

784-8
1975



საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES
OF THE GEORGIAN SSR

BIOLOGICAL SERIES

ბიოლოგიის
სერია
СЕРИЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1975 N 4

Handwritten signature

თბილისი
ТБИЛИСИ
TBILISI

სმართ
TOM
VOL.



СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ,
ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

- Теоретическая биология
- Физиология человека и животных (норм. и патол.)
- Морфология
 - Анатомия
 - Эмбриология и гистология
 - Цитология
 - Патологическая морфология
- Биохимия
- Фармакология
- Ботаника (экспер. и теорет.)
- Физиология растений
- Зоология (экспер. и теорет.)
- Энтомология
- Паразитология
- Гельминтология
- Палеобиология
- Биогеоценология
- Экология
- Микробиология
- Вирусология
- Иммунология
- Генетика
- Радиобиология
- Биофизика
- Молекулярная биология
- Бионика и биокибернетика

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 1, № 4
Том

ჟურნალი დაარსებულია 1975 წელს
Журнал основан в 1975 году

გამოდის წელიწადში 6-ჯერ
Выходит 6 раз в год

გამომცემლობა „მეცნიერება“ • თბილისი • 1975
ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“ • ТБИЛИСИ

კ. შარვაშიძის ს.ხ. ს.ს.რ.
სახელმწიფო ბიბლიოთეკა
გეოლოგიის

1997

სარედაქციო კოლეგია:

მთავარი რედაქტორი ვ. ოკუჯავა
მთავარი რედაქტორის მოადგილე თ. ონიანი
სწავლული მდივანი გ. ბეკაია

ლ. გაბუნია, ს. დურმიშიძე, შ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, ი. თუმაჯანოვი,
გ. კანდელაკი, ნ. კეცხოველი, კ. ნადარეიშვილი, პ. კომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,
ნ. ძიძიშვილი, თ. ჭანიშვილი, შ. ჭანიშვილი, ნ. ჭავჭავიძე
პასუხისმგებელი მდივანი ლ. სარკისიანი

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор В. М. Окужава
Зам. главного редактора Т. Н. Ониани
Ученый секретарь Г. Л. Бекаия

Л. К. Габуня, Н. А. Джавахишвили, Н. Н. Дзидзишвили, С. В. Дурмишидзе,
М. М. Заалишвили, Г. В. Канделаки, Н. Н. Кецховели, П. А. Кометиани,
Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили, И. И. Тумаджанов, Г. Д. Туманишвили,
Т. Г. Чанишвили, Ш. Ф. Чанишвили
Ответственный секретарь Л. Н. Саркисян

EDITORIAL BOARD:

Editor-in-Chief V. M. Okujava
Associate Editor T. N. Oniani
Editorial Secretary G. L. Bekaiia

Sh. F. Chanishvili, T. G. Chanishvili, N. A. Djavakhishvili, S. V. Durmishidze,
N. N. Dzidzishvili, L. K. Gabunia, G. V. Kandelaki, N. N. Ketskhoveli,
P. A. Kometiani, B. E. Kurashvili, K. Sh. Nadareishvili, I. I. Tumanjanov,
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili

Executive Secretary L. N. Sarkisian

Ответственный за номер К. Ш. Надарейшвили

СОДЕРЖАНИЕ შობასის CONTENTS

- К. К. Акбардия, В. М. Мосидзе. К изучению механизмов межполушарной интеграции эмоционально-мотивационных функций 283
 კ. კ. აკბარდია, ვ. მ. მოსიდზე. ჰემისფეროთა შორის ემოციურ-მოტივაციური ფუნქციების ინტეგრაციის მექანიზმების შესწავლისათვის
- К. К. Akbardia, V. M. Mosidze. Study of the mechanisms of interhemispheric integration of emotional-motivational functions 300
 Т. Л. Нанейшвили, М. А. Бурджанадзе. Влияние переднего и заднего гипоталамуса на поздние разряды спинного мозга
 თ. ნ. ნ. ნანეიშვილი, მ. ბ. ბურჯანაძე. წინა და უკანა ჰიპოთალამუსის გავლენა ზურვის ტვინის მოგვიანე განმუხტვებზე
- T. L. Naneishvili, M. A. Burjanadze. The influence of anterior and posterior hypothalamic areas upon the late discharges of the spinal cord 307
 Ц. И. Абакелия, Т. Ш. Букия, Н. Г. Ларионова, Л. К. Шарашидзе. Ультраструктурные изменения клеток крови и костного мозга у крыс с индуцированными рабдомиобластомами
 ც. ი. აბაკელია, თ. შ. ბუკია, ნ. გ. ლარიონოვა, ლ. შ. შარაშიძე. სისხლისა და ძვლის ტვინის უჯრედების ულტრასტრუქტურული ცვლილებები ინდუცირებული რაბდომიობლასტომის მქონე ვირთაგვებში
- Ts. I. Abakelia, T. Sh. Bukia, N. G. Larionova, L. K. Sharashidze. Ultrastructural changes in the blood and bone-marrow cells of rats with inoculated rhabdomyoblastoma 312
 Л. И. Андриадзе, К. В. Серебровская, Н. Н. Тавхелидзе. Колебательный характер активности альдолазы в присутствии окислителей
 ლ. ანდრიადზე, კ. ვ. სერებროვსკაია, ნ. ნ. თავხელიძე. ალდოლაზის აქტივობის რხევითი ხასიათი დამენავებლების თანამყოფობისას
- L. I. Andriadze, K. V. Serebrovskaiia, N. N. Tavkhelidze. The oscillatory nature of aldolase activity in the presence of oxidants 317
 Б. Е. Курашвили. Взаимоотношения между паразитами в паразитоценозах кишечника животных
 ბ. ყ. კურაშვილი. პარაზიტების შორის ურთიერთდამოკიდებულება ცხოველთა ნაწლავის პარაზიტოცენოზებში
- B. E. Kurashvili. The interrelation between the animal intestine parasites in parasitocenosis 321
 К. А. Гигинейшвили, И. Н. Гудков. Зависимость противолучевого действия β-меркаптоэтиламина и S-β-аминоэтилизотиурония от времени и используемых критериев оценки эффективности при γ-облучении проростков гороха
 კ. ა. გიგინეიშვილი, ი. ნ. გუდკოვის. β-მერკაპტოეთილამინისა და S-β-ამინოეთილიზოთიურონის რადიოპროტექტორული მოქმედების დამოკიდებულება დასხივების შემდგომ პერიოდში მათი ეფექტურობის განსაზღვრის დროსა და გამოყენებულ კრიტერიუმებს შორის, ბარდის ღივების უსხივებით დასხივების დროს
- K. A. Gigineishvili, I. N. Gudkov. Relationship between the radioprotective action of β-mercaptoethylamine and S-β-aminoethylisothiuron and the efficiency of time determination and the criteria employed during γ-irradiation of pea sprouts

M. A. Khvedelidze. Означает ли энергoinформационный дуализм эквивалентность взаимных преобразований энергии и информации в живых системах? 325

მ. ხვედელიძე. აღნიშნავს თუ არა ენერგოინფორმაციული დუალიზმი ენერჯისა და ინფორმაციის ურთიერთგარდაქმნის ეკვივალენტობას ეოცხალ სისტემებში?

M. A. Khvedelidze. Does energoinformational dualism mean equivalence of reciprocal transformation of energy and information in living systems?

P. B. Nebieridze, L. P. Chelidze, Э. С. Гомеллаური. Исследование глазодвигательной реакции при зрительной стимуляции 339

რ. ნებერიძე, ლ. ქელიძე, ე. გომელაური. თვალბის მოძრაობის რეაქციის შესწავლა მხედველობითი სტიმულაციის შემთხვევაში

R. B. Nebieridze, L. R. Chelidze, E. S. Gomelauri. Study of eye-moving reaction to visual stimulation

Краткие сообщения

С. П. Нарикашвили, Д. В. Каджая, А. С. Тимченко, Э. Л. Мегедь, М. С. Нарикашвили. Взаимодействие вспышек «веретен» коры больших полушарий головного мозга со стрихнинными разрядами 345

ს. ნარიკაშვილი, დ. ქაჯაია, ა. ტიმჩენკო, ე. მეგედი, მ. ნარიკაშვილი. დიდი ტვინის ქერქის „თითისტარების“ ურთიერთმოქმედება სტრიქნინულ განმუხტებთან

S. P. Narikashvili, D. V. Kajaia, A. S. Timchenko, E. L. Meged, M. S. Narikashvili. Interaction of cortical spindle bursts with strychnine discharges

M. A. Nutsubidze, M. Sh. Purtskhvanidze. Функционирование обратных связей при некоторых формах высшей нервной деятельности дельфинов 349

მ. ნუცუბიძე, მ. შ. პურტხვანიძე. უკუქცევითი კავშირების აქტივობა დელფინთა ქცევის ზოგიერთი ფორმის დროს

M. A. Nutsubidze, M. Sh. Purtskhvanidze. Elaboration of feedback connections during some forms of higher nervous activity in dolphins

Ц. Г. Сукидзе. Влияние удаления 18 и 19 полей зрительного анализатора коры на психонервную деятельность кошек 353

ც. სუქნიძე. ქერქის მხედველობითი ანალიზატორის 18 და 19 ველების მოცილების გავლენა კატების ფსიქონერულ მოქმედებაზე

Ts. G. Suknidze. Influence of the removal of fields 18 and 19 of the visual analyser on the psycholeural activity of cats

Н. Н. Парцхаладзе, Л. А. Харебава. Влияние низкой температуры инкубирования на морфологическую картину крови куриных эмбрионов, облученных рентгеновскими лучами 357

ნ. ნ. პარცხალაძე, ლ. ა. ხარებავა. დაბალი ტემპერატურის ინკუბაციის გავლენა რენტგენის სხივებით დასხივებული ქათმის ჩანასახის სისხლის მორფოლოგიურ სურათზე

N. N. Partskhaladze, L. A. Kharebava. Effect of low temperature incubation of the X-irradiated chick embryos on the blood morphological picture

Г. И. Бахтадзе. О действиях повышенной температуры на морфологию общей популяции эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов взрослых самцов *Schistocerca gregaria* 361

გ. ბახტაძე. მაღალი ტემპერატურის მოქმედება *Schistocerca gregaria* -ს სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების პოპულაციის მორფოლოგიაზე

G. I. Bakhtadze. The action of increasing temperature on the morphology of endomitotic cell wall population of *Schistocerca gregaria* adult male testicular follicles

Хроника

Г. Ш. Нахуцришвили. На XII международном ботаническом конгрессе 365

УДК 612.826.22

К ИЗУЧЕНИЮ МЕХАНИЗМОВ МЕЖПОЛУШАРНОЙ ИНТЕГРАЦИИ ЭМОЦИОНАЛЬНО-МОТИВАЦИОННЫХ ФУНКЦИЙ

К. К. Акбардия, В. М. Мосидзе

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 5.6.1975

В статье дается анализ сведений о структурно-функциональной организации нервных механизмов эмоций. Особое внимание уделяется структурам лимбического круга, которые имеют принципиальное значение в регуляции эмоционально-мотивационных реакций. Нервный субстрат эмоции рассматривается с позиции целостной системной организации функций головного мозга, в частности билатеральной интеграции центральных механизмов аффективного поведения. Показано, что эксперименты, проводимые на животных с расщепленным мозгом, дают возможность изучить роль комиссуральной системы в «эмоциональной связи» между полушариями.

Любой живой организм можно условно рассматривать как саморегулирующую запрограммированную систему. Сохранение индивида и продолжение рода — универсальная, общебиологическая программа, из которой нет исключений ни для одного вида животных. Стремление к достижению этой цели проявляется в жизнедеятельности человека и высших позвоночных животных в виде разнообразных биологических потребностей, из которых основными являются потребность в пище, питье, размножении, защита от вредных, разрушительных для организма явлений и т. д. Такие ощущения как жажда, голод, сексуальное влечение, являющиеся безупречными сигналами нарушения постоянства внутренней среды организма, мотивируют определенные поведенческие реакции, а их удовлетворение вознаграждается соответствующими эмоциями удовольствия. Любой фактор внешней среды, стоящий на пути к достижению этих целей, или непосредственно угрожающий организму разрушением, вызывает эмоции гнева или страха, побуждая животное к бегству или агрессии в зависимости от возможностей устранения повреждающего агента. Избегание разрушительных влияний окружающей среды и влечение к ее реконструктивным факторам — основа существования организма, как индивида, условие «свободной и независимой жизни» (Клод Бернар). Все жизненные отправления организма, сложнейшие поведенческие акты, осуществляемые человеком и животными, в конечном счете являют собой «кодовый алфавит» потребностей гомеостаза и детерминированных этими влечениями эмоций.

Попытки экспериментального анализа эмоций за последние годы ознаменовались рядом крупных открытий, привлекающих пристальное внимание представителей различных отраслей науки. В настоящей статье мы ограничимся изложением основных этапов развития знаний о нейрофизиологической основе мотивационно-эмоционального поведения, представляющих интерес в аспекте разрабатываемой нами проблемы межполушарного взаимодействия.

Экспериментальный анализ эмоционально-мотивационного поведения

Всякое эмоциональное возбуждение, в зависимости от характера и интенсивности процесса, сопровождается соответствующими мимико-жестикulatoryными реакциями, тоническими и поструральными изменениями, рефлекторными и произвольными двигательными актами, сдвигами со стороны секреторных, эндокринных, гуморальных, сосудистой систем. Указанные вегетативно-соматические корреляты эмоционального поведения свидетельствуют об участии в осуществлении этой важной формы отражательно-приспособительной деятельности организма обширной сети пирамидных, стрио-паллидарных, диэнцефало-мезэнцефалических, бульбарных структур, соответствующих сегментарных аппаратов. Адекватное протекание эмоциональной реакции немислимо без установления тонкой координации между указанными структурами и функциями, что, безусловно, достигается деятельностью филогенетически новейшего отдела центральной нервной системы — коры больших полушарий. Являясь субстратом субъективного переживания эмоционального возбуждения, кора способствует включению эмоций в целенаправленные, интегрированные поведенческие акты, направленные на удовлетворение влечений организма, приобретение индивидуального опыта об условиях наиболее оптимального достижения потребностей гомеостаза. Если вспомнить при этом, что непреложным условием возникновения эмоций является восприятие и обработка соответствующих сенсорных сигналов, то можно заключить, что в реализацию аффективного поведения вовлечена по существу вся центральная нервная система. Однако, несмотря на такую диффузность функциональных систем, ответственных за эмоциональное возбуждение, уже давно возник вопрос о существовании специфического нервного субстрата эмоций. Еще Херрик [60], касаясь функций ольфакторной части коры больших полушарий, высказал предположение, что структуры, образующие этот филогенетически наиболее древний отдел коры, вопреки традиционно сложившимся представлениям, служат не только обонятельной функции, но причастны также к регуляции мнестических процессов и эмоционально-мотивационного поведения. Области «обонятельного мозга», выделенные П. Брока [28] в «большую лимбическую долю» и их обширные взаимосвязи, как возможный нервный субстрат эмоций, привлекли внимание Пейза [89], который выдвинул гипотезу, что эмоциональное переживание является отражением интегрированной деятельности определенных лимбических структур, образующих замкнутый нервный круг. Этот гипотетический круг, названный впоследствии «кольцом Пейза», включает в себя гиппокамп, поясную извилину, передние ядра таламуса, гипоталамус. Эти гипотезы в значительной степени определили все дальнейшее направление экспериментального изучения нервных осов эмоций. Впоследствии, с накоплением данных многочисленных нейрофизиологических, клинических, нейроморфологических исследований, в специфический субстрат эмоций стали включать образования, выходящие за пределы нервных кругов, первоначально подразумеваемых под классическими терминами «обонятельный мозг» и «лимбическая система». Так, по схеме Маклин [67] нервный круг эмоций и эмоционального выражения образуется из гиппокамповой, парасептальной, поясной, субкаллозальной извилин, миндалевидного комплекса, прекунеуса, свода, грушевидной доли, а также таламо-гипоталамической системы с сосцевидными телами. Это кольцо именуется автором «лимбическим кольцом», или «висцеральным мозгом». И. С. Беритов [6], основываясь на анализе данных литературы, в лимбиче-

скую систему включает как отделы архипалеокортекса, так и подкорковые образования в виде миндалевидных ядер и гипоталамуса.

Приведенные схемы обобщают огромный фактический материал, накопленный со времен выдвижения «лимбической» гипотезы происхождения эмоций. И хотя полученные данные не всегда однозначны и порой мнения при их истолковании расходятся, тем не менее экспериментально-клинические исследования последних лет не оставляют сомнений в том, что структуры т. н. лимбического кольца являются собой тот нервный субстрат, воздействием на который можно запускать, тормозить, видоизменять те или иные эмоциональные состояния человека и животных.

Гипотеза, рассматривающая лимбическую систему как структурно-функциональную основу эмоций, вскоре была взята на вооружение исследователями при истолковании сдвигов в поведении обезьян, наблюдаемых после двустороннего удаления височных долей [65].

Эти сдвиги, составляющие ставший уже классическим «синдром Клювер-Бюси» [101], захватывали в первую очередь эмоциональную сферу подопытных животных. Появлялась гиперсексуальность. Оперированные обезьяны лишались способности опознавать знакомые им предметы, дифференцировать съедобные объекты от несъедобных. Такую «психическую слепоту» следует, по-видимому, расценивать как проявление нарушения биологической, эмоциональной оценки окружающей среды. С этой точки зрения особое внимание в цепи драматических сдвигов в аффективном поведении лоботомированных обезьян заслуживает изменение эмоциональной сферы в сторону спокойствия, покорности. Обычно дикие и агрессивные резусы, реагирующие эмоциями страха или ярости на приближение к ним человека, становились на редкость ручными и «дружелюбными». Указанный симптомокомплекс был объяснен нарушением целостности лимбического круга, т. к. лоботомия включала расположенные в лобной доле классические лимбические структуры — миндалевидный комплекс, энторинальную кору, вентральный гиппокамп.

Стойкие сдвиги в эмоциональной сфере типа синдрома Клювер-Бюси, заключающиеся в бесстрашии, прирученности, асоциальности были описаны у обезьян после двустороннего удаления медио-базальных структур височной доли — миндалевидных ядер, крючка, гиппокампа [102] и у собак после разрушения пириформно-амигдало-гиппокампового комплекса [48].

Исчезновение или резкое уменьшение реакций страха и ярости при наличии соответствующих провокационных раздражителей внешней среды было в дальнейшем выявлено на животных разных уровней филогенетического развития и после изолированного разрушения миндалевидного комплекса. Двусторонняя амигдалэктомия превращала крыс [62], кошек [96], опоссумов [57] и обезьян [95] как бы в «бесстрашные автоматы».

Урсин [105] описал дифференцированное влияние соответствующих локальных повреждений миндалевидного комплекса на разные проявления эмоционального поведения у кошек. Изолированное уменьшение реакции избегания наступало при повреждении роstralной половины базолатеральной группы ядер, тогда как поражение каудальной части базального ядра влекло за собой уменьшение оборонительной реакции. Эти данные, по мнению автора, указывают на существование двух различных схем аффективного поведения, в основе которых лежат разные нервные механизмы.

Однако вышеописанные феномены не получили подтверждения в ряде экспериментальных исследований, согласно которым двусторон-

ния височная лобэктомия [55, 109] или амигдалэктомия [21] вождается изменением аффективного поведения в диаметрально противоположную сторону. В этих опытах у кошек наблюдалось значительное усиление реакций страха и ярости.

