Mg<sup>2+</sup>-зависимости синтеза отбирали пробы по 0,02 мл. Реакцию останавливали добавлением 3 мл 5 %-ной трихлоруксусной кислоты (ТХУ), пробы гидролизовали в течение 20 мин при 90 °С, охлаждали, осадки наносили на стеклянные фильтры GF/F («Whatman», Англия), промывали 5 %-ной ТХУ, фильтры сушили и измеряли их радиоактивность на счетчике LS-9800 («Beckman», США) в системе толуол-РРО-РОРОР. Эффективность счета для [<sup>14</sup>C]метки составляла 94 %, для [<sup>3</sup>H]метки — 28 %.

В опытах по изучению кинетики синтеза полилизина из [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> и Mg<sup>2+</sup>-зависимости синтеза отбирали пробы объемом 0,05 мл. Реакцию останавливали добавлением 0,05 мл 1 М NaOH и проводили гидролиз в течение 10 мин при 37 °С. Затем пробу охлаждали, добавляли 0,05 мл 1 М CH<sub>3</sub>COOH, заливали 2 мл охлажденной смеси 5 %-ной ТХУ с 0,25 % Na<sub>2</sub>WO<sub>4</sub>, рН 2,0 [10] и выдерживали на холоду 10 мин [11]. Осадок наносили на стеклянный фильтр GF/F, промывали смесью ТХУ-Na<sub>2</sub>WO<sub>4</sub>, сушили и измеряли его радиоактивность, как описано выше.

**Результаты.** На рис. 1 представлены кинетики синтеза полипептидов на рибосомах, программированных поли(А), при использовании в качестве субстратов [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> и [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>. Из кривых следует, что тРНК<sup>Лиз</sup>, ацилированная [<sup>3</sup>H]фенилаланином, служит таким же хорошим субстратом для синтеза полифенилаланина в присутствии поли(А), как лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>. Для сравнения представ-

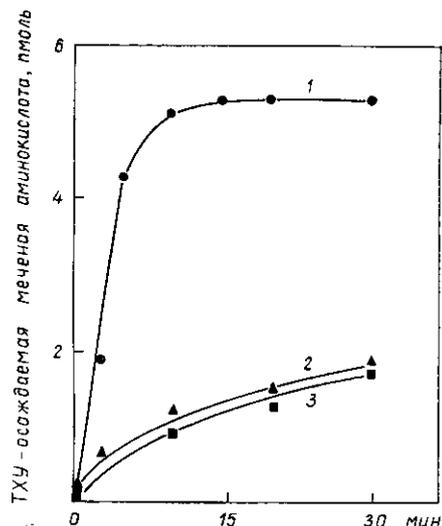


Рис. 1. Кинетика синтеза полипептидов в бесклеточной рибосомной системе *E. coli* в присутствии матричных полинуклеотидов: 1 — поли(У)-зависимый синтез [<sup>3</sup>H]полифенилаланина из [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup>; 2 — поли(А)-зависимый синтез [<sup>14</sup>C]полилизина из [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>; 3 — поли(А)-зависимый синтез [<sup>3</sup>H]полифенилаланина из [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>.

Fig. 1. Kinetics of polypeptide synthesis in the ribosomal cell-free system in the presence of cognate template polynucleotide: 1 — poly(U)-directed synthesis of [<sup>3</sup>H]polyphenylalanine using [<sup>3</sup>H]phenylalanyl-tRNA<sup>Phe</sup>; 2 — poly(A)-directed synthesis of [<sup>14</sup>C]polylysine using [<sup>14</sup>C]lysyl-tRNA<sup>Lys</sup>; 3 — poly(A)-directed synthesis of [<sup>3</sup>H]polyphenylalanine using [<sup>3</sup>H]phenylalanyl-tRNA<sup>Lys</sup>.

лена также кинетика синтеза полифенилаланина на рибосомах, программированных поли(У), при использовании [<sup>3</sup>H]фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> в качестве субстрата.