Разнообразные изменения аффективного поведения, описанные после изолированных разрушений гиппокампа, грушевидной и поясной извилин, свидетельствуют об участии указанных структур архипалеокортекса в регуляции эмоциональных реакций голода, страха, удовольствия, сексуального возбуждения [12—14, 56, 97].

Эксперименты с прямым электрическим раздражением способствовали выявлению представительства отрицательных и положительных эмоциональных реакций как в пределах, так и вне архипалеокортекса. Вызываемые таким образом электрические изменения в ц.н.с., являющиеся фундаментальным свойством потока информации [37] в нейронных кругах, со всей очевидностью подтверждают роль эмоций как мощного фактора, детерминирующего поведение животных.

Систематическое целенаправленное изучение влияния стимуляции глубинных структур на эмоционально-мотивационные функции головного мозга начинается с открытия «подкрепляющих» и «наказывающих» систем на уровне архипалеокортекса, стрио-паллидарной системы, промежуточного и среднего мозга в общезвестных опытах Олдз и сотр. [84—88] и Дельгадо и сотр. [34] с применением метода интракраниального самораздражения. В серии экспериментов на крысах было установлено, что наиболее интенсивная эмоциональная реакция удовольствия наступает при пропускании электрического тока через электроды, вживленные в область перегородки, вентральную мезэнцефалическую покрывку, субкаллозальную кору, гипоталамус, миндалевидное ядро. Животные, обученные замыкать цепь нажатием лапой на специальный рычаг, стремились к повторению этого заученного двигательного акта и, следовательно, к повторному ощущению того, что сопровождает раздражение указанных структур. При этом частота самораздражений в отдельных случаях достигает нескольких сотен в час.

Менее выраженный эффект вознаграждения наблюдался при вживлении электродов в поясную извилину, гиппокамп, переднее ядро таламуса. С другой стороны, животные стремятся прервать раздражение медиального коленчатого тела, *zona incerta* и дорсомедиальной покрывки среднего мозга. Поведение крыс при стимуляции этих структур указывало на наступление состояния, «которое живое существо стремится ослабить, прервать или предотвратить» [15]. В целом, реакции животных в экспериментальных условиях, где «можно наказывать или вознаграждать, нажимая на кнопку электрического устройства, связанного с мозгом» [8], по всей вероятности, мотивируется знаком и интенсивностью эмоциональных состояний.

На основании тщательного анализа эффектов прямого электрического раздражения разных отделов головного мозга крыс Олдз [85] приходит к заключению, что стимуляция примерно 60% мозговой ткани не сопровождается эмоциональными реакциями, 35% отнесится к положительной, а 5% — отрицательно подкрепляющим системам.

Принципиально сходные поведенческие эффекты были получены при помощи метода интракраниального самораздражения на кошках и обезьянах, хотя пределы топографического представительства положительных и отрицательных подкрепляющих систем, установленные в этих исследованиях, не всегда совпадают с вышеизложенными данными. Структурами, раздражение которых кошки стремились «усилить, продлить и по возможности вызвать повторно», оказались задний гипоталамус [35], красное ядро, интерпедункулярное ядро [68], орби-

тофронтальная, преоптическая и септальная области, вентромедиальная роstralная мезэнцефалическая область [108].

С другой стороны, кошки избегают раздражения заднего вентрального таламуса, перифорниального гипоталамуса, мезэнцефалического серого вещества вокруг сильвиева водопровода [108], уздечка [82]. При этом у кошки из всех эмоциогенных зон 15,2% принадлежали к положительно подкрепляющей, 70,4% к отрицательно подкрепляющей системам, а 14,4% исследованных структур мозга оказались индифферентными в смысле продуцирования эмоционально-мотивационных реакций.

Эффект самораздражения у обезьян выражен наиболее интенсивно при локализации электродов в головке хвостатого ядра, бледном шаре, переднем и латеральном гипоталамусе, переднем гиппокампе, переднем ядре таламуса, мезэнцефалической ретикулярной формации [25-27, 30, 91], интраламнарных ядрах таламуса, скорлупе, своде [66], супракаллозальной извилине, заднем гиппокампе, передней комиссуре, лучистом венце, базальном ядре миндалина [29]. Менее постоянные положительные реакции наблюдаются при раздражении перегородки, мозолистого тела, медиальной поверхности височной доли [29]. К зонам, раздражение которых обезьяны стремятся предотвратить, принадлежат область вокруг средней линии переднего гипоталамуса и преоптическая область непосредственно под передней комиссурой [66].

Положительные и отрицательные реакции в ответ на раздражение филогенетически древних отделов головного мозга были описаны и у ряда других представителей животного мира. Птенцы 5-14 дней клюют специальный рычажный переключатель 260 раз за 10 минут с целью пропускания электрического тока через электроды, вживленные в область передней комиссуры [20]. Положительные реакции наблюдаются при стимуляции нео- и палеостриальных точек у голубей [54, 72] и участка, расположенного между мамилло-таламическим трактом и нисходящими ножками свода у коз [90]. Отрицательно и положительно подкрепляющие точки были обнаружены в зрительной корке рыб [24]. Следует отметить, что сравнительно-физиологический анализ представляет собой один из наиболее перспективных и все еще не разработанных аспектов нейрофизиологии аффективного поведения.

В целом, опыты с применением метода интракраниального самораздражения свидетельствуют о принципиальном значении архипалеокортикальных и подкорковых образований головного мозга для организации эмоционально-мотивационного поведения у животных разных уровней филогенетического развития. Тем не менее экспериментальные исследования, как показывает приведенный выше краткий обзор литературы, не дают единого представления относительно принадлежности отдельных структур указанного нервного кольца к инсверзивной или контраверзивной мотивационной системе.

Не исчерпывает проблему и метод мануального или «навязанного» раздражения эмоциогенных центров.

Еще в тридцатые годы нашего столетия Гессу [61] путем прямого электрического раздражения центрального серого вещества удалось вызвать у кошек спонтанную агрессивность с соответствующими сомато-вегетативными проявлениями, как-то: фырканье, пилоэрекция, выгибание спины, усиление слюноотделения, расширение зрачков, движение ушей взад-вперед и т. д.

Прямое электрическое раздражение боковых отделов гипоталамуса у кошек вызывало состояние повышенной агрессивности, хотя было ясно, что животные разумно направляли враждебность в соответствии со своими индивидуальными особенностями, приобретенными ранее навыками и предыдущим опытом [8].

Радиостимуляция определенных участков зрительного бугра центрального серого вещества усиливала агрессивность подопытных обезьян. Однако индуцированная таким образом враждебность носила целенаправленный характер и зависела от положения стимулируемого животного в иерархической структуре сообщества — искусственно вызванный агрессивный акт всегда направлен против более слабых особой обезьяней колонии.

Путем анализа аффективных реакций, вызванных электрическим раздражением структур переднего мозга и ствола мозга, у неанестезированных свободно передвигающихся кошек была выявлена обширная зона, управляющая поведением угрозы, атаки, бегства [18, 45, 46, 63, 64]. Эта функциональная система простирается от дорсомедиальных частей миндалины через концевые полоски на уровне передней комиссуры и оттуда через интермедиальную зону преоптической области и гипоталамуса в центральное серое вещество среднего мозга. Таким образом, субстрат, управляющий поведением угрозы—атаки, формирует подкорковую систему, расположенную в стенках нижнего рога боковых желудочков, третьего желудочка и силвиева водопровода.

На основании обобщения результатов проведенных исследований высказывается предположение, что нервный механизм, ответственный за указанные аффективные реакции, организован на трех уровнях, имеющих прогрессивно возрастающее значение: миндалины, гипоталамус, центральная серая масса среднего мозга [18]. При этом по данным ряда авторов на одном из этих трех уровней — в миндалевидном комплексе — существует четкая топографическая локализация функций. В частности, в опытах одних из первых проponentов локализационной гипотезы Урсин и Каада [106] реакция избегания у кошек вызывалась посредством прямого электрического раздражения зоны, простирающейся с роstralной части латерального ядра и преамигдаллярной области через область центрального ядра во внутреннюю капсулу. Защитные реакции, с другой стороны, запускаются с более вентромедиальной и каудальной частей амигдалы — задней части латерального ядра и латеральной части базального ядра. Более того, функциональная специализация была выявлена в пределах отдельных ядерных образований миндалевидного комплекса [10]. Согласно результатам указанного исследования центры, электрическая стимуляция которых в зависимости от параметров раздражения вызывает ориентировочную реакцию, реакции беспокойства и страха с избеганием, локализованы в парвицеллюлярной части базального ядра и медиальном ядре миндалины кошек. Следует отметить, что часто оборонительная реакция являлась смешанной и первоначально проявлялась в виде реакции нападения. Раздражение разных точек оказывает альтернативное влияние и на пищевое поведение. Магноцеллюлярная часть базального ядра и латеральное ядро тормозят, а кортикальное ядро облегчает эмоциональные реакции пищевого типа. Исходя из этих наблюдений, автор заключает, что по функциональной значимости друг от друга отличаются не только отдельные ядра миндалины, но и разные участки одного и того же ядра.

Однако взгляд о четкой топографической локализации функций в ядерных образованиях миндалевидного комплекса разделяется далеко не единодушно. Против распределения функций между цитоархитектоническими подразделениями миндалины свидетельствуют эксперименты, указывающие на широкое перекрытие эмоциональных точек в этой мощной нуклеарной массе [19, 51—53, 70, 79, 80]. Споставляя многочисленные данные относительно функциональной организации миндалевидного комплекса, Глор [53] приходит к заключению, что

представительство функций в амигдале и, по-видимому, в других риндэнцефалических структурах является глобальным, топографически недифференцированным.

В плане относительной, динамической природы локализации функций в лимбических структурах заслуживают внимания опыты, свидетельствующие о возможности изменения эмоциогенных свойств отдельных центров в зависимости от условий опыта. Реакция атаки, вызываемая раздражением гипоталамуса у кошек, может быть подавлена подпороговой стимуляцией тех участков миндалины, из которых при более сильных стимулах обычно запускаются реакции оборонительно-агрессивного типа [42]. Сходным образом, слабое электрическое раздражение миндалевидного комплекса у собак сопровождается уменьшением эмоциональных реакций типа страха и беспокойства, которые обычно наблюдаются при использовании более интенсивной стимуляции [47]. С точки зрения возможности приобретения новых функциональных свойств мозговыми структурами представляют особый интерес опыты Дельгадо [31], показывающие перевод нейтральных и позитивно мотивационных зон в негативно мотивационные у шимпанзе. Такая трансформация была достигнута путем сочетания радиостимуляции областей хвостатого тела, вызывающей *per se* положительные эмоциональные реакции с ретикулярной стимуляцией, сопровождающейся отрицательной эмоциональной окраской поведенческих реакций. Сходное обусловливание стало возможным при сочетании раздражения нейтральных и негативно мотивационных зон.

На основании анализа этих наблюдений, указывающих на возможность видоизменения положительно и отрицательно подкрепляющихся свойств некоторых мозговых структур опытом, автор высказывает чрезвычайно важное в теоретическом отношении положение о том, что решающим фактором в эмоциональном поведении является скорее «история» структуры, чем ее прирожденные физиологические особенности.

Клиническая нейрофизиология эмоций

Достижения экспериментальной нейрофизиологии эмоций с самого начала обрели большую применительную ценность. Изменения эмоциональной сферы, наблюдаемые при разрушении или прямом электрическом раздражении отдельных структур мозга — основных методов нейрофизиологического анализа аффективного поведения — можно расценивать, как некоторую упрощенную модель клинической картины ирритативных и паралитических патологических процессов. Факты, добытые при экспериментальном изучении эмоций, несмотря на известную противоречивость, проливают свет на патофизиологические механизмы ряда расстройств эмоциональной сферы у человека. Кроме того, эти данные способствуют формированию качественно нового, поразительного по смелости замысла направления в многовековой борьбе человечества с психическими недугами — программированной стимуляции, или стереотаксического разрушения глубинных образований головного мозга, с целью «благоприятного видоизменения эмоциональной реактивности» и лечения некоторых нервных заболеваний [7, 32]. В свою очередь, клинические наблюдения за пациентами с патологическими, или «программированными», очагами в разных структурах лимбико-мезо-энцефалического кольца явились значительным вкладом в изучение нейрофизиологических основ эмоций.

Пароксизмальные расстройства психо-эмоциональной сферы в виде дереализации, деперсонализации, предчувствия неприятного, ужаса, страха, тоски, тревоги и других дисфорических и параноидных яв-



ний, как известно, составляют *клиническую картину т. н. психомоторной эпилепсии*. Данные электрофизиологических исследований головного мозга при этих «эндогенных вспышках импульсивности» часто выявляют заинтересованность височной области [44, 50, 94]. Обобщение данных клинической нейроморфологии и нейрофизиологии убеждает, что патологический процесс, являющийся очагом указанных психопатологических пароксизмов, локализуется, как правило, в пределах лимбического кольца [69]. Маклин [69] даже находит возможным употреблять термин «лимбическая эпилепсия» для квалификации сдвигов эмоционально-психической сферы, протекающих по типу эпилептических припадков. При этом в конвульсивную активность, по мнению автора, почти всегда вовлекается гиппокамп, который может являться первичным очагом судорожных разрядов или же разряжаться вторично в свет на притекающую из других структур пароксизмальную импульсацию.

В подавляющем большинстве клинических наблюдений «идиопатической» эпилепсии с иктальными психическими феноменами, заключающимися в вспышках ярости, автоматизмах, амнестических явлениях, сноподобных состояниях (dreamy states) и т. д., аутопсия выявляла глиоз гиппокампа, а в случаях обнаружения позитивных электроэнцефалографических данных фокус острых волн регистрировался преимущественно в передней височной доле на стороне поражения [73].

Резюмируя результаты проведенных исследований, можно заключить, что в возникновении симптомокомплекса височной эпилепсии принципиальное место принадлежит патологии Аммонова рога.

По данным патанатомического изучения материала, добытого после темпоральной лобэктомии у больных с височной эпилепсией, поражение гиппокампа обнаруживается в 71% случаев, а крючка и миндалевидного комплекса — в 64 и 35% соответственно [76]. Обобщая результаты этих наблюдений, исследователи приходят к заключению о принципиальной роли структур «в пределах и около» гиппокамповой извилины в механизме психопатологических пароксизмов, характеризующих височную эпилепсию. Грубые нарушения психо-эмоциональной сферы являются ведущими в клинической симптоматологии разнообразных эпилептогенных патологических процессов (аневризма, рубцы менингиомы, астроцитомы, размягчение), локализующихся в поясной извилине. У пациентов (36 случаев), обследованных в нейрохирургическом отделении госпиталя Св. Анны (Париж) по поводу эпилептических припадков, отмечались вспышки ярости, тревоги, разрушительные тенденции [75]. При этом подавляющее большинство этих больных, в характере которых наблюдались замкнутость и враждебность к окружающим, было интеллектуально сохранено. Цингулэктомию, предпринимаемую с психиатрической целью, приводила к купированию психопатологических пароксизмов. Иктальные эмоциональные феномены являются столь типичными для поражения поясной извилины, что на основании указанного критерия он находит возможным выделит «цингулярную эпилепсию» как особый вариант т. н. височной эпилепсии. Психопатологические сдвиги доминируют в клинической картине опухолей локализующихся в структурах лимбической системы. Патологическая агрессивность, разрушительные тенденции были описаны у больных с олигодендроглиомой левого гиппокампа, прорастающей в третий желудочек, артериовенозной мальформацией или ангиомой левой височной доли; астроцитомой левой поясной извилины; коллоидной кистой третьего желудочка [74].

Патологическая «эндогенная импульсивность» достигает чрезвычайной интенсивности при бешенстве, патологоанатомическую основу

которого, как известно, составляют включения телец Негри в гиппокампе. Принято считать, что именно поражение Аммонова рога является ответственным за чрезмерную раздражительность, сексуальную необузданность, приступы страха, ярости, агрессивности, наблюдаемые у больных в начальной стадии этой грозной формы вирусного энцефалита [100].

Обобщение ряда данных, касающихся клиники и хирургического лечения психомоторной эпилепсии, убеждает в принципиальной роли височных областей головного мозга в регуляции сексуального поведения у человека. Гасто и Коломб [49] описали гипосексуальность, порой доходящую до полного отсутствия либидо у больных с манифестированным или субклиническим эпилептогенными очагами в височной доле. На основании отсутствия сексуального влечения, при сохраненных первичных и вторичных половых признаках, авторы находят возможным выделить «ринэнцефалическую психомоторную эпилепсию» как одну из разновидностей психомоторной эпилепсии. При этом в основе электроэнцефалографических, пароксизмальных и межприпадочных клинических проявлений указанного заболевания лежит поражение гиппокампальной извилины, самого гиппокампа, миндалевидного комплекса, инсулярной и пери-инсулярной областей. Для объяснения патофизиологических механизмов этого своеобразного нарушения эмоциональной сферы Гасто [49] выдвинул гипотезу, согласно которой возбуждение лимбической системы, вызванное эпилептическими разрядами в передних отделах височной доли, приводит к глобальному подавлению сексуальных функций. Веским доводом в пользу такого допущения служат клинические данные, свидетельствующие о «ребаунде» полового влечения у больных, подвергшихся височной лобэктомии с целью купирования психомоторных пароксизмов [23]. В указанном исследовании у 11 пациентов с эпилептическими припадками разной формулы, интенсивности и давности было выявлено глобальное подавление сексуальных функций, что выражалось в отсутствии как субъективно-эмоциональных, так и сомато-вегетативных проявлений полового возбуждения. На основании тщательных клинико-параклинических исследований во всех случаях был поставлен диагноз височной эпилепсии, а, как показало последующее морфологическое изучение операционного материала, этиопатогенетическими факторами являлись астроцитомы, кальцифицированная гематома, артериовенозная аневризма или выявляемый микроскопически глиоз. Одностороннее удаление височной доли, являющейся фокусом эпилептической активности, в подавляющем большинстве случаев сопровождалось восстановлением сексуальных функций. Интересно отметить при этом, что наблюдаемый «ребаунд» коррелировал с купированием эпилептических припадков — восстановление половой активности достигало наибольшей интенсивности при полном исчезновении клинических и электроэнцефалографических вклатных феноменов.

В последние годы для хирургического лечения психопатологических сдвигов, не поддающихся психотропной терапии, рядом авторов было предложено, как альтернатива височной лобэктомии, более щадящее оперативное вмешательство — стереотаксическое повреждение одного из самых мощных эмоциогенных звеньев лимбического кольца — миндалевидного комплекса. По данным Нарабаши и Уно [81], у людей с патологической агрессивностью, представляющих большую социальную опасность, в ряде случаев отмечался поразительный сдвиг в эмоциональной сфере в сторону спокойствия после электролитической коагуляции указанной структуры. Некоторое улучшение психоэмоциональной сферы вследствие билатеральной амигдалэктомии было опи-

саю у больных с психомоторной эпилепсией, страдающих пароксизмами депрессии или агрессии [59].