На рис. 2 дана кинетика включения [<sup>14</sup>C]лизина из [<sup>14</sup>C]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> в ТХУ-Na<sub>2</sub>WO<sub>4</sub>-нерастворимый продукт при инкубации рибосомной бесклеточной системы в отсутствие поли(А). Видно, что рибосомы *E. coli*, не программированные матрицей, используют в качестве субстрата индивидуальную лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> и полимеризуют лизиновые остатки. Этот процесс строго зависит от присутствия EF-G в системе.

На рис. 3 показано, что рибосомы *E. coli* способны в отсутствие поли(А) полимеризовать фенилаланин, используя в качестве субстрата [<sup>3</sup>Н]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>, при этом элонгация пептида также строго зависит от присутствия EF-G в системе.

Интересно отметить, что скорости синтеза полифенилаланина и полилизина на рибосомах, не содержащих матричного полинуклеотида, практически одинаковы, если в качестве субстратов использовали

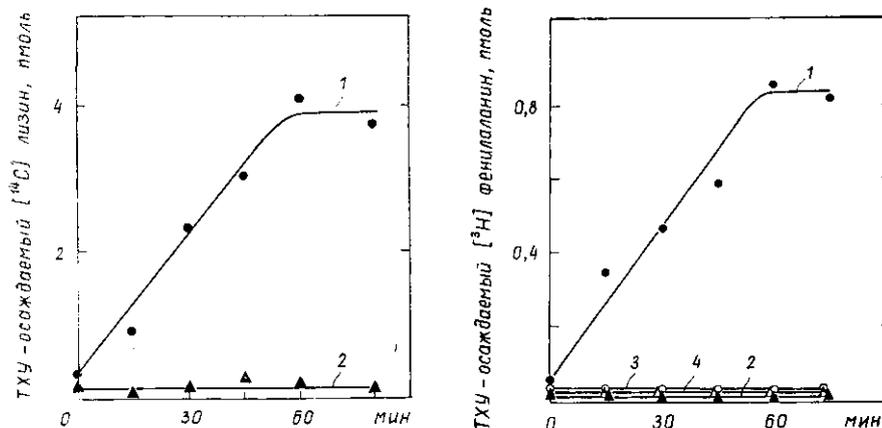


Рис. 2. Кинетика включения [<sup>14</sup>С]лизина из [<sup>14</sup>С]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> в ТХУ-Na<sub>2</sub>WO<sub>4</sub>-нерастворимый [<sup>14</sup>С]полилизин в бесклеточной рибосомной системе *E. coli* в отсутствие матричного полинуклеотида: 1 — полная система безматричного синтеза (рибосомы, [<sup>14</sup>С]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>, EF-Tu, EF-G, ГТФ); 2 — та же система без EF-G.

Fig. 2. Kinetics of [<sup>14</sup>C]lysine incorporation into the TCA-Na<sub>2</sub>WO<sub>4</sub>-insoluble product in the cell-free system of *E. coli* using [<sup>14</sup>C]lysyl-tRNA<sup>Lys</sup> in the absence of messenger polynucleotide: 1 — complete template-free system (ribosomes, [<sup>14</sup>C]lysyl-tRNA<sup>Lys</sup>, EF-Tu, EF-G, GTP); 2 — the same system without EF-G.

Рис. 3. Кинетика включения [<sup>3</sup>Н]фенилаланина из [<sup>3</sup>Н]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup> в ТХУ-нерастворимый [<sup>3</sup>Н]полифенилаланин в отсутствие матричного полинуклеотида: 1 — полная система безматричного синтеза (рибосомы, [<sup>3</sup>Н]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>, EF-Tu, EF-G, ГТФ); 2 — та же система без EF-G; 3 — полная система безматричного синтеза (рибосомы, [<sup>3</sup>Н]фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup>, EF-Tu, EF-G, ГТФ); 4 — та же система без EF-G.

Fig. 3. Kinetics of [<sup>3</sup>H]phenylalanine incorporation into the hot TCA-insoluble product in the absence of messenger polynucleotide: 1 — complete template-free system (ribosomes, [<sup>3</sup>H]phenylalanyl-tRNA<sup>Lys</sup>, EF-Tu, EF-G, GTP); 2 — the same system without EF-G; 3 — complete template-free system (ribosomes, [<sup>3</sup>H]phenylalanyl-tRNA<sup>Phe</sup>, EF-Tu, EF-G, GTP); 4 — the same system without EF-G.

фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup> и лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>. Очевидно, что скорость элонгации пептида в данном случае определяется самой тРНК<sup>Лиз</sup>, а не природой аминокислотного остатка.

Из рис. 3 также следует, что рибосомы, не запрограммированные поли(У), не могут использовать фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> в качестве субстрата и полимеризовать фенилаланиновые остатки: для рибосомного синтеза полифенилаланина необходимым условием является взаимодействие тРНК<sup>Фен</sup> с кодоном (рис. 1).

На рис. 4 и 5 представлены Mg<sup>2+</sup>-зависимости поли(А)-независимого синтеза полипептидов при использовании [<sup>14</sup>С]лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> и [<sup>3</sup>Н]фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>. Видно, что синтез полипептидов в отсутствие поли(А) имеет одинаковый Mg<sup>2+</sup>-оптимум (11 мМ MgCl<sub>2</sub>).

На этих же рисунках также показано, что удаление EF-G полностью подавляет безматричный синтез полипептида в широком интервале концентраций Mg<sup>2+</sup>. Последнее снова подтверждает, что необходимым условием для безматричной элонгации пептида является нормальная EF-G-зависимая транслокация.

**Обсуждение результатов.** Результаты экспериментов с ложноацелированной тРНК<sup>Лиз</sup> (фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>) указывают на то, что собственно структура тРНК<sup>Лиз</sup> определяет ее способность служить субстратом для элонгации пептида на рибосомах в отсутствие матричного

полинуклеотида. Природа аминокислотного остатка аминоацил-тРНК<sup>Лиз</sup>, как оказалось, существенной роли не играет. По-видимому, структура самой тРНК<sup>Лиз</sup> обеспечивает ее правильное связывание с Р- и А-участками рибосомы в отсутствие кодон-антикодовых взаимодействий, в результате чего возможна реакция транспептидации. Присутствие EF-G и ГТФ вызывает транслокацию пептидил-тРНК<sup>Лиз</sup>, а следовательно, обеспечивает элонгацию пептида. Таким образом,

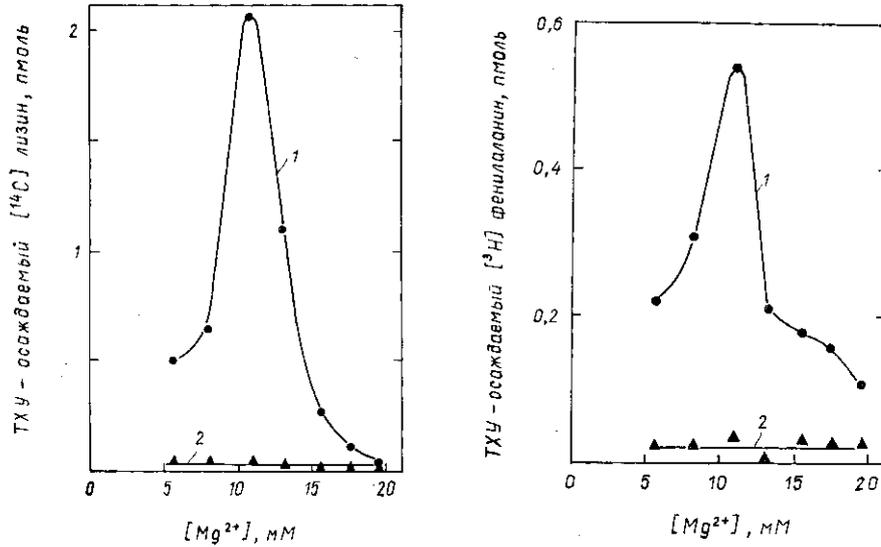


Рис. 4.  $Mg^{2+}$ -зависимость синтеза  $[^{14}\text{C}]$ полилизина из  $[^{14}\text{C}]$ лизил-тРНК<sup>Лиз</sup> в отсутствие матричного полинуклеотида: 1 — полная система безматричного синтеза (рибосомы,  $[^{14}\text{C}]$ лизил-тРНК<sup>Лиз</sup>, EF-Tu, EF-G, ГТФ); 2 — та же система без EF-G.