Примечательны результаты клинико-физиологических исследований больного с височной эпилепсией, у которого были хронически вживлены электроды в разные участки миндалевидного ядра [100]. Электрическое раздражение одной точки в медиальной зоне вызывало неприятные ощущения в виде «боли», «потери контроля над собой», ожидания вспышки агрессивности. При стимуляции точки, расположенной в 4 мм латеральнее предыдущей, возникали состояния с противоположной эмоциональной окраской, которые больной описывал как «сверхоблегчение», «парение в облаках» и т. д. Такая благоприятная смена настроения длилась от 8 до 36 часов после прекращения раздражения. Была разработана соответствующая схема «навязанной стимуляции», благодаря которой психомоторные припадки не возникали в течение 3-х месяцев. Небольшая электрокоагуляция в медиальных частях миндалевидных ядер билатерально сопровождалась прекращением иктальных расстройств эмоциональной сферы за весь послеоперационный период наблюдения (2 года). Благоприятное влияние электрического раздражения миндалевидного ядра на психоэмоциональную сферу было описано указанными авторами на больном с классической височной эпилепсией. В течение одного года у наблюдаемого отмечалось отсутствие дисфории и спонтанной агрессивности, составляющих основные черты его характера до стимуляции. Ослабление спонтанных приступов агрессивности путем повторных кратковременных раздражений миндалевидного ядра описано Дельгадо и сотр. [33]. Коррегирование церебральных нарушений путем прямого электрического раздражения разных звеньев лимбической системы, по мнению Дельгадо [8], таит в себе большие перспективы в лечении таких пагубных надломов эмоциональной сферы, как спонтанная ярость, депрессия, патологическая тревога и страх.

Вышеприведенные экспериментальные и клинические исследования, безусловно, свидетельствуют о том, что структурам лимбического кольца принадлежит принципиальная роль в организации эмоционально-мотивационных проявлений адаптивного поведения. Тем не менее, имеющиеся на сегодняшний день данные относительно нервных механизмов аффективных состояний не всегда могут служить доказательством в пользу строгой функциональной специализации отдельных образований «круга Пейпза». Даже беглый анализ фактического материала убеждает, что сходные эмоциональные реакции могут быть триггерованы при электрическом раздражении различных структур «висцерального мозга». С другой стороны, ирритация одних и тех же структур нередко влечет за собой различные, порой противоположные, аффективные реакции. Сходное противоречие выявляется и при анализе функциональных последствий деструктивных поражений отдельных эмоциональных образований. При интерпретации экспериментально-клинических сведений об изменениях в эмоциональной сфере, наступающих в ответ на раздражение или разрушение тех или иных пунктов головного мозга, следует, на наш взгляд, исходить из классической неврологической формулировки, согласно которой «локализация симптомов не означает локализацию функций». В этом плане следует признать справедливым представление о том, что какой-либо отдельно взятый компонент эмоциональной реакции зависит от деятельности не одной структуры, а целой системы их, от взаимодействия элементов, обладающих полифункциональными свойствами [4].

Таким образом, изучение нейроанатомических основ эмоций должно вестись с позиций целостной, системной организации отражательно-приспособительных функций головного мозга [1—4, 17, 58].

При попытке анализа причин разноречивости данных относительно нейрофизиологических механизмов эмоционального поведения исследователи ссылаются на такие важные моменты, как условия внешней среды, уровень пищевого и гормонального насыщения, предыдущая активность [37], индивидуальные различия в уровне возбудимости вегето-соматических аппаратов, ответственных за эмоциональное возбуждение [22].

Принципиальные противоречия, возникшие при изучении нейрофизиологической организации аффективного поведения, естественно, поставили исследователей перед настоятельной необходимостью поиска новых путей в этом направлении. Об одном из перспективных, на наш взгляд, подходов к анализу нервных механизмов эмоций и пойдет ниже речь.

НА РУБЕЖЕ ДВУХ ПРОБЛЕМ

Изучение нервного субстрата эмоций с позиций представления о целостной организации поведения, безусловно, подразумевает вскрытие механизмов интегративной, координированной деятельности отдельных аппаратов, вовлеченных в реализацию аффективных проявлений. С точки зрения принципиальной важности объединения в единую систему отдельных структур, участвующих в регуляции эмоциональных реакций, заслуживает внимания предлагаемое Р. Доти [36] толкование термина «лимбическая система». В этом термине, по его мнению, ключевое значение должно быть отнесено слову «система», т. к. оно подчеркивает богатство волокистых взаимосвязей, являющееся одной из анатомических особенностей указанного нервного круга. Попытка экспериментального анализа нервных механизмов эмоций в аспекте морфо-физиологических взаимоотношений между структурами, расположенными на разных уровнях головного мозга, предпринималась неоднократно [5, 11, 16, 40—43, 71, 83, 92, 93, 103]. Однако указанные работы, как правило, ограничиваются выявлением структурных и функциональных взаимосвязей между гомолатеральными структурами неокортикального, лимбического, диэнцефального уровней. Между тем, как известно, структурная организация эмоциогенных зон, как и, впрочем, всей центральной нервной системы, подчинена принципу зеркальной симметрии. Отсюда понятно, что наши представления о нейрофизиологической основе аффективного поведения как акта, имеющего целостную организацию, не могут быть полными без знания взаимосвязей между соответствующими конралатеральными структурами, входящими, по современным воззрениям, в ту или иную функциональную систему эмоций. Этот вопрос все еще находится в начальной стадии разработки. Однако, несмотря на крайнюю немногочисленность проведенных в этом направлении исследований, уже сейчас накоплен ряд данных, обобщение которых может представлять значительный интерес как для понимания механизмов интегративной деятельности противоположных церебральных центров, так и для анализа нервного субстрата эмоций.

История «слияния» двух узловых проблем современной нейрофизиологии начинается, пожалуй, с экспериментов, предпринятых с целью выявления возможных особенностей протекания классического синдрома Клувер-Бюси у обезьян с расщепленным мозгом [39]. Особенности эти оказались прямо-таки поразительными.

При одностороннем удалении миндалевидного комплекса в эмоциональной сфере резусов не наблюдалось никаких изменений — их поведение, так же как и до операции, характеризовалось агрессивностью и пугливостью. На следующем этапе у животных было произведено

среднелинейное рассечение зрительной хиазмы и переднемозговых комиссуральных волокон (мозолистое тело, передняя, гиппокамповая комиссуры). Путем такого оперативного вмешательства, как известно, восходящая информация с каждого глаза направляется изолированно в одно, ипсилатеральное, полушарие; достигается функциональная взаимоиоляция двух половин головного мозга в процессе зрительного восприятия [77, 78, 98, 99, 107]. Обезьяны с расщепленным мозгом и односторонней амигдалэктомией оставались такими же дикими и недружелюбными, как прежде. Закрывание светонепроницаемой маской глаза, связанного с полушарием, лишенным миндалины, не сопровождалось никакими изменениями в эмоциональных реакциях животных. Однако перенос маски повлек за собой «драматический» сдвиг в поведении обезьян — при восприятии окружающей среды «травмированным» полушарием они не показывали никаких признаков агрессии или боязни, становились ручными и миролюбивыми. Даже при виде змеи, которая у обезьян обычно вызывает бурную эмоцию страха, они оставались удивительно невозмутимыми.

Таким образом, при поступлении периферического зрительного входа в полушарие с удаленным миндалевидным комплексом у комиссуротомированных животных появляются признаки «психической слепоты» по типу синдрома Клювер-Бюси. Полушарие, лишенное миндалины, лишается тем самым способности осуществлять эмоциональную оценку раздражителей внешней среды (в данном случае зрительных), а контралатеральная амигдала не может быть использована с этой целью вследствие прерывания путей межполушарной передачи информации.

Дальнейшим шагом в установлении структурно-функциональных основ взаимодействия сенсорных механизмов одной половины головного мозга с эмоциогенными центрами противоположной стороны явилась созданная Доти и сотр. [9, 38] модель синдрома Клювер-Бюси. В этом случае у обезьян производилась перерезка одного зрительного тракта и таким образом соответствующее полушарие лишалось периферического зрительного входа, на контралатеральной же стороне удалялся миндалевидный комплекс. У прооперированных таким образом животных в дальнейшем перерезали переднюю спайку и мозолистое тело, оставляя интактными валик мозолистого тела и псалтериум, на которые накладывали лигатуру — «силлок». Обезьяны с частичным расщеплением мозга неотличимы от нормальных сородичей в эмоциональной оценке окружающей среды. У них наблюдается такая же настороженность и боязливость при приближении экспериментатора, как до операции. Вытягиванием силка производится безболезненная перерезка оставшихся интактными сплениальной части мозолистого тела и псалтериума у ненаркотизированных животных. И хотя вся процедура, по словам автора, занимает всего 5 минут после нее наступает полное изменение поведения обезьяны — она становится совершенно равнодушной к присутствию человека.

Таким образом дополнительная перерезка нарушает необходимую для эмоциональной оценки раздражителей внешней среды коммуникацию между «зрячим», но лишенным миндалины полушарием, и «слепым» полушарием, где миндалевидный комплекс сохранен. Такая «передача страха», по заключению автора, должна осуществляться посредством сплениальной части мозолистого тела. Следует отметить, что в этих опытах, как и в экспериментах Даунера, эмоциональное безразличие наблюдалось лишь при зрительном восприятии окружающего, на осязательные же раздражители (прикосновение человеческой руки) животные отвечают обычной реакцией страха.

При анализе нейрофизиологических основ «эмоциональной связи» (Р. Доти) двух полушарий, устанавливаемой через комиссуральный



путь, возникает чрезвычайно важный вопрос:... в каком направлении идет информация? Возможно, зрительная кора дает абстрактную картину окружающего и затем посылает ее к миндалине или же миндалина разыскивает в зрительной системе определенный образ, приводящий к появлению страха? Р. Доти высказывает предположение, что зрительная информация, обработанная в одном полушарии, должна достигать через валик мозолистого тела противоположной височной доли и в конечном счете миндалевидного комплекса, который формирует «моторный и эмоциональный» компоненты реакции страха. Такое объяснение носит чисто умозрительный характер, т. к. проведенные исследования, по признанию самого автора, пока еще не дают сколько-нибудь ясного представления о направлении информации между сенсорными и эмоциогенными центрами двух полушарий. Решение указанного вопроса, безусловно, имеет принципиальное значение для познания целостной организации эмоционального поведения.

В целом, вышеизложенные экспериментальные исследования дают основание полагать, что межполушарные взаимоотношения, осуществляемые на уровне комиссуральной системы, и прежде всего мозолистого тела, должны играть важную роль в регуляции нейродинамических процессов, лежащих в основе эмоциональной реакции страха.

Но, по-видимому, не при всех формах аффективного поведения установление «эмоциональной связи» между полушариями зависит от целостности мозолистого тела. Такой вывод можно сделать исходя из анализа результатов одностороннего раздражения центров удовольствия у кошек с расщепленным мозгом [110]. В указанном исследовании у животных с рассеянными по средней линии оптической миелинной, мозолистым телом, передней комиссурой и вживленными в одну из лимбических зон (латеральный гипоталамус, вентральная мезэнцефалическая ретикулярная формация, латеральное магноцелюлярное красное ядро, область между латеральным и дорсальным гипоталамусом, преоптическая область) биполярными электродами вырабатывалась условная реакция инструментального типа, основанная на дифференциации зрительных раздражителей. Дотрагивание до панели в ответ на появление на ней соответствующей фигуры вознаграждалось электрическим раздражением центра удовольствия. Та же реакция при предъявлении дифференцированного изображения не подкреплялась стимуляцией. Зрительная дифференцировка, вырабатываемая в условиях бинокулярного восприятия в ответ на одностороннее раздражение данной лимбической области, воспроизводилась при изолированной стимуляции каждого глаза, т. е. консолидация следов памяти происходила в обоих полушариях. Кроме того, на базе стимуляции лимбических структур одной стороны удалось «обучить» каждое полушарие противоположным задачам зрительного различения по известному методу [104] одновременного монокулярного предъявления конфликтующих проблем. Таким образом, одностороннее электрическое раздражение центров удовольствия способствует выработке зрительной дифференцировки как в ипсилатеральной, так и контралатеральном полушариях несмотря на отсутствие переднемозговых спаек.

Такая стимуляция, по заключению автора, оказывает центральное влияние, которое передается через комиссуральную и стволовую волокнистые системы. Данные опытов с односторонним раздражением центров удовольствия у кошек с расщепленным мозгом свидетельствуют о принципиальной роли ствольных структур в билатеральном воздействии активности ипсиверзивных эмоциогенных структур. Среди проблем, выдвинутых в результате экспериментов над животными с расщепленным мозгом, значительный интерес в плане дальнейшего изучения морфо-физиологической организации аффективного поведения

კ. შატაშვილი სსრკ სსრკ
სსრკ მედიცინის ინსტიტუტი
ბიბლიოთეკა

10997

представляет вопрос о возможных особенностях механизмов межполушарных связей разных функциональных подразделений лимбической системы. Сопоставление результатов указанных исследований, в частности, дает основание полагать, что структуры, управляющие эмоцией страха, взаимодействуют с высшими гностическими центрами противоположной стороны исключительно или преимущественно через переднеязыковые комиссуральные пути, тогда как зоны удовольствия используют более диффузную систему межполушарной интеграции.

Уточнение механизмов билатеральной интеграции лимбических функций предполагает использование экспериментальных моделей, где разобщение больших полушарий будет сочетаться со среднелнейными перерезками, захватывающими более каудально расположенные образования. Сравнение функциональных последствий раздражения, или деструкции разных отделов лимбического кольца разобщенных полушарий, позволит в свою очередь проводить анализ нейрофизиологических основ аффективного поведения с исключением таких факторов как индивидуальные особенности в.н.д., уровень гормонального и пищевого насыщения, уровень и знак мотивации в момент эксперимента и т. д. Иначе говоря, расщепленный мозг как бы предоставляет возможность сравнения двух мозгов с различными ирритативными, или паралитическими, очагами, функционирующих при прочих равных условиях гомеостаза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., 1949, 9—128.
2. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
3. Анохин П. К. Успехи физиол. наук, 1, 19—51, 1970.
4. Беленков Н. Ю. В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций. Л., 1972, 27—63.
5. Белокриницкий В. С. Особенности структуры и связей на протяжении гиппокампа. XXIII совещание по проблемам высшей нервной деятельности. Горький, 1972, 225—226.
6. Бернгов И. С. Структура и функции коры большого мозга. М., 1969.
7. Бехтерева Н. П. Успехи физиол. наук, 1, 2, 56—70, 1970.
8. Дельгадо Х. Мозг и сознание. М., 1971.
9. Доти Р. Односторонний энграм. Доклад на заседании Ученого совета Института физиологии АН ГССР, Тбилиси, 1973.
10. Мгалоблишвили М. М. Роль миндалевидного комплекса в регуляции мотивационно-эмоционального поведения и краткосрочной памяти кошки. Дисс., Тбилиси, 1972.
11. Наута У. В кн.: Механизмы целого мозга. М., 1963, 182—198.
12. Нуцубидзе М. А. Ж. высш. нервн. деят., 14, 172—179, 1964.
13. Ониани Т. Н., Нанейшвили Т. Л., Коридзе М. Г., Абзанидзе Е. В. В кн.: Современные проблемы деятельности и строения центральной нервной системы. Тбилиси, 1968, 15, 97—127.
14. Орджоникидзе Ц. А., Нуцубидзе М. А. Тр. Ин-та физиол. АН ГССР, 12, 95—106, 1961.
15. Симонов П. В. В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций. Л., 1972, 124—142.
16. Смирнов В. М. В кн.: Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. М.—Л., 1966, 134—140.
17. Хананашвили М. М. В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций. Л., 1972, 63—77.
18. Ханспергер Р. В кн.: Лимбика. Л., 1967, 92—94.

19. Anand B. K., Dua S. *Science*, **122**, 1139, 1955.
20. Andrew R. J. *Nature*, **213**, 847—848, 1967.
21. Bard P., Mountcastle V. *Цит. по М. М. Хананашвили*, **17**, 1948.
22. Bindra D. A. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **159**, 1071—1083, 1969.
23. Blumer D., Walker A. E. *Arch. Neurol.*, **16**, 37—43, 1967.
24. Boyd E. S., Gardner L. C. *Science*, **136**, 648—649, 1962.
25. Brady J. V. In: *Reticular Formation of the Brain*. Ed. by H. H. Jasper, L. D. Proctor, R. S. Knighton, W. C. Noshay, R. T. Costello. Boston, 1958: (89—703).
26. Brady J. V. In: *Electrical Studies on Unanesthetized Brain*. Ed. by E. R. Ramey and D. S. O'Doherty. New York, 1960: 52—77.
27. Brady J. V., Conrad D. G. J. *Exp. Anal. Behav.*, **3**, 93—106, 1960.
28. Broca P. 1878. *Цит. по MacLean*, 69.
29. Burstein B., Delgado J. M. R. *J. comp. physiol. Psychol.*, **51**, 6—10, 1958.
30. De Jong R., Itabashi H., Olson J. *Arch. Neurol.*, **20**, 339—348, 1969.
31. Delgado J. M. R. In: *Aggressive Behaviour*. Ed. by S. Carattini and E. B. Sigg. 1966: 109—119.
32. Delgado J. M. R. In: *Physiological Correlates of Emotion*. Ed. by P. Black. New York—London, 1970: 189—202.
33. Delgado J. M. R., Mark V., Sweet W., Ervin F., Weiss G., Bachy-Rita G., Hagiwara R. *J. nerv. ment. Dis.*, **147**, 329—340, 1968.
34. Delgado J. M. R., Roberts W. W., Miller N. E. *Am. J. Physiol.*, **179**, 587—593, 1954.
35. Doty R. W. In: *Electrical Stimulation of the Brain*. Ed. by D. E. Sheer. Texas Press, Houston, 1961: 397—412.
36. Doty R. W. In: *Cybernetics of Neural Processes*. Quaderni de "La Ricerca Scientifica", No. 31. Ed. by E. R. Calamello. Rome, 1965: 95—116.
37. Doty R. W. *Ann. Rev. Psychol.*, **20**, 289—320, 1969.
38. Doty R. W., Negrao N., Yamaga K. For the IV Symposium of The Three Institutes (Warsaw—Moscow—Prague). *Brain and Behavior*, Jablona, Poland, 2—8, July, 1972.
39. Downer J. L. Dec. In: *Interhemispheric Relations and Cerebral Dominance*. Baltimore, 1968, 87—100.
40. Dunsmore R. H., Mennox M. J. *Neurophysiol.*, **13**, 207—213, 1950.
41. Egger M. D. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **23**, 6—15, 1967.
42. Egger M. D., Flynn J. P. *Science*, **136**, 43—44, 1962.
43. Egger M. D., Flynn J. P. In: *Progresses in Brain Research*. Ed. by W. A. Adey and T. Tokizane, **27**, 165—182, 1967.
44. F Iconer M. A., Hill D., Meyer A., Wilson J. L. In: *Temporal Lobe Epilepsy*. Springfield, Illin., 1958.
45. Fernández de Molina A., Hunsperger R. W. *J. Physiol.*, **145**, 251—255, 1959.
46. Fernández de Molina A., Hunsperger R. W. *J. Physiol.*, **160**, 200—213, 1960.
47. Fonberg E. *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, **23**, 171—180, 1963.
48. Fuller J. L., Rosvold H. E., Pribram K. H. *J. comp. physiol. Psychol.*, **50**, 89—96, 1957.
49. Gastaut H., Collomb H. *Ann. Medicopsychol.*, **112**, 657—696, 1954.
50. Gastaut H., Morin G., Lesévere V. *Ann. med. Psychol.*, **113**, 1—14, 1955.
51. Gloor P. D. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **7**, 223—242, 1955.
52. Gloor P. D. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **7**, 23—262, 1955.
53. Gloor P. D. In: *Handbook of Physiology*. Sect. 1. Neurophysiology, vol. 2. Ed.: J. Field. Am. Physiol. Soc., Washington, D. C., 1960: 1395—1420.
54. Goodman I. J., Brown J. L. *Life Sci.*, **5**, 693—704, 1966.
55. Green J. D., Clemente C. D., Groot J. De. *J. Comp. Neurol.*, **108**, 505—536, 1957.