Fig. 4. Dependence of  $[^{14}\text{C}]$ polylysine synthesis on the  $Mg^{2+}$  concentration using  $[^{14}\text{C}]$ lysyl-tRNA<sup>Lys</sup> in the absence of messenger polynucleotide: 1 — complete template-free system (ribosomes,  $[^{14}\text{C}]$ lysyl-tRNA<sup>Lys</sup>, EF-Tu, EF-G, GTP); 2 — the same system without EF-G.

Рис. 5.  $Mg^{2+}$ -зависимость синтеза  $[^3\text{H}]$ полифенилаланина из  $[^3\text{H}]$ фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup> в отсутствие матричного полинуклеотида: 1 — полная система безматричного синтеза (рибосомы,  $[^3\text{H}]$ фенилаланил-тРНК<sup>Лиз</sup>, EF-Tu, EF-G, ГТФ); 2 — та же система без EF-G.

Fig. 5. Dependence of  $[^3\text{H}]$ polyphenylalanine synthesis on the  $Mg^{2+}$  concentration using  $[^3\text{H}]$ phenylalanyl-tRNA<sup>Lys</sup> in the absence of messenger polynucleotide: 1 — complete template-free system (ribosomes,  $[^3\text{H}]$ phenylalanyl-tRNA<sup>Lys</sup>, EF-Tu, EF-G, GTP); 2 — the same system without EF-G.

взаимодействие тРНК с кодоном не обязательно ни для правильного связывания аминоацил-тРНК с рибосомой, ни для транслокации; кроме того, последнее подтверждает, что передвижение матрицы при транслокации не является первичным (ведущим) процессом, а скорее обеспечивается перемещением тРНК.

При использовании  $[^3\text{H}]$ фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> в отсутствие поли(U) (рис. 3) синтеза полипептида не наблюдали. Это подтверждает еще раз, что структура самой тРНК определяет эффективность данной аминоацил-тРНК как субстрата для элонгации пептида на рибосоме в отсутствие матрицы. Остается неясным, какой этап является запрещенным для фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> — инициаторное связывание фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> с Р-участком; правильное EF-Tu-зависимое связывание фенилаланил-тРНК<sup>Фен</sup> с А-участком или EF-G-зависимая транслокация пептидил-тРНК<sup>Фен</sup>.

Авторы выражают благодарность М. Б. Гарбер за предоставление препарата EF-Tu из *T. thermophilus* HB8 и д-ру П. Реми — за любезное предоставление препарата индивидуальной фенилаланил-тРНК-синтетазы из дрожжей.

TEMPLATE-FREE RIBOSOMAL SYNTHESIS OF POLYPEPTIDES  
FROM AMINOACYL-tRNAs: POLYPHENYLALANINE  
SYNTHESIS FROM PHENYLALANYL-tRNA<sup>Lys</sup>

G. Zh. Yusupova (Tnalina), N. V. Belitsina, A. S. Spirin

Institute of Protein Research,

Academy of Sciences of the USSR, Pushchino, Moscow Region

A. N. Bach Institute of Biochemistry, Academy of Sciences of the USSR, Moscow

Summary

Misacylated phenylalanyl-tRNA<sup>Lys</sup>, similar to lysyl-tRNA<sup>Lys</sup>, but not phenylalanyl-tRNA<sup>Phe</sup>, is able to serve as a substrate for ribosomal synthesis of polypeptides (polyphenylalanine and polylysine, respectively) in the absence of a template polynucleotide (poly(A)). Thus, it is the structure of tRNA that determines the ability of the aminoacyl-tRNA<sup>Lys</sup> to participate in the peptide elongation on ribosomes without codon-anticodon interactions.

1. Belitsina N. V., Tnalina G. Zh., Spirin A. S. Template-free ribosomal synthesis of polylysine from lysyl-tRNA // FEBS Letters.—1981.—131, N 2.—P. 289—292.
2. Belitsina N. V., Tnalina G. Zh., Spirin A. S. Template-free ribosomal synthesis of polypeptides from aminoacyl-tRNAs // Biosystems.—1982.—15, N 3.—P. 233—241.
3. Тналлина Г. Ж., Белицина Н. В., Спирип А. С. Безматричный синтез полипептидов из аминокцил-тРНК на рибосомах *Escherichia coli* // Докл. АН СССР.—1982.—266, № 3.—С. 741—745.
4. Pestka S. Studies on the formation of transfer ribonucleic acid-ribosome complexes. III. The formation of peptide bonds by ribosomes in the absence of supernatant enzymes // J. Biol. Chem.—1968.—243, N 10.—P. 2810—2820.
5. Erbe R. W., Nau M. M., Leder P. Translation and translocation of defined RNA messenger // J. Mol. Biol.—1969.—39, N 3.—P. 441—460.
6. Kaziro K., Ynoue-Yokosawa N., Kawakita M. Studies on polypeptide elongation factor from *E. coli*. I. Crystalline factor G. // J. Biochem.—1972.—72, N 4.—P. 853—863.
7. Arai K., Kawakita M., Kaziro Y. Studies on polypeptide elongation factors from *Escherichia coli*. II. Purification of factors T<sub>u</sub>-guanosine diphosphate, T<sub>s</sub> and T<sub>u</sub>-T<sub>s</sub>, and crystallization of T<sub>u</sub>-guanosine diphosphate and T<sub>u</sub>-T<sub>s</sub> // J. Biol. Chem.—1972.—247, N 21.—P. 7029—7037.
8. Fischer W., Derwenskus K.-H., Sprinzl M. On the properties of immobilized elongation factor T<sub>u</sub> from *Thermus thermophilus* HB8 // Eur. J. Biochem.—1982.—125, N 1.—P. 143—149.
9. Гаврилова Л. П., Смолянинов В. В. Изучение механизма транслокации в рибосомах. I. Синтез полифенилаланина в рибосомах *Escherichia coli* без участия гуанозин-5'-трифосфата и белковых факторов трансляции / Молекуляр. биология.—1971.—5, № 6.—С. 883—891.
10. Wagner J., Sprinzl M. The complex formation between *Escherichia coli* aminoacyl-tRNA, elongation factor T<sub>u</sub> and GTP // Eur. J. Biochem.—1980.—108, N 1.—P. 213—221.
11. Synthetic polynucleotides and the amino acid code, VIII / R. S. Gardner, R. S. Wahba, A. C. Basilio et al. // Proc. Nat. Acad. Sci. USA.—1962.—48, N 12.—P. 2087—2094.
12. Gottesman M. E. Reaction of ribosome-bound peptidyl transfer ribonucleic acid with aminoacyl transfer ribonucleic acid or puromycin // J. Biol. Chem.—1967.—242, N 23.—P. 5564—5571.

Ин-т белка АН СССР, Пушкино

Ин-т биохимии им. А. Н. Баха АН СССР, Москва

Получено 10.02.86

УДК 547.963.3

СТРУКТУРА КАЛЬЦИЕВОЙ СОЛИ POLY (dA) : POLY (dT)  
ПО ДАННЫМ РЕНТГЕНОВСКОЙ ДИФРАКЦИИ В ВОЛОКНАХ\*

Д. Г. Алексеев, А. А. Липанов, И. Я. Скуратовский

**Введение.** Метод рентгеновской дифракции в волокнах оказался весьма успешным при изучении взаимодействия полимерной ДНК с противоионами и позволил локализовать ионы Cs<sup>+</sup> в структурах В- и А-форм

\* Представлена членом редколлегии д. ф.-м. н. М. Д. Франк-Каменецким.