53. Green J. D., Arduini A. A. *J. Neurophysiol.*, **17**, 533—557, 1954.
57. Hara K., Myers R. E. *Brain Res.*, **52**, 131—144, 1973.
58. Heath R. *Am. J. Psychiat.*, **120**, 571—577, 1963.
59. Heimbürger R. R. *J. Am. Med. Ass.*, **198**, 741—748, 1956.
60. Herrick C. J. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **19**, 7—14, 1933.
61. Hess W. R. *Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. I. Die Methodik der lokalisieren Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte*. Leipzig, Georg Thieme, S. 122.
62. Jonason K. R., Enloe L. J. *J. comp. physiol. Psychol.*, **75**, 286—301, 1971.
63. Kaada B. P., Anderssen P., Jansen J., *J. Neurology*, **4**, 48—55, 1954.
64. King H. In: *Electrical Stimulation of the Brain*. Austin Univ. Texas Press, 1961, 477—485.
65. Klüver H., Bucy P. C. *Am. J. Physiol.*, **119**, 352—353, 1937.
66. Lilly J. C. *Science*, **125**, 748—749, 1957.
67. MacLean P. D. *Psychosom. Med.*, **11**, 338—353, 1949.
68. MacLean P. D. In: *The Central Nervous System and Behavior*. Second Conference. Ed. by M. A. Brazier. Madison Printing Co., 1959: 31—118.
69. MacLean P. D. In: *Physiological Correlates of Emotion*. Ed. by P. Black. New York—London, 1970: 123—146.
70. MacLean P. D., Delgado J. M. R. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **5**, 91—103, 1953.
71. MacLean P. D., Pribram K. J. *Neurophysiol.*, **16**, 312—323, 1953.
72. MacPhail E. M. *Psychol. Sci.*, **5**, 7—8, 1965.
73. Malamud N. *Arch. Neurol.*, **14**, 190—195, 1966.
74. Malamud N. *Arch. Neurol.*, **17**, 113—119, 1957.
75. Mazars G. *Epilepsia*, **11**, 41—47, 1970.
76. Meyer A., Falcoer M. A., Beck E. J. *Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, **17**, 276—286, 1954.
77. Myers R. E. *Brain*, **79**, 358—363, 1956.
78. Myers R. E. *Arch. Neurol.*, **1**, 74—77, 1959.
79. Nauta W. J. H. *Brain*, **81**, 319—340, 1958.
80. Nauta W. J. H. *J. Anat.*, **95**, 515—531, 1961.
81. Narabayshi H., Uno M. *Coafin. Neurol.*, **27**, 168—180, 1966.
82. Nielson H. C., Doty R. W., Rutledge L. T. *Am. J. Physiol.*, **194**, 427—432, 1958.
83. Niemer W. T., Goodfellow E. F., Speaker I. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **15**, 827—838, 1963.
84. Olds J. J. *J. comp. physiol. Psychol.*, **49**, 281—285, 1956.
85. Olds J. *Sci. Am.*, **195**, 105—116, 1955 a.
83. Olds J. In: *Reticular Formation of the Brain*. Ed. by H. H. Jasper, L. D. Proctor, R. S. Knighton, W. C. Noshay, R. T. Costello. Boston, 1958: 671—687.
87. Olds J., Milner P. J. *J. comp. physiol. Psychol.*, **47**, 419—427, 1954.
83. Olds J., Peretz B. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **12**, 445—454, 1960.
89. Papez J. W. *Arch. Neurol. Psychiat.*, **3**, 725—743, 1937.
90. Person N. *Acta physiol. scand.*, **55**, 275—281, 1962.
91. Porter R. W., Cornard D. G., Brady J. V. J. *Exp. Analys. Behav.*, **2**, 43—55, 1959.
92. Pribram K., Lennox M., Dunsmore R. J. *Neurophysiol.*, **13**, 127—136, 1950.
93. Pribram K., MacLean P. J. *Neurophysiol.*, **16**, 324—331, 1953.
94. Roger A., Dongier H. *Rev. neurol.*, **83**, 593—602, 1950.
95. Rosvold H. E., Delgado J. M. R. *J. comp. physiol. Psychol.*, **49**, 365—372, 1956.
96. Schreiner L., Kling A. J. *Neurophysiol.*, **16**, 643—659, 1953.
97. Sloan N., Jasper H. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **11**, 317—325, 1950.
98. Sperry R. W. *Anat. Rec.*, **131**, 297—308, 1958.

99. Sperry R. W. Science, 133, 13—22, 1961.
100. Sweet W. H., Ervin F., Mark V. H. In: Aggressive Behaviour. Ed. by S. Garattini and E. B. Sigg. 1969, 336—352.
101. Terzian H., Dalle Ore G. Neurology, 5, 373—380, 1955.
102. Thomson A. F., Walker A. E. Arch. Neurol. Psychiat., 65, 251—252, 1951.
103. Tokizane T., Kawamura H., Iwamura G. Neurology, 2, 63—73, 1960.
104. Trevarthen C. B. Am. J. Psychol., 15, 485—492, 1960.
105. Ursin A. Exptl Neurol., 11, 61—79, 1965.
106. Ursin H., Kaada B. R. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 12, 1—20, 1960.
107. Voneida Th. J. Exptl Neurol., 8, 493—504, 1963.
108. Wilkinson H. A., Peele T. L. J. Comp. Neurol., 121, 425—440, 1963.
109. Wood C. D. Neurology, 8, 215—220, 1965.
110. Wright J. J. Exptl Neurol., 40, 273—285, 1973.

ჰემისფეროთა შორის ემოციურ-მოტივაციური ფუნქციების
ინტეგრაციის მიქანიზმების შესწავლისათვის

კ. აკბარდია, ვ. მოსიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი
რ ე ზ ი უ მ ე

ნაშრომში მოცემულია ემოციათა ნერვული მექანიზმების შესახებ არსებული მონაცემების ანალიზი. განსაკუთრებული ყურადღება ეთმობა ლიმბური რქალის სტრუქტურებს, რომელთაც გადამწყვეტი მნიშვნელობა ენიჭებათ ემოციურ-მოტივაციური რეაქციების წარმართვაში. გარდა ამისა, ემოციების ნერვული სუბსტრატი განიხილება თავის ტვინის ფუნქციათა და ერთიანი სისტემური ორგანიზაციის თვალსაზრისით. ამ მხრივ განსაკუთრებით საინტერესოა საკითხი აფექტური ქცევის ბილატერალური ინტეგრაციის ცენტრალური მექანიზმების სტრუქტურულ-ფუნქციონალური საფუძვლების შესახებ. ნაშრომში მოცემულია დასკვნა, რომ ტვინგაყოფილ ცხოველებზე ჩატარებული ექსპერიმენტები იძლევიან ჰემისფეროთა შორის „ემოციური კავშირის“ განხორციელებაში კომისურული სისტემის როლის დადგენის საშუალებას.

STUDY OF THE MECHANISMS OF INTERHEMISPHERIC INTEGRATION
OF EMOTIONAL-MOTIVATIONAL FUNCTIONS

K. K. AKBARDIA, V. M. MOSIDZE

Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

Efforts of experimental and clinical analysis of the nervous mechanisms of emotions yielded a number of important findings. Investigations of the last years have led to the belief that the limbic circuit has a paramount role to play in the regulation of emotional-motivational reactions. With the accumulation of new evidence, the investigators' ever increasing interest has been attracted by the nervous substrate of emotions from the standpoint of integral system organization of reflective-adaptational functions of the brain. In this aspect the structural and functional basis of bilateral integration of the central mechanisms responsible for affective behavior is of considerable interest. The basic experimental approach to reveal the consistency of "emotional relation" between the hemispheres appears to be the analysis of the peculiarities of the course of affective reactions in split-brain animals.

УДК 612.826.4.830

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕДНЕГО И ЗАДНЕГО ГИПОТАЛАМУСА НА ПОЗДНИЕ РАЗРЯДЫ СПИННОГО МОЗГА

Т. Л. Нанейшвили, М. А. Бурджанадзе

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 24.4.1975

В острых опытах, проведенных на хлоралозированных (25—30 мг/кг) взрослых кошках, в переднем роге люмбального отдела спинного мозга, при одиночном электрическом раздражении дорсального корешка, зарегистрированы нейроны, разряжающиеся только лишь во время возникновения поздних разрядов спинного мозга. Зарегистрированы также нейроны, которые разряжаются как во время возникновения позднего разряда. Последний отражает активацию спинно-бульбо-спинальной системы.

Показано тормозящее влияние переднего и облегчающее влияние заднего гипоталамуса на поздние разряды спинного мозга. Приводится фактический материал, указывающий на осуществление гипоталамических влияний на поздние разряды спинного мозга на уровне бульбарной ретикулярной формации.

Хорошо известно, что в ответ на одиночное электрическое раздражение дорсального корешка спинного мозга от вентрального корешка соответствующего сегмента отводится сложный рефлекторный разряд, отражающий активность как собственно сегментарных рефлекторных путей (моно- и полисинаптические рефлексы) [1, 5, 12, 13, 14], так и спинно-бульбо-спинальной системы [3, 4, 19]. Активацию спинно-бульбо-спинальной системы отражают т. н. поздние разряды, возникающие вслед за моно- и полисинаптическими разрядами, со скрытым периодом в 20—30 мсек. По данным литературы, спинно-бульбо-спинальная система должна играть важную роль в осуществлении супраспинального контроля спинальной деятельности [3, 19]. Поэтому, исходя из известного факта о различном влиянии переднего и заднего гипоталамуса на моторную деятельность животного [9, 11, 20], мы задались целью изучить характер этих влияний на поздние разряды спинного мозга.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 19 взрослых кошках, находящихся под хлоралозовым (25—30 мг/кг, внутривенно) наркозом. Вживление раздражающих биполярных электродов, изготовленных из константана с фабричной изоляцией, в передний (А-14, L-2,5, H-3,5) и задний (А-9,5, L-3, H-4) гипоталамус производили по координатам атласа Джаспера и Аймонэ-Марсана [10]. Биполярные отводящие электроды вживляли также в продолговатый мозг. После ламинэктомии в люмбальном отделе вскрывали твердую мозговую оболочку и выделяли дорсальные

и вентральные корешки сегмента L₆. По окончании операции животным внутривенно вводили раствор d-тубокурарина и переводили их на искусственное дыхание. Для отведения клеточной активности спинного мозга применяли микроэлектроды, изготовленные из пирекса, заполненные 2M раствором цитрата натрия. Погружение микроэлектрода производилось электромеханическим микроэлектроманипулятором. Электрическое раздражение заднего корешка, а также различных частей гипоталамуса производилось прямоугольными импульсами. Рефлекторные разряды от вентральных корешков и клеточную активность спинного мозга, после соответствующего усиления, регистрировали с помощью катодного осциллографа. По окончании опытов производили морфологическое исследование мозга.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Закономерности возникновения поздних разрядов спинного мозга, отражающих активацию спинно-бульбо-спинальной системы, подробно изучены Шимамура и Ливингстоном [19], а также Иоселиани [3]. Нашими опытами также подтвердилось, что нервный путь, ответственный за возникновение поздних разрядов, проходит на бульбарном уровне ствола мозга. Так, на рис. 1 показано возникновение вызванного от-

рис. 1. Возникновение ответов в бульбарной части ствола мозга (1), в вентральном корешке спинного мозга (2) и поведение нейрона переднего рога данного сегмента спинного мозга (3) при одиночном электрическом раздражении дорсального корешка соответствующего сегмента.

Калибровка: 40 мсек, 250 мкв



вета в бульбарной части ствола мозга при одиночном раздражении дорсального корешка. Разница между скрытыми периодами возникновения вызванного ответа в бульбарной части ствола (20 мсек) и позднего разряда, регистрируемого от вентрального корешка (около 30

мсек), а также клеточной активности на сегментарном уровне (около 30 мсек), говорит в пользу участия бульбарной части ствола в возникновении поздних разрядов.

В наших опытах изучались реакции нейронов передних рогов люмбального отдела спинного мозга. Особое внимание было обращено на поведение тех нейронов, которые разряжаются во время возникновения поздних разрядов спинного мозга. Как было показано выше, при одиночном электрическом раздражении дорсального корешка, при хрстшем функциональном состоянии препарата, от переднего корешка регист-

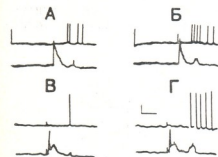


рис. 2. Корреляция между возникновением позднего разряда и разряжением нейрона переднего рога спинного мозга. Объяснение в тексте. Калибровка: 40 мсек, 250 мкв

рируется рефлекторный разряд, полисинаптического и позднего разрядов. Интересно, что в переднем роге люмбального отдела спинного мозга существуют нейроны, разряжение которых во времени совпадает с возникновением позднего разряда (рис. 2, А). Разряды этих нейронов учащаются в тех случаях,

когда применяется более сильное электрическое раздражение (4 в, 0,1 мсек) заднего корешка. Как видно на рис. 2, В, в последнем случае одновременно с учащением разрядов нейрона наблюдается увеличение амплитуды позднего разряда. В некоторых случаях, при применении одинакового напряжения (2 в, 0,1 мсек) для раздражения заднего корешка, наблюдается флюктуация амплитуды поздних ответов. При этом амплитуда моно- и полисинаптических компонентов не меняется (рис. 2, В, Г). На данном рисунке хорошо видно, что амплитуда позднего разряда возрастает одновременно с увеличением числа нейронных разрядов.

При слабом раздражении (1,5 в, 0,1 мсек) заднего корешка в переднем корешке поздний разряд не возникает (рис. 3, А); последний



Рис. 3. Влияние предварительного раздражения заднего гипоталамуса на рефлекторный разряд вентрального корешка и на активность нейрона переднего рога спинного мозга. А—до, Б—во время и В—после испытания предварительного раздражения заднего гипоталамуса. Калибровка: 40 мсек, 250 мкв

появляется при предварительном электрическом раздражении (4 в, 0,1 мсек) заднего гипоталамуса (рис. 3, Б). При этом наблюдается увеличение количества разрядов данного нейрона более чем в два раза (рис 3, А, Б). Необходимо отметить, что наряду с описанными изменениями, значительно увеличивается амплитуда моносинаптического разряда (70%), что ясно выражено на данном рисунке. В случае предварительного раздражения переднего гипоталамуса (5 в, 0,1 мсек) наблюдается полное подавление амплитуды позднего разряда и исчезновение разрядов нейрона (рис. 4); уменьшается также амплитуда моносинаптического разряда (55%), а сегментарный полисинаптический ответ полностью исчезает.

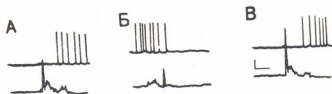


Рис. 4. Влияние предварительного раздражения переднего гипоталамуса на рефлекторный разряд вентрального корешка и на активность нейрона переднего рога спинного мозга. А—до, Б—во время и В—после испытания предварительного раздражения переднего гипоталамуса. Калибровка: 40 мсек, 250 мкв

Надо отметить, что нами зарегистрировано большое количество нейронов, разряжающихся как при возникновении полисинаптического (сегментарного) разряда, так и при возникновении позднего разряда. Так, на рис. 5 показано типичное поведение такого нейрона в ответ на

слабое (1,5 в, 0,1 мсек) и более сильное (2 в, 0,1 мсек) одиночное электрическое раздражение дорсального корешка. Хорошо видно, что при слабом раздражении дорсального корешка от вентрального корешка соответствующего сегмента регистрируются только сегментарные реакции, а данный нейрон разряжается только при возникновении полисинаптического сегментарного компонента (рис. 5, А). При более сильном раздражении, когда от переднего корешка регистрируется и

поздний разряд, то данный нейрон начинает разряжаться как во время возникновения полисинаптического сегментарного компонента, так и во время позднего компонента переднекрешкового рефлекторного разряда (рис. 5, Б). Под влиянием умеренного предварительного раздражения (1,5 в, 0,1 мсек) переднего гипоталамуса наблюдалось исчезновение позднего разряда переднекорешкового потенциала, и соответственно данный нейрон не разряжался (рис. 5, В, Г, Д). Интересно, что при слабом раздражении переднего гипоталамуса полисинаптический компонент переднекорешкового разряда также испытывает однотипные изменения, однако значительно в меньшей степени. Соответственно частота нейронных разрядов, коррелируемых с полисинаптическим сегментарным ответом, изменялась незначительно.

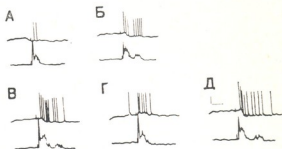


Рис. 5. Поведение нейрона переднего рога спинного мозга в ответ на слабое (А) и более сильное (Б) электрическое раздражение дорсального корешка соответствующего сегмента. Влияние предварительного раздражения переднего гипоталамуса на рефлекторный разряд вентрального корешка и на активность нейрона переднего рога спинного мозга. В—до, Г—во время и Д—после испытания предварительного раздражения переднего гипоталамуса. Калибровка: 40 мсек, 250 мкв

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Некоторые стороны клеточной организации спинно-бульбо-спинальной системы описаны в монографии Т. К. Иоселиани [3]. В наших опытах при одиночном раздражении дорсального корешка в вентральном роге спинного мозга зарегистрированы нейроны, разряжение которых находится в корреляции с возникновением поздних разрядов. По нашему мнению, в пользу этого говорит тот факт, что при применении сравнительно сильного раздражения дорсального корешка, одновременно с возрастанием амплитуды позднего разряда, наблюдается значительное учащение нейронных разрядов. В некоторых случаях, несмотря на одинаковые условия опыта, амплитуда поздних разрядов резко меняется, что говорит о лабильности позднего компонента переднекорешкового рефлекторного разряда [3, 4, 19]. Одновременное изменение частоты разряжения данных нейронов с изменением амплитуды поздних разрядов должно указывать на то, что активность этих нейронов определяет величину амплитуды позднего разряда спинного мозга. По-видимому, эти нейроны имеют определенное значение для осуществления супраспинального контроля рефлекторной деятельности спинного мозга. Электрическое раздражение заднего гипоталамуса, как это описывалось выше, вызывает учащение разрядов этих нейронов одновременно с возникновением позднего разряда. Нисходящее

влияние заднего гипоталамуса довольно-таки сложного характера, облегчает моносинаптический компонент, незначительно подавляет полисинаптический компонент и значительно облегчает поздний разряд. Подавление всех компонентов переднекорешкового рефлекторного разряда при раздражении переднего гипоталамуса указывает на противоположные нисходящие влияния со стороны переднего и заднего гипоталамуса на рефлекторную деятельность спинного мозга. Эти данные полностью согласуются с результатами, согласно которым у интактных животных раздражение переднего гипоталамуса вызывает снижение моторной активности [9, 20], а при раздражениях заднего гипоталамуса возникают активные поведенческие акты [2, 9, 11].

По приведенным выше результатам трудно судить о механизмах, по которым осуществляется нисходящее влияние различных частей гипоталамуса. Однако по данным литературы известно, что гипоталамические нисходящие эфферентные пути достигают в основном бульбарной ретикулярной формации и в очень незначительном количестве начальных шейных сегментов спинного мозга [7, 8]. Исходя из этого, можно предположить, что гипоталамические влияния на спинальную деятельность осуществляются посредством вовлечения в этот процесс бульбарных частей ретикулярной формации. Последняя же, как хорошо известно, оказывает значительное влияние на спинальную деятельность [6, 15—18]. Действительно, результаты наших исследований говорят в пользу того, что гипоталамические влияния на спинальную деятельность осуществляются уже на уровне бульбарной ретикулярной формации. Выше было показано существование в спинном мозгу нейронов, разряжающихся как при возникновении сегментарного полисинаптического разряда, так и при возникновении позднего разряда. В свою очередь, существование таких нейронов должно указывать на конвергенцию импульсации, исходящей из промежуточного, внутрисегментарного нейрона и из нисходящих бульбо-спинальных терминалей на одном нейроне переднего рога спинного мозга. Существование таких конвергирующих нейронов в спинном мозгу показано и в других работах [3]. Раздражение переднего гипоталамуса такими параметрами раздражающего тока, которые вызывают исчезновение только лишь позднего разряда, тормозит разряжение нейрона в период позднего разряда. При этом, нейрон не прекращает разряжаться во время возникновения полисинаптического сегментарного компонента. Если бы влияние гипоталамуса на спинной мозг осуществлялось непосредственно на уровне сегмента, то должно было наблюдаться не избирательное, а полное торможение деятельности данного нейрона.

Надо полагать, что в данном случае тормозящее влияние со стороны переднего гипоталамуса осуществляется на бульбарном уровне и тем самым оно прерывает деятельность спинно-бульбо-спинальной системы, вследствие чего на сегментарном уровне поздние разряды исчезают.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беритов И. С., Бакурадзе А. Н., Ройтбак А. И. Тр. Ин-та физиологии им. И. Бериташвили. АН ГССР, Тбилиси, 7, 89—123, 1948.
2. Гельхорн Э., Луфборроу Дж. Эмоции и эмоциональные расстройства. «Мир», М., 1966.
3. Иоселиани Т. К. Нервные механизмы интегративной деятельности спинного мозга. «Мецниереба», Тбилиси, 1970.

4. Иоселнани Т. К., Мачавариани Г. И., Чоخلي К. Г. Физиол. журн. СССР, 52, 823—829, 1966.
5. Костюк П. Г. Двухнейронная рефлекторная дуга. Гос. изд. мед. лит., М., 1959.
6. Нарикашвили С. П., Бутхузи С. М. Физиол. журн. СССР, 44, 848—858, 1958.
7. Сентаготан Я., Флерко Б., Меш Б., Халас Б. Гипоталамическая регуляция передней части гипофиза. Будапешт, 1965.
8. Greving R. Die zentralen Anteile des vegetativen Nervensystems in Moellendorffs, Hdb. d. mikrosk. Anat. Springer, 1, 917, Berlin, 1928.
9. Hess W. R. Hypothalamus und thalamus. Stuttgart, 1936.
10. Jasper H. H., AIMONE-MARSAN C. A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Nat. Res. Council Canada. Ottawa, 1954.
11. Kaada B. R. Acta physiol. Scand., 24, Suppl. 83, 1, 1951.
12. Lloyd D. P. C. J. Neurophysiol., 6, 111—119, 1943.
13. Lloyd D. P. C. J. Neurophysiol., 6, 293—315, 1943.
14. Lloyd D. P. C. J. Neurophysiol., 6, 317—326, 1943.
15. Magoun H. W. Physiol. Rev., 30, 459—474, 1950.
16. Magoun H. W., Rhines R. J. Neurophysiol., 9, 165—171, 1946.
17. Niemer W. T., Magoun H. W. J. Comp. Neurol., 87, 367—378, 1947.
18. Rhines R., Magoun H. W. J. Neurophysiol., 9, 219—229, 1946.
19. Shimamura M., Livingston B. B. J. Neurophysiol., 26, 278—272, 1963.
20. Sierman M. B., Clemente C. D. Exptl Neurol., 6, 103—117, 1962.

წინა და უკანა ჰიპოთალამუსის გავლენა ზურგის ტვინის მოგვიანდ
განმუხტვებზე

თ. ნანიშვილი, მ. ბურჯანაძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ცდები ჩატარებულია ზრდასრულ კატებზე, მწვავე ცდის პირობებში. ზურგის ტვინის ლუმბალური ნაწილის წინა რქიდან, დორსალური ფესვის ერთხელობრივი ელექტრული ვალიზიანების საპასუხოდ, აღირიცხება ნეირონები, რომლებიც განიმუხტებიან მხოლოდ ზურგის ტვინის მოგვიანდ განმუხტვების დროს. აღირიცხულია, აგრეთვე, ნეირონები, რომლებიც განიმუხტებიან, როგორც სევმენტური პოლისინაფსური პასუხის, ასევე მოგვიანდ განმუხტვის დროს. უკანასკნელი გამოხატავს სპინო-ბულბო-სპინალური სისტემის გააქტივებას. გამოირკვა, რომ წინა და უკანა ჰიპოთალამუსი განსხვავებულ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინის მოგვიანდ პასუხებზე. მოყვანილია ფაქტური მასალა, რომელიც მიუთითებს იმაზე, რომ ჰიპოთალამუსის გავლენა ზურგის ტვინის მოგვიანდ პასუხებზე ხორციელდება ბულბარული ბადებრივი ფორმაციის დონეზე.

THE INFLUENCE OF ANTERIOR AND POSTERIOR HYPOTHALAMIC
AREAS UPON THE LATE DISCHARGES OF THE SPINAL CORD

T. L. NANEISHVILI, M. A. BURJANADZE

Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

Acute experiments were carried out on adult cats under chloralose anesthesia (25—30 mg/kg). After a single shock applied to the dorsal root, certain kind of neurons of the ventral horn of the lumbal part of the spinal

cord were recorded which fired only during the appearance of the so-called late discharges of the spinal cord. The neurons were also recorded firing in both cases: during the appearance of segmental polysynaptic responses and the late discharges. The latter is the reflection of activation of the spino-bulbo-spinal system. Testing electrical stimulation of different parts of hypothalamus has shown different influences of the posterior and the anterior hypothalamic parts upon the late discharges of the spinal cord.

Evidence for the hypothalamic influence upon the late discharges of the spinal cord mediated through the bulbar reticular formation is discussed.

УДК 612.419:616—006:615.84

ГИСТОЛОГИЯ

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК КРОВИ И КОСТНОГО МОЗГА У КРЫС С ИНДУЦИРОВАННЫМИ РАБДОМИОБЛАСТОМАМИ

Ц. И. Абакелия, Т. Ш. Букия, Н. Г. Ларионова, Л. К. Шарашидзе

НИИ экспериментальной и клинической хирургии Минздрава ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 12.6.1975

Изучались ультраструктурные изменения клеток крови и костного мозга у крыс при развитии рабдомиобластомы, индуцированной введением бензолного раствора 1,2-диметил-9, 12-бензантрацена. Изменения проявились в основном в нейтрофильных клетках крови и костного мозга как в период начального развития опухоли, так и в терминальной стадии заболевания и выражались в набухании митохондрий, расширении канальцев эндоплазматической сети, уменьшении количества рибосом, увеличении числа выростов и впячиваний клеточной мембраны. Наибольшие структурные сдвиги были обнаружены в нейтрофильных промиелоцитах. Выявленные ультраструктурные изменения находились в прямой коррелятивной связи с цитохимическими и функциональными нарушениями, отмеченными в этих же клетках.

Хотя полученные результаты не могут считаться строго специфичными для пораженного опухолью организма, однако наличие их в сочетании с функциональными изменениями указывает на особую чувствительность этих клеток к опухолевой интоксикации.

Проведенные нами ранее исследования показали, что в процессе развития индуцированной рабдомиобластомы у крыс в клетках крови и костного мозга наблюдаются определенные морфо-функциональные изменения [1]. Исследования эти были продиктованы особой чувствительностью кроветворных клеток пораженного опухолью организма по отношению к многочисленным цитостатическим средствам.

Наблюдаемые нами изменения проявлялись в нарушении цитохимических особенностей клеток, осмотической резистентности лейкоцитов и их фагоцитарной способности. Для более глубокой оценки полученных данных, с целью обнаружения ультраструктурных изменений, соответствующих выявленному функциональным сдвигам, необходимо было провести исследование этих же клеток на уровне электронной микроскопии.

Подробное субмикроскопическое описание нормальных клеток крови и костного мозга дано в многочисленных работах советских и зарубежных исследователей [2, 4, 8, 9 и др.]. Немало работ посвящено изучению ультраструктуры кроветворных клеток при заболеваниях системы крови [2, 3, 4, 7]. При других патологических состояниях электронная микроскопия элементов крови освещена весьма ограниченно [5, 10]. Что касается опухолевого заболевания, то нами была найдена единственная работа [6], и то касающаяся изменений клеток красной крови при раке. Такая крайняя малочисленность работ, наряду с очевидной актуальностью данного вопроса, побудили нас изучить ульт-

траструктурные изменения клеток крови и костного мозга крыс при развитии у них индуцированной рабдомиобластомы.

Опыты проводились на 30 взрослых лабораторных крысах, весом 150—200 г, которым в область правого бедра внутримышечно вводили бензолный раствор 1,2-диметил-9, 12-бензантрацена (на 1 кг веса 20 мг ДМБА в 27 мл бензола). Через 4 месяца после введения канцерогена у животных развивалась рабдомиобластома.

Материал исследовали как в период выявления опухоли (10 крыс), так и в терминальной стадии заболевания (10 крыс). Контролем служили 10 здоровых лабораторных крыс того же возраста и веса. Клетки крови и костного мозга фиксировали глутаральдегидом с дофиксацией четырехокисью осмия. Заливка производилась в аралдит. Ультратонкие срезы получали на ультратоме ЛКВ-4800 и контрастировали раствором цитрата свинца. Электронные микрофотографии получали на микроскопе JEM-5у.

В изученных нами клетках, начиная с недифференцированных и кончая зрелыми нейтрофилами, как в период начального развития опухоли, так и в терминальной стадии отмечались следующие изменения.

В сегментоядерных нейтрофилах как периферической крови, так и костного мозга наблюдалось выраженное набухание митохондрий, уменьшение количества рибосом и увеличение числа выростов и впячиваний клеточной мембраны. В цитоплазме отмечались фагосомы. Аппарат Гольджи почти не изменен, однако в терминальной стадии развития опухоли отмечалась умеренная гипертрофия и увеличение количества пузырьков в нем.

В палочкоядерных нейтрофилах наблюдалась гипертрофия аппарата Гольджи при одновременной сохранности структур эндоплазматической сети, митохондрий и перинуклеарной зоны. Так же как и в сегментоядерных нейтрофилах, в цитоплазме часто встречались фагосомы.

В нейтрофильных метамиелоцитах отмечено набухание митохондрий, наличие фагосом и расширение канальцев эндоплазматической сети.

В нейтрофильных миелоцитах наряду с набуханием митохондрий наблюдалось и незначительное расширение цистерн эндоплазматической сети, наличие фагосом и включений железа.

Наибольшие структурные изменения, особенно резко выявляющиеся в период терминального развития опухоли, были нами обнаружены в нейтрофильных промиелоцитах. Набухание митохондрий в этих клетках выражено очень резко, причем на микрофотографиях четко видна последовательность этого патологического изменения (рис. 1). Часть митохондрий только начинает деформироваться, кристы в них частично сохранены, другие митохондрии сильно набухшие, однако все еще можно проследить строение крист, наружная оболочка не разрушена. Встречаются клетки, в которых резко набухшие митохондрии на грани полного разрушения. Матрикс их сильно просветлен и в нем видны остатки крист (рис. 2), оболочка предельно натянута. В промиелоцитах встречается также миэлиноподобное тело, состоящее из радиально расположенных плотных слоев. В подавляющем большинстве этих клеток отмечается резкое расширение канальцев и цистерн гладкой эндоплазматической сети. Набухание эндоплазматической сети с одновременным расширением перинуклеарного пространства является еще одним подтверждением существования непосредственной связи между этими двумя структурными элементами клетки.

В недифференцированных клетках костного мозга встречаются все вышеописанные ультраструктурные изменения, но степень и частота их выражения несколько меньше, чем в промиелоцитах.

Что касается клеток эозинофильного и базофильного рядов, то при развитии опухоли заметных структурных изменений в них обнаружить не удалось.

Таким образом, перечисленные выше изменения наблюдаются во всех клетках нейтрофильного ряда, но выражены они в неодинаковой степени. Наиболее резко они проявляются в нейтрофильных промиелоцитах костного мозга. Необходимо также отметить, что эти изменения не могут считаться строго специфичными для организма, пораженного опухолевым процессом. Они могут наблюдаться в клетках крови и при других патологических состояниях, однако наличие их в сочетании с выявленными ранее функциональными изменениями [1] указывает на особую чувствительность этих клеток к интоксикации, наблюдаемой при опухолевом заболевании.



Рис. 1. Терминальная стадия развития опухоли. Нейтрофильный промиелоцит. Различные степени изменения митохондрий (1) и эндоплазматической сети (2), ув. 22 000

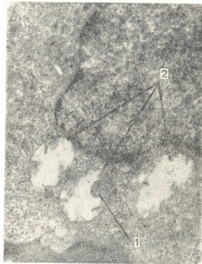


Рис. 2. Терминальная стадия развития опухоли. Нейтрофильный промиелоцит. В цитоплазме видны миэлиноподобное тело (1) и взбухшие митохондрии (2), ув. 16 000

Весьма интересно сопоставить ранее изученные нами функциональные изменения клеток крови и костного мозга с вышеописанными сдвигами в их ультраструктуре. Примечательна связь осмотической резистентности лейкоцитов с тончайшими изменениями, происходящими в этих клетках. Известно, что осмотическая резистентность лейкоцитов тесно связана с состоянием митохондрий, эндоплазматической сети, перинуклеарной зоны и лизосом. В результате воздействия опухолевой интоксикации либо другого патологического процесса в клетках происходит нарушение баланса белковых молекул, ионов Na^+ и K^+ , что влечет за собой повышение внутриклеточного осмотического давления и, следовательно, притока в нее большого количества жидкости извне; клетка набухает, сопротивляемость и работоспособность ее снижаются, снижается ее осмотическая резистентность. По нашим данным, у крыс в клетках крови с момента выявления опухоли отмечается резкое снижение осмотической резистентности лейкоцитов, чему на микрофотографиях соответствует выявленное в клетках нейтрофильного

რეა ნაბუხანნი მითოქონდრი, изменение аппарата Гольджи, а также увеличение количества выпячиваний цитоплазматической оболочки.

Отмеченное нами в зрелых клетках нейтрофильного ряда костного мозга уменьшение числа рибосом сочетается с цитохимически выявленным понижением содержания РНК в этих клетках.

Таким образом, выявленные ультраструктурные сдвиги позволяют глубже проникнуть в механизм функциональных изменений, происходящих в клетках крови и костного мозга в процессе развития индуцированной опухоли.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абакелия Ц. И., Гвалия Э. В. Сб. трудов НИИ ЭКХ, XIV, 241—246, 1974.
2. Бутенко З. А., Глузман Д. Ф., Зак К. П., Филатова Р. С. Шляховенко В. А. Цитохимия и электронная микроскопия клеток крови и кровеносных органов. «Наукова думка», Киев, 1974
3. Попеску Е. Р. Лейкемии. «Медицинское издательство», Бухарест, 1965.
4. Терентьева Э. И., Шишканова З. Г. Атлас ультраструктуры клеток кровеносной ткани. «Медицина», М., 1972.
5. Цагарели З. Г., Сигуа П. П., Отхмезури К. С., Окрошидзе В. А., Сванидзе З. С., Черткова Е. С. Сообщения АН ГССР, 73, 3 1974.
6. Adelsberger L., Norwin H., Becker M. D. *Laborat. Invest.*, 14, 40—47, 1965.
7. Bessis M., Thierry I. P. *Kew. Hemat.*, 15, 1960, 324.
8. Bessis M. *Ultrastructure de la cellule*. Ed. Sandoz. Paris, 1960.
9. Heinz David. *Elektronmikroskopische Organpathologie*. Veb Verlag Vo'k und Lesundheit. Berlin, 1967, 423—465.
10. Paegle K. D. *Blood*, 17, 1961, 687—700.

სისხლისა და ძვლის ტვინის უჯრედების ულტრასტრუქტურული ცვლილებები ინდუცირებული რაბდომიობლასტომის მქონე პირთაგანში

ც. აბაქელია, თ. ბუკია, ნ. ლარიონოვა, ლ. შარაშიძე

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ექსპერიმენტული და კლინიკური ქირურგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ინდუცირებული რაბდომიობლასტომის მქონე ვირთავეებში სისხლის და ძვლის ტვინის უჯრედების ულტრასტრუქტურული ცვლილებების შესწავლისას დადგინდა, რომ სიმსივნის განვითარების პროცესში ადგილი აქვს ნეიტროფილურ ელემენტებში მითოქონდრიების გაჯირჯებას, ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნების გაფართოებას, რიბოსომების რაოდენობის შემცირებას, უჯრედული მემბრანის წანაზარდების რიცხვის მატებას. აღნიშნული ცვლილებები მიუთითებენ სისხლის უჯრედების განსაკუთრებულ მგრძობელობაზე სიმსივნური ინტოქსიკაციის მიმართ.

ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN THE BLOOD AND BONE-MARROW CELLS OF RATS WITH INOCULATED RABDOMYOBLASTOMA

Ts. I. ABAKELIA, T. Sh. BUKIA, N. G. LARIONOVA, L. K. SHARASHIDZE

Institute of Experimental and Clinical Surgery, Georgian Ministry of Health, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The following ultrastructural changes—soaking of mitochondria, widening of cisterns in the endoplasmatic reticulum, a decrease in ribosomes and an increase of the convexity in the cellular membrane, observed in the blood and bone-marrow cells of rats with the inoculated rabdomyoblastoma, indicate that the blood cells are extremely sensitive to tumour intoxication.

УДК 577.15.02

БИОХИМИЯ

КОЛЕБАТЕЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР АКТИВНОСТИ АЛЬДОЛАЗЫ В ПРИСУТСТВИИ ОКИСЛИТЕЛЕЙ

Л. И. Андриадзе, К. Б. Серебровская, Н. Н. Тавхелидзе

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 16.4.1975

Исследовано изменение активности альдолазы после добавления окислителей. Установлено, что они (перманганат калия и персульфат аммония) в среде реакции, катализируемой альдолазой из мышц кролика, не только ингибируют фермент, но вызывают синхронные колебания активности во времени. Приведенные опыты показывают, что использованные окислители не оказывают воздействия на определение фосфора по методу Фиска-Суббароу, с помощью которого проводилось изучение активности фермента, и колебания происходят в пределах пула фосфотриоз, содержащихся в субстрате. Обсуждается аналогия полученных данных с таковыми других авторов, полученных ими при изучении активности актомиозина.

В начале 30-х годов А. И. Опарин и А. Л. Курсанов [3—5] отмечали, что направленность ферментативного действия в клетке носит динамический характер и регулируется «количественным соотношением фермента адсорбированного и фермента, находящегося в свободном водном растворе, а равно количеством энергии, которая может служить для данного синтетического процесса [4]».

Изучение внутриклеточной регуляции, проводимое в настоящее время, показывает, что принципиальную роль в ней играют периодические процессы, которые и определяют динамический характер обмена веществ [2].

Исследование, проводимое нами по влиянию фосфатидных липосом на активность ряда ферментов [7], показало, что имеет место четкая корреляция направленности ферментативного действия от степени окисленности липидного компонента коацерватной системы фосфатид-белок. Было сделано предположение, что неокисленный свежий фосфатид способствует сохранению белка в восстановленном состоянии, а окисленный — вызывает окисление молекулы белка-фермента и сдвигает равновесие катализируемой им реакции в правую сторону.

В самое последнее время нами было обнаружено, что окислитель не только ингибирует активность альдолазы, но при определенных его концентрациях наблюдается разброс результатов измерения активности во времени, «несовпадение параллельных проб».

Изучение влияния на активность альдолазы двух окислителей (перманганата калия и персульфата аммония) в таких концентрациях, при которых наблюдается колебательный характер зависимости активности фермента от времени инкубации, и было целью настоящей работы.

В экспериментах использовали фермент-альдолазу из мышц кролика венгерской фирмы «Reanal» со специфической активностью 1,5—2

ед/мг белка. За единицу активности фермента принимали такое его количество, которое дает 1 мкМ фосфора триоз в минуту. Субстратом служил фруктозо-1,6-дифосфат также венгерской фирмы «Reanal». Перевод в натриевую соль проводили по методу Селиванова [1].

В качестве окислителей использовали растворы перманганата калия и персульфата аммония, которые прибавляли к реакционной среде так, чтобы конечная концентрация их была 6 мМ.

Состав реакционной смеси (в мкМ): фруктозо-1,6-дифосфат — 100, гликоколового буфера (рН 7,3) — 200, цианида калия — 250, фермента — 2—2,5 ед. Общий объем реакционной смеси — 4 мл.

Определение активности альдолазы проводили по методу Герберта [13], который рекомендуется Самнером и Сомерсом [6] для изучения кинетики данного фермента. Метод основан на улавливании фосфортиоз цианидом.

Количество выделившегося после 20-минутного гидролиза с помощью 2N NaOH неорганического фосфора определяли по методу Фиске—Суббароу.

Из представленных на рис. 1 (А, Б) данных видно, что наблюдается четкий колебательный характер активности альдолазы во времени.

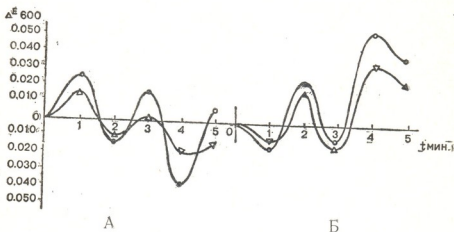


Рис. 1. Влияние окислителей в концентрации 6 мМ активность альдолазы: А—влияние перманганата калия, Б—влияние персульфата аммония.

На оси ординат отложены величины экстинкции при 660 мμ за вычетом показания нулевой пробы. Поэтому создается впечатление, что в присутствии окислителя высокой концентрации происходит дополнительный синтез фосфогексоз из гипотетических источников. Однако данные, представленные на табл. 1, показывают, что нулевая проба содержит достаточный пул фосфотриоз, так как метод Герберта [13], используемый нами в работе, основан на определении фосфора триоз, и, следовательно, величина экстинкции нулевой пробы может определяться только содержанием этих соединений.

Определение неорганического фосфора по методу Фиске—Суббароу в присутствии окислителей (табл. 2) не сопровождается значительными изменениями в величине экстинкции при 660 мμ по сравнению с контролем без добавки эфтора.

* Хроматографический анализ препаратов фруктозо-1,6-дифосфатов фирмы «Reanal», проведенный Л. Н. Бобровой и А. А. Кузнецовым в ИНБИ им. А. Н. Баха АН СССР с целью характеристики импортных препаратов, показал наличие фосфотриоз.

Таблица 1

Определение активности альдолазы в присутствии окислителей (E_{600})

Время инкуба- ции, мин.	$KMnO_4$		$(NH_4)_2S_2O_7$		Контроль	Опыт	
	контроль	опыт	контроль	опыт		$KMnO_4$	$(NH_4)_2S_2O_7$
0	0,030	0,050	0,080	0,100	0,135	0,140	0,115
1	0,110	0,050	0,130	0,090	0,190	0,165	0,100
2	0,165	0,045	0,185	0,120	0,225	0,125	0,140
3	0,195	0,055	0,255	0,085	0,260	0,155	0,105
4	0,265	0,070	0,330	0,135	0,315	0,100	0,170
5	0,365	0,060	0,380	0,125	0,370	0,145	0,155

Таблица 2

Определение P_n в растворе K_2HPO_4 при содержании в среде перманганата калия в количестве 6 мМ (E_{600}) по методу Фиске—Суббароу

Проба	Количество P_n в пробе, мкг					
	4	8	16	24	32	40
Контроль	0,050	0,110	0,175	0,275	0,349	0,440
Опыт	0,045	0,095	0,185	0,275	0,365	0,425

Возникновение колебательной кинетики вполне можно ожидать при возмущающем воздействии [9]. Кинетика перехода между стационарными состояниями может иметь довольно сложный характер, что выявляется в начальном повышении или понижении концентрации реагирующих веществ (избыточное отклонение, ложный старт) и, наконец, колебательного приближения к новому стационарному состоянию.

В качестве одной из причин, вызывающих колебания молекул сократительных белков, рассматривается периодическое окисление сульфгидрильных групп.

В связи с обсуждаемым феноменом, обнаруженным нами (колебательный характер кинетики альдолазы при высоких концентрациях окислителя), особый интерес представляют данные о том, что «амплитуда конформационных колебаний белков актомиозинового комплекса сильно зависит от концентрации в среде восстановителей и окислителей» [10].

Окислители изменяют направление хода реакции, катализируемой альдолазой. Эти эффекты можно объяснить только попеременным участием в катализе то прямой, то обратной реакции. Смена направлений может быть обусловлена изменением конформации фермента при взаимодействии с окислителем. Новые исследования Ягендорфа и др. [12] по влиянию перманганата калия на активность сопрягающего фактора фосфорилирования показали, что изменения в действии фактора в условиях окисления связаны с изменением его конформации.

В случае альдолазы местом действия окислителя могут быть сульфгидрильные группы. Их в альдолазе 32. Возможно, что сначала перманганат окисляет группы, находящиеся вблизи активного центра фермента. Это вызывает переход альдолазы в некоторую новую конформацию, которая характеризуется определенным направлением в действии фермента. Однако эти, первоначально образовавшиеся дисульфидные группы, могут восстанавливаться другими сульфгидрильными группами фермента, более отстоящими от активного центра.

Происходит конформационное изменение белка, следствием которого является возможно, изменение направления реакции. Восстановленные группы снова могут подвергаться окислению. Вследствие этого изменение концентрации субстрата имеет колебательный характер, затухающий во времени.

Рассмотрение вопросов колебаний в биохимических системах, обладающих способностью переключаться при изменении параметров, а также под воздействием определенных концентраций субстратов и неспецифических веществ, действующих на достаточно длительном промежутке времени, дает широкую возможность моделирования биосистемы не только для изучения молекулярных механизмов ферментодинамики, но и для подходов к исследованию внутриклеточных механизмов [8].

Полученные данные подтверждают точку зрения о том [11], что в ходе каталитической реакции в молекулах белков-ферментов могут происходить динамические перераспределения энергии, которые приводят к появлению конформационных циклов, сопровождающихся синхронизированными изменениями активности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бенсон Г. В. кн.: Биохимические методы анализа растений. М., 1960, 172.
2. Гудвин Б. Г. Временная организация клетки. «Мир», М., 1966.
3. Курсанов А. Л. Обратимое действие ферментов в живой растительной клетке. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940.
4. Курсанов А. Л. В сб.: Ферменты. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940, 224.
5. Опарин А. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1937.
6. Самнер Дж. Б., Сомерс Фр. Химия ферментов и методы исследования. ИЛ, М., 1948, 405.
7. Серебровская К. Б. Коарцеваты и протоплазма. «Наука», М., 1971.
8. Уолтер Ч. Кинетика ферментативных реакций. «Мир», М., 1969.
9. Шноль С. Э. В сб.: Молекулярная биофизика. «Наука», 1965, 56.
10. Шноль С. Э. В сб.: Колебательные процессы в биохимических и химических системах. «Наука», М., 1967, 26.
11. Шноль С. Э. Автореферат докт. диссертации. Пущино-на-Оке, 1970.
12. Datta Dipan B., I. J. Ryrie, A. T. Jagendorf. J. Biol. Chem., 249, 1974, 4401—4411.
13. Herbert D., Gordon H., Subrahmanyam W., Green D. Biochem. J., 34, 1940, 1108.

ალდოლაზის აქტივობის რხევითი ხასიათი დამუანგველების თანავეყოფობისას

ლ. ანდრიაშვილი, კ. სარიგოროსკაია, ნ. თავხელიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაშრომში ნაჩვენებია ალდოლაზის აქტივობის ცვალებადობა ვაპირობებულ დროში დამუანგველების ზემოქმედებით. აღმოჩნდა, რომ დამუანგველების მაღალი კონცენტრაცია იწვევს ალდოლაზური აქტივობის ნათლად გამოხატულ რხევით ხასიათს დროში.



საქართველოს
მეცნიერებათა
აკადემია

**THE OSCILLATORY NATURE OF ALDOLASE ACTIVITY IN THE
PRESENCE OF OXIDANTS**

L. I. ANDRIADZE, K. B. SEREBROVSKAIA, N. N. TAVKHELIDZE

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

It has been demonstrated that with high concentrations of oxidants, a distinct variational pattern of enzymatic activity dependence on incubation time is observed.

УДК 576.89

ПАЗАРИТОЛОГИЯ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПАЗАРИТАМИ В ПАЗАРИТОЦЕНОЗАХ КИШЕЧНИКА ЖИВОТНЫХ

Б. Е. Курашвили

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 23.3.1975

При эколого-паразитологическом исследовании разных животных были констатированы как антагонистические, так и синергетические взаимоотношения между разными паразитами в паразитоценозах кишечника животных. Так, например, наблюдались антагонистические взаимоотношения между простейшими (*Bodonidae*) и гельминтами (*Cestoda*, *Nematoda*), паразитирующими у водяного ужа, полосатой ящерицы и средиземноморской черепахи. Антагонистические взаимоотношения наблюдались между простейшими и гельминтами, паразитирующими у рыб — храмули и обыкновенного толстолобика. При высокой интенсивности заражения простейшими отмечалась низкая интенсивность заражения гельминтами. Наблюдались также и синергетические взаимоотношения между простейшими и гельминтами, паразитирующими у рыб. При высокой интенсивности заражения простейшими (*Myxobolus dispar*, *Eimeria carpelli*) была высокая интенсивность заражения гельминтами (*Bothriocephalus gowkongensis*).

Современная паразитология накопила огромный фактический материал о тех закономерных взаимных связях и зависимостях, которые существуют между паразитами и средой их обитания.

Согласно современным представлениям о паразитах и паразитизме, разработанным Е. Н. Павловским [11, 12, 13, 14, 15 и др.], К. И. Скрябиным [17, 18, 19 и др.], В. А. Догелем [3, 4, 5 и др.], В. Н. Беклемишевым [1, 2 и др.], В. Михайловым [10 и др.], А. П. Маркевичем [7, 8, 9 и др.] и др., паразиты, обитающие в каком-нибудь хозяине, представляют собой своеобразный биоценоз, паразитоценоз, со свойственными ему закономерностями развития и динамики.

Е. Н. Павловский и В. Г. Гнездилов [15] указывали на то обстоятельство, что качественный и количественный состав популяции паразитов различных хозяев определяется не только экологическими факторами и особенностями состояния самого хозяина, как среды обитания (среды первого порядка), но и характером взаимоотношений между отдельными видами, входящими в состав паразитоценоза.

Как отмечает А. П. Маркевич [9], «... эти взаимоотношения могут быть индифферентными, антагонистическими или синергетическими».

В одном случае одни члены паразитоценоза могут оказывать своего рода антибиотическое действие на определенных паразитов, других членов того же паразитоценоза, при одновременном с ними нахождении в одном и том же хозяине. Взаимоотношения таких паразитов носят антагонистический характер. В иных случаях приходится встречаться и с другими отношениями между отдельными сочленами паразитоценоза, когда паразиты могут встречаться одновременно, когда одни

паразиты способствуют существованию других. В таких случаях между ними наблюдаются синергетические взаимоотношения. Иногда между паразитами наблюдаются индифферентные отношения.

Паразитологами Института зоологии АН ГССР при анализе добытого ими огромного фактического материала были констатированы все вышеотмеченные взаимоотношения между разными паразитами в паразитоценозах кишечника животных.

Так, например, по данным Т. Э. Родона [16], наблюдались антагонистические взаимоотношения между *Trichinella spiralis* и *Alveococcus multilocularis* на примере закавказской степной лисицы. В условиях Восточной Грузии закавказская степная лисица является носителем этих видов гельминтов (для первого гельминта — и дефинитивным, и промежуточным, а для второго — только дефинитивным хозяином). Автором было исследовано 108 лисиц, из которых у 41 были зарегистрированы *Tr. spiralis* и *A. multilocularis*, причем в 38 случаях (92,69%) отмечалось антагонистическое взаимоотношение, так как при наличии трихинелл отсутствовал альвеококк и наоборот. Только в трех случаях имела место инвазия обоими гельминтами при количественном доминировании одного из них.

При эколого-паразитологическом исследовании животных Кумисского водохранилища Б. Курашвили, Л. Джапаридзе, Л. Петриашвили, И. Гогешаши, И. Савватеевой, Н. Рамишвили, М. Чиковани, Л. Буртикашвили, Л. Коява [6] были констатированы антагонистические взаимоотношения между простейшими и гельминтами, паразитирующими у рептилий и рыб. Так, например, наблюдались антагонистические взаимоотношения между простейшими (*Bodonidae*) и гельминтами (*Cestoda*, *Nematoda*), паразитирующими у водяного ужа, полосатой ящерицы и средиземноморской черепахи (табл. 1).

Таблица 1

Степень инвазированности паразитами рептилий Кумисского водохранилища

Хозяева	Количество обследованных животных	Количество инвазированных животных	Инвазии	Паразиты						
				простейшие					гельминты	
				<i>Eutamias testudinus</i>	<i>Haemogregarina ibra</i>	<i>Monocercamonus testudinus</i>	<i>Proteromonas lacertaevidis</i>	<i>Karjovisus lacertae</i>	<i>Ophiotaenia europae</i>	<i>Rabditas fuscoverrosus</i>
Средиземноморская черепаха	16	5	31,2	+	+	-	-	-	-	-
Полосатая ящерица	23	14	60,8	-	-	-	+	+	-	-
Водяной уж	26	5	19,2	-	-	-	-	-	+	+

Антагонистические взаимоотношения наблюдались между простейшими и гельминтами, паразитирующими у рыб — храмули и обыкновенного толстолобика. При высокой интенсивности заражения простейшими отмечалась низкая интенсивность заражения гельминтами.

Указанные авторы наблюдали также и синергетические взаимоотношения между простейшими и гельминтами, паразитирующими у рыб — зеркального карпа и белого амура. При высокой интенсивности заражения простейшими (*Myxobolus dispar*, *Eimeria carpelli*) была зарегистрирована высокая интенсивность заражения гельминтами (*Bothriocephalus gowkongensis*).

При эколого-паразитологическом исследовании животных бассейна р. Арагви сотрудниками отдела паразитологии Института зоологии АН Грузинской ССР были констатированы синергетические взаимоотношения между простейшими и моногенетическими сосальщиками, паразитирующими у следующих видов рыб — усача, сазана, мурца, плотвы и чанари (табл. 2).

Таблица 2

Степень инвазированности паразитами рыб бассейна р. Арагви

Хозяева	Кол-во обслед. животн.	Кол-во инвазир. животн.	% инвазии	П а р а з и т ы	
				простейшие (<i>Myxobolus</i>)	моногенетические сосальщики (<i>Dactylogirus</i>)
усач	39	39	100	+	+
мурца	18	15	83,3	+	+
сазан	12	9	75	+	+
плотва	12	7	58,3	+	+
чанари	8	8	100	+	+

Зарегистрированные паразиты — как простейшие, так и моногенетические сосальщики — паразитируют в жабрах рыбы, видимо, для совместного существования этих паразитов на жабрах имеются соответствующие условия (биологические, физиологические, биохимические, анатомические особенности и возраст хозяина). Для выяснения механизма этих взаимоотношений необходим комплексный подход, с привлечением микробиологов, патологов и специалистов других смежных дисциплин.

Можно привести ряд примеров антагонистического или синергетического взаимоотношения между паразитами, обитающими у разных животных Грузии, но особое значение в этом направлении приобретают только что начатые экспериментальные исследования, представляющие определенный научный и прикладной интерес.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. Мед. паразитология, XX, 2, 3, 1951.
2. Беклемишев В. Н. Биоэкологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970.
3. Догель В. А. Зоол. журн., XVIII, 5, 1938.
4. Догель В. А. В сб.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., 1958.
5. Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962.
6. Курашвили Б. Е., Джапаридзе Л. А., Петриашвили Л. И., Гогешаваши И. И., Савватеева И. А., Рамишвили Н. Д., Чиковани М. М., Буртикашвили Л. П., Коява Л. И. Паразитологический сборник, III, «Мецниереба», 1973.
7. Маркевич О. П. Влияние среды обитания на распространение паразитов. Юбилейный сборник АН УССР, II, Киев, 1944.
8. Маркевич А. П. Паразитология, I, 1, 1967.
9. Маркевич А. П. Вестник зоологии, I, 1974.

10. Михайлов В. Зоол. журн., XXXVIII, 6, 1959.
11. Павловский Е. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 4, 1937.
12. Павловский Е. Н. Биоценология и паразитология. Зоол. журн., XXVII, 2, 1948.
13. Павловский Е. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 1955.
14. Павловский Е. Н. Паразитозноз. БМЭ, 23, 1961.
15. Павловский Е. Н., Гнездилов В. Г. Зоол. журн., XXXII, 2, 1953.
16. Родоная Т. Э. К вопросу о взаимоотношениях между *Trichinella spiralis* (Owen, 1835) и *Alveococcus multilocularis* (Leuckart, 1853) Abuladze, 1960. Сообш. АН СССР, XL:2, 1965.
17. Скрябин К. И. Основы общей гельминтологии. М., Сельхозгиз, 1940.
18. Скрябин К. И. Строительство советской гельминтологии. М., изд. АН СССР, 1946.
19. Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. Основы трематологии, I, М., АН СССР, 1947.

პარაზიტებს შორის ურთიერთდამოკიდებულება ცხოველთა
ნაწლავის პარაზიტოცენოზებში

ბ. ყურაშვილი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი მ ე

საკუთარი გამოკვლევებისა და ლიტერატურული მონაცემების ანალიზის საფუძველზე გამოვლინებულია ცხოველთა ნაწლავის პარაზიტოცენოზებში პარაზიტებს შორის როგორც ანტაგონისტური, ისე სინერგეტული ურთიერთდამოკიდებულება. სახელობრ, ანტაგონისტური ურთიერთდამოკიდებულება ემსხვერპლებული იყო რეპტილების უმარტივესებსა და ჰელმინტებს შორის. თევზების უმარტივესობისა და ჰელმინტებს შორის კი შემჩნეული იყო როგორც ანტაგონისტური, ასევე სინერგეტული ურთიერთდამოკიდებულება.

THE INTERRELATION BETWEEN THE ANIMAL INTESTINE PARASITES
IN PARASITOCENOSIS

B. E. KURASHVILI

Institute of Zoology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

With reference to the data in literature and analysis of our own studies synergetic and antagonistic interrelations were established between the animal intestine parasites in the parasitocenosis. Namely, between the reptile protozoa and helminth antagonistic interrelation was observed.

As for the fish protozoa and helminth, both antagonistic and synergetic interrelations were observed between them.

УДК 616—001—26

РАДИОБИОЛОГИЯ

ЗАВИСИМОСТЬ ПРОТИВОЛУЧЕВОГО ДЕЙСТВИЯ β -МЕРКАПТОЭТИЛАМИНА И S- β -АМИНОЭТИЛИЗОТИУРОНИЯ ОТ ВРЕМЕНИ И ИСПОЛЬЗУЕМЫХ КРИТЕРИЕВ ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПРИ γ -ОБЛУЧЕНИИ ПРОРОСТКОВ ГОРОХА

К. А. Гигинейшвили, И. Н. Гудков

Тбилисский государственный университет, Институт физиологии растений АН УССР, Киев

Поступила в редакцию 9.8.1975

В опытах с γ -облученными проростками гороха показано, что степень противолучевого действия β -меркаптоэтиламина и S- β -аминоэтилизотиуруния, оцениваемая по величине фактора уменьшения дозы, в зависимости от избранного критерия (количество хромосомных aberrаций, ростовая реакция, выживаемость) и времени оценки степени защиты в пострадиационном периоде (от 3 до 20 суток) может изменяться от 1,28 до 1,92.

Нередко исследователи, испытывающие эффективность противолучевых препаратов, даже при проведении опытов на одном и том же объекте, приходят к различным, порой противоречивым, заключениям в отношении оценки степени их защитного действия. Помимо генотипических особенностей объекта (линия, сорт, штамм), условий проведения опытов и химического состояния вещества такие различия могут быть обусловлены за счет сроков оценки повреждения в пострадиационном периоде, а также критериев радиационного повреждения, избираемых, как правило, произвольно. С целью рассмотрения влияния данных факторов на величину защитного эффекта радиопротекторов мы провели серию опытов, в которых использовали три различных критерия оценки степени лучевого повреждения, а один из них применяли пять раз в течение различных сроков пострадиационного наблюдения.

Опыты проводили с двухсуточными проростками гороха сорта Рамонский 77 с длиной первичного корешка $1,6 \pm 0,2$ см. В качестве радиозащитных веществ использовали одни из наиболее эффективных радиопротекторов сульфгидрильной природы— β -меркаптоэтиламин (МЭА, цистеамин) и S- β -аминоэтилизотиуруний бромид (АЭТ). Проростки помещали в водные растворы этих веществ с концентрацией 10^{-3} и $5 \cdot 10^{-4}$ М соответственно на 3 часа непосредственно перед облучением. Указанные концентрации радиопротекторов и экспозиция были подобраны нами ранее в специальных опытах, описанных в работах [1, 2]. Гамма-облучение проростков проводили на кобальтовой установке в дозах от 200 до 2000 рад при мощности дозы 5 рад/сек. После облучения проростки выращивали в условиях водной культуры на питательной смеси Хоглэнда-Арнона при искусственном освещении. Все опыты проводили в четырехкратной повторности. В каждой повторности использовали по 20 растений.

В качестве критериев оценки степени лучевого поражения и защиты использовали следующие показатели: количество анафазных



клеток в меристеме первичного корешка, несущих хромосомные aberrации, при определении через сутки после облучения; подавление роста побега на 3, 5, 10, 15 и 20 дни после облучения и выживаемость меристемы главного корня, которую определяли визуально через 10 дней после облучения. На основании дозовых зависимостей для каждого из используемых критериев определяли эффективные дозы: для хромосомных aberrаций — дозу, при которой 50% анафазных клеток несет aberrации (AD_{50}); для ростовой реакции — дозу, при которой рост побега ингибируется в два раза по сравнению с необлученным контролем (ID_{50}) и для выживаемости — дозу, при которой выживает половина проростков (LD_{50}). По отношению эффективной дозы облученного варианта с использованием радиозащитного вещества к дозе облученного контроля определяли фактор уменьшения дозы (ФУД), который является основным показателем эффективности всякого радиопротектора. Более детально используемые критерии и методы расчета эффективных доз описаны нами в работе [3].

Как свидетельствуют данные экспериментов, приведенные в таблице, дозы, вызывающие различные эффекты повреждения, отличались

Таблица

Средние эффективные дозы ($\bar{x} \pm m$) и средние значения ФУД в опытах с γ -облученными проростками гороха

Варианты	Эффективные дозы, рад			Ф У Д		
	AD_{50}	ID_{50}	LD_{50}	AD_{50}	ID_{50}	LD_{50}
Контроль	1060 ± 80	380 ± 20	840 ± 30	—	—	—
МЭА, 10^{-3} М	1570 ± 110	520 ± 40	1530 ± 80	1,48	1,37	1,82
АЭТ, $5 \cdot 10^{-4}$ М	1720 ± 140	570 ± 30	1590 ± 70	1,62	1,50	1,80

в несколько раз. Наиболее чувствительной к действию радиации является ростовая реакция. Для торможения роста вдвое при оценке на 10-й день после облучения оказалось достаточным облучить проростки всего в дозе 380 рад. Известно, что возникновение хромосомных aberrаций является одним из наиболее чувствительных показателей, позволяющих регистрировать лучевое повреждение на самых ранних этапах его развития при дозах, составляющих несколько десятков рад. Однако, как видно из таблицы, для получения в популяции 50% клеток с aberrациями хромосом потребовалась все же довольно высокая доза, значительно превышающая полурезультативную.

Значения ФУД для обоих радиопротекторов при оценке по какому-либо определенному критерию были довольно близки, хотя все же следует отметить, что АЭТ во всех случаях оказывал несколько более выраженное противолучевое действие. Однако при оценке эффектов по всем критериям различия были довольно существенны. Наиболее низкими средние значения ФУД были для ростовой реакции — всего 1,37 и 1,50 и наиболее высокими для выживаемости — 1,82 и 1,89, хотя в данном случае оценка степени повреждения и по высоте и по выживаемости проводилась в один период — на 10-й день после облучения. В связи с этим следует ожидать, что при использовании критериев в различные сроки пострационационного периода будут выявлены еще более резкие различия в значениях ФУД. На рисунке приведены кривые, характеризующие эффективные дозы, необходимые для 50%-ного подавления функции роста в различные периоды после облучения и значения ФУД для АЭТ. Как видно из рисунка, чем позже после облучения проводилась оценка степени повреждения, тем большая доза была необ-

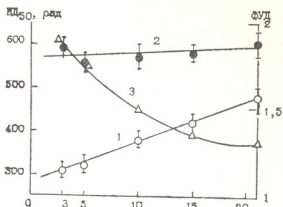
ходима для подавления роста. Если для варианта без протектора ID_{50} на 3-й день составила 310 рад, то на 20-й — 470 рад. ФУД при этом уменьшался с 1,92 до 1,28.

То, что степень проявления защитного действия противолучевых веществ в значительной степени зависит от избранного критерия и времени оценки повреждения в пострadiационном периоде не должно вызывать удивления. Это вполне естественно, т. к. лучевое повреждение затрагивает различные уровни организации клеток и характеризуется развитием во времени. Безусловно, повреждение на клеточном уровне не может не отразиться на повреждении на уровне органа. Однако степень проявления таких повреждений и защиты может и должна быть различной. Так, если появление хромосомных aberrаций в первую очередь определяет повреждение образовательных клеток и означает нарушение функции деления, то подавление роста — это нарушение реакции растяжения клеток, а выживаемость вообще характеризует уровень клеточной популяции. Многие клетки с aberrациями теряют способность к делению и переходят к растяжению. Именно поэтому в первые дни после облучения, регистрируя высокую степень повреждения по выходу aberrаций, почти не отмечается подавления роста даже при летальных дозах. Наиболее высокая степень повреждения роста обычно отмечается на 3—4 дни после облучения, когда происходит значительное опустошение меристемы и прекращается поступление клеток в зону растяжения [4]. В этот период в популяции, как правило, почти отсутствуют aberrантные клетки (элиминируются), но отмечается наиболее высокая степень подавления роста и эффективная защита. В последующем, после восстановления первоначального объема меристемы за счет размножения клеток, сохранивших способность к делению, возобновляется поступление клеток в зону растяжения и восстанавливается нормальный рост органа. Чем в большей степени произойдет восстановление, тем в меньшей проявится действие противолучевых препаратов.

Приведенные в данном сообщении сведения, по нашему мнению, имеют общерадиобиологическое значение. Они свидетельствуют о необходимости подбора унифицированных критериев оценки степени защитного действия противолучевых средств с тем, чтобы можно было проводить достаточно полную характеристику их свойств и сравнение с другими препаратами подобного типа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гигинейшвили К. А., Гудков И. Н., Зезина Н. В. Сообщения АН ГССР, 73, 185—188, 1974.



Зависимость дозы, индуцирующей 50%-ное торможение функции роста (ID_{50}), и значения ФУД для АЭТ от времени определения высоты γ -облученных проростков на разных этапах пострadiационного наблюдения (1—контроль, без радиопротектора, 2—АЭТ, $5 \cdot 10^{-3}$ М и 3—ФУД). По оси абсцисс—дни после облучения

2. Гигинейшвили К. А., Гудков И. Н., Зезина Н. В. Сообщения АН ГССР, 75, 449—452, 1974.
3. Гродзинский Д. М., Гудков И. Н. Защита растений от лучевого поражения. Атомиздат, М., 1973.
4. Гудков И. Н., Гродзинский Д. М. Радиобиология, 12, 566—569, 1972.

β-მერკაპტოეთილამინისა და S-β-ამინოეთილიზოთიურონის რადიოპროტექტორული მოქმედების დამოკიდებულება დასხივების შემდგომ პერიოდში მათი ეფექტურობის განსაზღვრის დროსა და ზამოყენებულ პრინციპებს შორის, ბარდის ღივების γ-სხივებით დასხივების დროს

ა. გიგინეიშვილი, ი. გუდკოვი

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი, უკრაინის სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მცენარეთა ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, კიევი

რ ე ზ ი უ მ ე

ნაჩვენებია, რომ ბარდის ღივების γ-სხივებით დასხივებისას, β-მერკაპტოეთილამინისა და S-β-ამინოეთილიზოთიურონის რადიოპროტექტორული მოქმედების ხარისხი, რომელსაც ვაფასებდით დოზის შემცირების ფაქტორით (Φ_YД), რაც თავის მხრივ დამოკიდებულია არჩეულ კრიტერიუმსა (ქრომოსომული აბერაციების რაოდენობა, ზრდის რეაქცია, გადარჩენილ მცენარეთა რაოდენობა) და რადიაციის მოქმედების შემდგომ პერიოდში დაცვის ხარისხის განსაზღვრის დროზე (3-დან 20 დღემდე), შეიქმნება იცვლებოდეს 1,28-დან 1,92-მდე.

RELATIONSHIP BETWEEN THE RADIOPROTECTIVE ACTION OF β-MERCAPTOETHYLAMINE AND S-β-AMINOETHYLISOTHIURON AND THE EFFICIENCY OF TIME DETERMINATION AND THE CRITERIA EMPLOYED DURING γ-IRRADIATION OF PEA SPROUTS

K. A. GIGINEISHVILI, I. N. GUDKOV

The Tbilisi State University, Tbilisi, USSR

Institute of Plant Physiology, Ukrainian Academy of Sciences, Kiev

S u m m a r y

In the experiments with γ-irradiation of pea sprouts it has been demonstrated that the rate of radioprotective action of β-mercaptoethylamine and S-β-aminoethylisothiuron, as estimated by the factor of dose reduction, may vary from 1.28 to 1.92 in terms of the criterion chosen (the amount of chromosome aberration, growth response, survivability) and the time of estimation of protection rate in the postirradiation period (from 3 to 20 days).

**ОЗНАЧАЕТ ЛИ ЭНЕРГОИНФОРМАЦИОННЫЙ ДУАЛИЗМ
ЭКВИВАЛЕНТНОСТЬ ВЗАИМНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ
ЭНЕРГИИ И ИНФОРМАЦИИ В ЖИВЫХ СИСТЕМАХ?***

М. А. Хведелидзе

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 25.7.1975

Показано, что исключаются взаимные преобразования энергии и информации в живых системах вследствие сосуществования в пространстве и во времени этих свойств материи еще с квантового уровня ее самоорганизации. Исходя из эмпирических данных допускается (как и в отношении признанного закона сохранения энергии) существование единого и абсолютного энергоинформационного принципа сохранения (АЭИПС), действующего в условно замкнутой и предельно большой в отношении нас пространственно-временной системы нашей Метагалактики. Частным проявлением действия АЭИПС приняты принцип сохранения кода генетической информации, как принцип сохранения жизни, и принцип сохранения генетической информации вида живых систем.

По мнению автора, любые частные случаи действия АЭИПС имеют пространственно-временные ограничения и находятся в диалектическом единстве, обеспечивая одновременно сохранение исходных свойств материи и неуклонное ее саморазвитие.

С точки зрения физического аспекта категории информации [20] и энергоинформационного дуализма (ЭИД) на молекулярном уровне [21], очевидно, что каждый специализированный энергетический или информационный преобразователь превращает энергию и информацию одновременно из одной формы в другую. Однако в зависимости от специализации преобразователя энергоинформационный поток на его выходе определяется количественно в единицах энергии или информации, либо может быть определен, согласно ЭИД, комплексно обеими единицами, как единый процесс «самоорганизации энергоинформационной работы» (СЭИР), в единицах *эвбит, эвбит/атом* [22, 23]. Такая возможность реализуется пока только в естественных системах оптимально и вовсе не используется в современной технике.

Как видно, концепция энергоинформационного дуализма имеет определенную эвристическую ценность в том смысле, что только энергетический или информационный подходы к познанию живых систем на их молекулярном уровне не позволяют в отдельности установить фактически единый процесс СЭИР. На такую возможность прежде всего указывает общий закон сверхаддитивного сложения, примененный Г. Фёрстером для формулировки принципа био-логики [18]. Согласно этому принципу, основным признаком живых существ является их способность образовывать коалиции, которые в состоянии совершать то, что каждый из них в отдельности никогда не смог бы достичь.

* Статья печатается в порядке дискуссии.

Однако в отличие от Г. Фёрстера мы подошли к определению специфики самоорганизации живых систем на молекулярном уровне с концепцией энергоинформационного дуализма и общей теории самоорганизации И. Винера, а общий закон сверхаддитивного сложения обосновывает целесообразность такого подхода в познавательном смысле. Согласно этому закону, единая энергоинформационная функция Φ больше, чем сумма ее частей, т. е. $\Phi(\varepsilon, \eta) > \Phi(\varepsilon) + \Phi(\eta)$.

Соответственно изложенному в наших представлениях информация получила наиболее общее физическое определение как материальная модель в системе А, отображающая в своей пространственно-временной структуре пространственно-временные изменения в системе В.

С другой стороны, существующее определение энергии (свойство материи совершать работу) в данном случае удовлетворяет уровню современных знаний об этом свойстве.

Было показано, что специализацию преобразователя энергоинформационного потока определяет коэффициент преобразователя материальной структуры $K_{mc} = \frac{K_a}{K_n}$ [22]. В этом выражении энергетический

коэффициент преобразования K_a может стремиться к 1, но в принципе не может превышать ее, а информационный коэффициент преобразования K_n может превышать 1, если система преобразователя имеет постоянную память. Когда $K_{mc} \rightarrow 1$ имеет место преимущественно энергетическая форма преобразования организации структуры, а при $K_{mc} \ll 1$ энергоинформационное преобразование (ЭИП) носит явно информационный характер, т. е. конечным продуктом преобразования явно выражена только информация, как, например, на выходе системы мозга или ЭВМ. Условно $0 < K_{mc} < 1$ соответствует совмещенная форма ЭИП, когда величины энергии и информации в абсолютном выражении соизмеримы. В этом случае, как было уже отмечено, имеет место СЭИР на молекулярном уровне и есть смысл освоить ее уже в технике, как новую технологию, прежде всего в производстве полимеров.

Учитывая то, что всякая структурно связанная форма энергии E_s и всякая структурная информация I_s обладают вполне определенной вещественной массой, был допущен автором [22], по аналогии с дефектом массы ($\Delta m = \frac{\Delta E_s}{C^2}$), и «дефект действия» кванта энергии $\Delta w = \frac{\Delta E_s}{I_s}$, характеризуемый изменением состояния системы на величину одного «квант состояния» и определяемый из выражения $I_m = \sqrt{\Delta w \cdot \Delta E_s}$ размерностью $\left[\frac{\text{эрг} \cdot \text{сек}}{\text{бит}} \right]$.

С другой стороны, в уравнении дефекта массы ($\Delta m = \frac{\Delta E_s}{C^2}$) изменение состояния микросистемы определяется также дискретной, но предельной скоростью ее движения $C \approx 300 \cdot 10^8 \text{ м} \cdot \text{сек}^{-1}$. Как видно, «дефект действия» кванта энергии наиболее явно может быть выражен при условии, когда $0 < K_{mc} < 1$, т. е. когда абсолютные величины энергии и информации соизмеримы в процессе преобразования структуры, а «квант состояния» системы определяется уже соотношением во времени энергии и информации.

Как известно, сущностью дефекта массы и энергии является эквивалентность массы и энергии, а допущение «дефекта действия» кванта энергии ΔW вытекает фактически из эквивалентности существования во времени энергии и информации, выраженной следующим уравнением [34, 35]:

$$E \cdot T = w_{(1 \text{ бит})} \cdot I_s^2$$

где $w_{(1 \text{ бит})} = (\ln 2)^2 \cdot \frac{h}{2} = 1,65 \cdot 10^{-27} \text{ эрг} \cdot \text{сек}$ — есть квант действия энергии; T — время его действия; h — постоянная Планка; I_s — структурная информация в потоке энергии, или свободная информация I_c .

Таким образом изменение состояния микросистемы на величину одного «квант состояния» определяется вследствие явной выраженности энергоинформационного дуализма не одной величиной информации, а соотношением во времени энергии и информации. Это подобно тому, как в области квантовой теории состояние микрофизической системы определяется одновременно ее энергией E и волновым числом K . Но в отличие от микрофизической системы сущность живой системы на молекулярном уровне ее самоорганизации может характеризовать такие понятия, как «структурная информация», «структурная емкость» и «дефект действия» кванта энергии точнее, чем чисто физическое понятие дефект массы Δm и волновое число K . Прежде всего рассмотрим возникшую аналогию. Поскольку представление о «дефекте действия» кванта энергии возникло по аналогии с понятием дефекта массы, видимо, следует учесть принятую интерпретацию эквивалентности массы и энергии при рассмотрении сущности эквивалентности энергии и информации.

Согласно существующим научно-философским представлениям возникла уверенность в том, что эквивалентность массы и энергии не является еще достаточным основанием для утверждения возможности превращения массы в энергию или наоборот энергии в массу в условиях нашего материального мира [12, 16]. Сущность данного отрицания заключается в том, что, если энергию рассматривать как меру движения, а массу — как меру самой материи, то тогда утверждение о том, что масса превращается в энергию, равноценно представлению о превращении материи в движение. Поясняя превращение («анигиляцию») электронно — позитронной пары в два гамма-кванта как превращение материи в энергию, остается неизбежным допустить нематериальность реальных фотонов, а с другой стороны — допустить уничтожимость материи. Видимо, и то и другое совершенно не совместимо с основами диалектического материализма. Более того, независимо от философской позиции, как показано Я. П. Терлецким [16], при любых внутренних превращениях в любой изолированной системе сохраняется общий импульс P , общая энергия E и собственная масса системы M . Поэтому говорить о превращении массы в энергию, подразумевая релятивистски конвариантно определенные величины вообще бессмысленно. Иначе говоря и в данном случае следует признать явно выраженный дуализм свойств материи — массы и энергии в этих условиях. Таким образом казалось бы единая закономерность отдельных свойств материи, как, например, существующих в форме дуализма частицы — волны, энергии — информации и энергии — массы, позволяет нам рассматривать энергию и информацию в живых системах также в едином плане. Однако прежде всего необходимо учесть то, что живые организмы в принципе нельзя считать исключительно изолированными или же полностью открытыми системами. Живые системы существенно отличаются от физических своей исключительной лабильностью поведения по отношению к действию внешней среды. Способность живых организмов быть частично открытыми и частично замкнутыми системами в отношении потока энергии и информации позволяет им поддерживать оптимально свое динамическое равновесие и в то же время обеспечивает им во времени возможность совершать эволюционное развитие. Так, например, Л. А. Блюменфельд также обратил внимание

на то, что живые системы одновременно «вполне можно считать системами закрытыми и даже, иногда, изолированными» [3].

Частичная замкнутость генетического механизма передачи информации и в то же время его определенная разомкнутость обеспечивают организмам прежде всего поразительную возможность самосохранения генетического кода, обидея для всех живых систем, генетической информации на уровне вида живых систем в течение многих миллиардов лет, и одновременно обеспечивают эволюционное совершенство последующих поколений живых систем в масштабе всей биосферы Земли [15]. Надо полагать, что именно дуализм свойства замкнутости и разомкнутости каждого живого организма обеспечивает в условиях Земли одновременно постоянство существования жизни и эволюционное совершенство организмов под действием изменения внешней среды. Видимо, свойство замкнутости живых систем связано с принципом сохранения информации, а свойство разомкнутости их — с частным случаем его нарушения. Познание столь лабильной самоорганизации свойств разомкнутости и замкнутости живых систем представляет помимо биофизического интереса и явно бионический интерес, в аспекте искусственной реализации этого феноменального свойства живых систем.

Только осознанность дуализма замкнутости и разомкнутости живых систем в принципе может изменить обычные физические представления об эквивалентности массы, энергии и энергии — информации, основанные на однозначных условиях замкнутости микрофизических систем.

Поэтому эквивалентность энергии—информации в живых системах при учете дуализма замкнутости и разомкнутости этих систем приобретает по существу уже неопределенный смысл. Действительно трудно сразу осознать следствия, которые могут вытекать из эквивалентности энергии—информации при наличии и такой формы дуализма в живых системах.

Тем не менее попытаемся раскрыть эту неопределенность с позиции абсолютного принципа сохранения энергии, принятого эмпирически в отношении окружающего нас мира, пределами которого для современных экспериментальных исследований является сфера нашей Метагалактики [11]. Поэтому эту предельно большую систему принято считать условно замкнутой, и, следовательно, в пределах пространства и времени ее «жизни» должен существовать абсолютный принцип сохранения энергии. Вместе с тем, признав ЭИД, остается признать и возможность выполнения абсолютного принципа сохранения информации в этой предельной для нас системе, согласно тем же эмпирическим данным, как и в отношении энергии. С позиции ЭИД, Метагалактика, как предельная и замкнутая система, должна содержать в себе также предельное количество энергии, определяемое ее предельной массой M и предельным своим состоянием, определяемым также конечным количеством информации. Следовательно, если $E_m = \text{const}$ и $I_m = \text{const}$, тогда $E_m \cdot I_m = \text{const}$, т. е. должен иметь место абсолютный энергоинформационный принцип сохранения (АЭИПС).

Кроме того прямым следствием из возможности выполнения АЭИПС является потенциальная способность материи на любом ее структурном уровне к самоорганизации ЭИР. Действительно, как показал Р. Эшби [28], возможность прогнозирования состояния любой системы обусловлена ограниченностью ее разнообразия, т. е. лишь при конечном числе различных элементов множества состояний системы имеется объективная возможность представить ее развитие. Если наш мир имел бы бесконечное разнообразие состояний, тогда он был бы абсолютно хаотичным. В такой системе сами понятия «часть» и «целое» не имели бы смысла и, самое главное, не существовало бы законов



природы, в том числе и закона сохранения. Тогда, очевидно, возможность познания нашего мира была бы исключена. Но в действительности, и к счастью для нас, это не так. Поэтому, как считает Э. Кольман, из альтернативы «либо Вселенная бесконечно разнообразна, но абсолютно хаотична, либо Вселенная закономерна с ограниченным, конечным хотя и громадным разнообразием, может быть принята только последняя как единственно приемлемая для космологии» [11]. Более того, было показано [35], что действительно объем информационной емкости нашего физического мира в единицу времени зависит от параметров модели этого мира. Исходя из наиболее общей модели нашей Метагалактики с массой M и ее продолжительности жизни T , показано также, что информация о нашей Метагалактике не может быть больше, чем это допущено ее энергетическим параметром E_m .

Существенно то, что предполагаемый АЭИПС вовсе не исключает возможность относительных потерь энергии и информации во всех открытых подсистемах нашего мира, в том числе и в живых системах.

Представления о таких относительных потерях энергии уже общеприняты, но тем не менее, пока нет полной ясности в отношении потерь информации, так как еще далеко не осознан в науке ЭИД и тем более предполагаемый АЭИПС. Однако сама жизненная необходимость обусловила в науке стремление решить эту неопределенность с целью изыскания способов концентрации рассеянной информации из окружающей среды, а также из отдаленных разделов самой науки и техники*. В этом направлении достигнуты уже существенные результаты. Так, например, в технике связи, особенно в области космической радиолокации, разработаны теория и технические средства выделения сигналов из шума [4, 6]. Значительно раньше достигнуты успехи и в области концентрации рассеянной тепловой энергии E_p с помощью тепловых насосов, расчет которых приведен в литературе [10]. Причем возможность концентрации рассеянной энергии E_p в ее свободную форму E_c или рассеянной информации I_p в ее концентрированную или свободную форму I_c вполне согласуется со вторым законом термодинамики, так как осуществление обратного процесса в принципе возможно только путем затраты дополнительной свободной энергии ΔE_c . Техническая целесообразность цикла работы теплового насоса заключается в том, что свободная энергия E_c , полученная после преобразования $E_p \rightarrow E_c \gg \Delta E_c$, а целесообразность выделения потока сигнала из шума вполне окупается уже ценностью самой извлеченной информации.

Более того, существуют различные формулировки принципа сохранения информации. Так, например, закон ограничения количества информации в технике связи, сформулированный К. Шенноном в его десятой теореме [27]. Согласно интерпретации Р. Эшби, эта теорема означает, что «любое разнообразие выбора K требует передачи или переработки количества информации равного K » [29]. Иначе говоря, любой выбор не может производиться даром, без затраты энергии. Поэтому этот принцип выполняет ту же роль в теории информации и в ее производстве, что и закон сохранения энергии в любой технике и в энергетике.

Значительно позже был сформулирован принцип первого начала информодинамики с помощью математического аппарата термодинамики [17]. Дальнейшее обобщение термодинамики и теории информа-

* Результаты работ в этой области, в том числе и наши работы, обсуждались на Всесоюзных сессиях и совещаниях по энергетической инверсии, которые проводились в г. Москве Институтом энергетической инверсии (IV Гагаринские чтения, ДОСАФ, ЦДАИК, М., 1975).

ции, как нам известно, дано уже в отношении кванта света, при помощи методов булевой алгебры, придав термодинамике алгебраический смысл [31].

К сожалению, формальная математическая логика, изложенная в этих работах, и сами уравнения еще не получили физических интерпретаций, вследствие чего принцип сохранения информации фактически до сих пор не был осознан в физико-информационном аспекте. Эти аспекты принципа сохранения получили отражение пока в общем кибернетическом плане [19]. Только более наглядные факты, имеющие место именно в живых системах (как в свое время имели место в отношении возможности обнаружить закон сохранения энергии), могли вызвать необходимость анализа не менее важных процессов передачи генетической информации и процесса старения живого организма в аспекте принципа сохранения [32, 33]. Частные аспекты принципа сохранения генетической информации уже получили следующую формулировку [32]: полный интеграл изменения информации живой системы в течение всего цикла жизни равен нулю, т. е. $\oint dI = 0$.

Это означает, что все живые организмы одного и того же вида имеют постоянное количество жизненно важной структурной информации в одном фиксированном возрасте. Согласно Джонсону [32], процесс самоорганизации живой системы протекает в оптимальном пространстве, в котором отдельные элементы системы достаточно близко концентрированы, чтобы оптимально взаимодействовать. Оптимальное взаимодействие создает соответствующее приращение количества информации ΔI_t в течение всего процесса самоорганизации живой системы, которое распределяется как

$$\Delta I_t = \Delta I_s + (\Delta n) \cdot (\log_2 a), \quad (1)$$

где ΔI_s — важная структурная информация элементов, составляющая систему и определяющая их относительные положения. Последнее записано как число важных селекций (Δn), умноженное на величину информации каждой селекции; a — число альтернативов, из которых вытекает селекция. В этом плане приращение информации ΔI_t в живом организме следует рассматривать как сумму, состоящую из двух составляющих: 1) из самих элементов и их геометрического расположения относительно друг друга; 2) из степени концентрации этих элементов. Кроме того, для любой живой системы должно существовать условие, согласно которому

$$\frac{\Delta I_t}{\Delta t} \geq 0, \quad (2)$$

где I_t — общее количество важной структурной информации в системе, а Δt — интервал времени, который охватывает по крайней мере одно поколение индивидов.

Объединение уравнений (1) и (2) дает новое выражение [32]:

$$(\log_2 a) (\Delta n / \Delta t) \geq -\Delta I_s / \Delta t. \quad (3)$$

Из последнего уравнения следует, что важная информация организма должна создаваться в его системе посредством реализации селективного процесса, описанного левым выражением при скорости равной или большей, чем скорость процесса распада (правое выражение) структурной информации. Следовательно СЭИР по созданию структурной информации противопоставлена живой системой процессу термодинамического распада ее структуры во времени и в пространстве. Поэтому остается признать, что принцип самоорганизации ЭИР на молекулярном уровне живых систем и закон сохранения их структур-

ной информации являются по существу единым принципом сохранения живых систем, но одновременно имеют два аспекта интерпретации. Первый — определяет количественно оптимальную СЭИР на молекулярном уровне, необходимую для поддержания процесса жизни, а второй — утверждает возможность устойчивого сохранения этого процесса в определенном интервале времени. Но закономерность неизбежного старения организма ограничивает интервал устойчивого сохранения этого процесса во времени.

Теперь остается нам попытаться ответить на поставленный вопрос: как можно интерпретировать эквивалентность энергии—информации в живых системах с учетом ЭИД, дуализма разомкнутости—замкнутости этих систем, СЭИР и энергоинформационного принципа сохранения.

Для ответа на поставленный вопрос принципиально важно учесть дополнительно еще следующие утверждения:

1. «Нет материи без информации, нет и информации без ее материального носителя вещества и энергии... Объективно информация существует во всей Вселенной. Но мы воспринимаем только незначительную ее часть» [2]. В соответствии с этим утверждением следует считать, что информация закодирована самой природой и размножена массовым «тиражом» в форме отдельных элементарных структур, составляющих ее различные уровни самоорганизации и способных отражать изменение состояния своего и смежного уровня.

Поэтому только на высшем уровне ее самоорганизации система мозга человека потенциально способна отражать и познавать уже все известные ее уровни.

2. Биологическая информация в форме макромолекулы ДНК также имеет свойство «размножаться» массовым «тиражом» и одновременно подвергаться разрушению. Однако процесс ее разрушения у каждого индивида компенсируется процессом ее «размножения» как в самом организме индивида, так и в последующем потомстве. Поэтому столь велика надежность сохранения биологической информации в подсистеме индивида, в системе целого вида живых организмов и в общей системе биосферы Земли.

Тем не менее известно, что определенные виды живых систем уже вымерли полностью в процессе эволюции, следовательно потеряна их биологическая информация, т. е. структура их ДНК. Однако еще нет основания категорически утверждать, что подобная информация может быть потеряна в абсолютном смысле из системы нашей Метагалактики. Напротив, современные данные естественности позволяют считать, что жизнь является космическим явлением и, как показали астрофизические данные и расчеты, имеет место высокая вероятность существования целого множества планет, населенных живыми существами в системе нашей Метагалактики [6]. Следовательно не исключена возможность существования на этих планетах даже и таких информационных структур, которые уже потеряны для биосферы Земли или вообще не существовали и не могут существовать в условиях Земли.

Пока же обходя эту еще не решенную проблему, попытаемся определить сущность эквивалентности энергии—информации в условиях биосферы Земли на основании всего изложенного.

Рассмотрим для наглядности в качестве живой системы лист растения на его молекулярном уровне в процессе фотосинтеза.

Выражаясь в терминах энергоинформационного подхода, световой квант действия энергии W_c возбуждает электроны атомных групп молекул хлорофилла и вынуждает их перейти на более высокие энергетические уровни. Возбуждение электронного уровня неизбежно вызывает нарушение равновесия уже самих атомных систем молекулы хлорофилла, и в конечном итоге возбуждение охватывает всю молекулярную и

клеточную систему листа. Это позволяет применить для анализа работы системы хлоропластов термодинамический и информационный подход [24].

Нарушение термодинамического равновесия любой системы, а в данном случае системы атомов в молекуле хлорофилла, может определяться в принципе дефектом энтропии ΔH , который численно равен количеству структурной информации "1" как это показано в общем виде в работе [13].

Такая возможность дала нам основание утверждать, что энергия связи ΔE_s , дефект энтропии ΔH и приращение структурной информации ΔI_s молекулы хлорофилла в состоянии возбуждения взаимосвязаны функционально [24]. С другой стороны, солнечно-земные связи, установленные гелиобиологией, позволили считать, что солнечный электромагнитный поток по существу есть единый энергоинформационный поток. Существенно то, что этот поток выполняет одновременно энергетическую и информационную функции программного регулирования по разомкнутому циклу в системе Солнце—биосфера Земли—Луна [26]. Все живые системы биосферы находятся в тесной зависимости от этой глобальной регулирующей функции.

Для анализа ЭИД в аспекте эквивалентности энергии и информации важно то, что наиболее явным биологическим приемником этого регулирующего потока прежде всего являются регулируемая система хлорофилла и весь хлоропласт. Хлоропласты выполняют одновременно функцию преобразователей определенного спектра световой энергии в фотоэлектрическую энергию и простейшую функцию фоторецептора [30], т. е. функцию информационного приемника. Поэтому растительный организм в основном и фотосинтетические бактерии, в частности, способны комплексно использовать энергоинформационный поток и систему хлоропластов в качестве энергетического и информационного преобразователя в форме фоторецептора.

Свободная энергия фотонов преобразуется в хлоропластах в энергию фотоэлектрического тока, которая используется невероятно целесообразно с точки зрения техники для выполнения созидательной работы по производству стандартных органических молекул, а также в качестве сигнала в «следящей» системе автоматического регулирования положением хлоропластов и всего организма относительно источника света и в качестве сигнала регулирования различными механизмами биологических ритмов.

Важно иметь в виду то, что энергия фотоэлектрического тока в конечном итоге преобразуется в потенциальную энергию связи ΔE_s стандартных молекул $C_6H_{12}O_6$, обладающих определенной информационной емкостью I_e . В этом процессе преобразования солнечной энергии создается одновременно структурная информация и информационная емкость I_e из молекулярного «материала» неорганических соединений. Поэтому структуру молекулы $C_6H_{12}O_6$ следует определять одновременно ее энергией связи ΔE_s и информационной емкостью I_e , так же как структуру атома углерода, определяемую в единицах *бит на моль*, т. е. единицей 1 *мольбит* [36].

Показательно и то, что такое определение уже использовано и развито в теории строения органических соединений [8, 9]. Причем существенно, что по своему абсолютному значению величины ΔE_s и I_e соизмеримы [22]. Поэтому подтверждается в данном случае и количественно явная выраженность энергоинформационного дуализма на молекулярном уровне самоорганизации живых систем.

Приведем основные положения методик и результаты расчета информационных емкостей всех молекул, входящих в основное уравнение фотосинтеза.



Для количественного показа информационных емкостей I_e молекул начало отсчета пришлось вести с уровня организации атома водорода, так как только таким путем можно определить исходную и конечную информационные емкости всех элементов и молекул, участвующих в процессе фотосинтеза. Для этого информационную емкость I_e атома невозбужденного водорода условно приняли равной 1 *биту*. Как известно, атом водорода уже был принят в качестве единицы отсчета зарядного числа элементов периодической системы Менделеева, величины абсолютного потенциала водородного электрода, эталона длины волны равной 21 см, и, наконец, атом водорода следует принять и в качестве исходной единицы структурной информационной емкости I_e элементов неорганических и органических соединений [25].

Согласно математическому представлению, информационная емкость это максимальное количество информации, которое фиксируется, когда указывают один определенный элемент множества точек в данном пространстве, удаленных друг от друга на расстояние не меньше некоторого заданного. Аргументом логарифмической функции как раз и является обратная величина этого заданного минимального расстояния между точками, т. е. если точки выбираются лежащими не ближе чем на расстоянии ϵ друг от друга, то очевидно, что на отрезке длиной 1 можно поместить не более чем $1/2$ различных точек, а в единичном кубе в пространстве размерностью n не более $\frac{1}{\epsilon^n}$. Следовательно для того, чтобы с помощью двоичных разрядов указать какой-то определенный элемент из множества в $\frac{1}{\epsilon^n}$ элементов (при одинаковых вероятностях каждого из них), требуется по меньшей мере следующее количество информации, т. е. количество следующих двоичных разрядов [1]:

$$I_e = \log_2 \frac{1}{\epsilon^n} = n \cdot \log \frac{1}{\epsilon}.$$

Согласно приведенному выше условию и данному уравнению, для невозбужденного атома водорода можно определить, что при $\epsilon = \frac{1}{2}$ и $n=1$ $I_{en} = 1$ *биту* информационной емкости. Для исходного расчета среднее расстояние между материальными частицами, т. е. ядром водорода — протоном и электроном условно принимается равным $1/2$ величины диаметра атома, а размерность пространства $n=1$. Очевидно, последующие величины информационных емкостей элементов в периодической таблице Менделеева должны расти вследствие усложнения их структурной организации.

Примем емкость структурной информации I_e элементов и простейших молекул CO_2 и H_2O как сумму $I_{eC} + I_{eO_2}$ и $I_{eH_2} + I_{eO}$. При этом для упрощения расчета пренебрегаем законом сверхаддитивного сложения и тем самым искусственно занижаем действительную величину I_e . Однако это не имеет принципиального значения для сравнительных определений информационной емкости в начале и в итоге процесса фотосинтеза, т. е. для определения величины коэффициента K_n .

Согласно общему уравнению фотосинтеза:



выразим (*в битах*) суммарное количество информационной емкости по элементам и молекулам в начале и в конце процесса, т. е.

$$I_{e\text{CO}_2} = 67,54 \quad I_{e\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6} = 265,14$$

$$I_{e\text{H}_2\text{O}} = 27,35 \quad I_{e\text{O}_2} = 50,70.$$

Подставляя величины информационных емкостей молекул в уравнение фотосинтеза, получим точное равенство суммарной информационной емкости молекул в начале и в конце процесса:

$$569,34 = 569,34.$$

Поэтому можно утверждать, что в процессе фотосинтеза, наряду с концентрацией свободной энергии E_e в ее связанную форму ΔE_s , происходит и концентрация информационных емкостей неорганических молекул в одну информационную емкость органической молекулы гексозы.

Все это очевидно и без приведенного расчета, но важно то, что основное уравнение фотосинтеза не отражает процесс восприятия хлоропластами информационной составляющей внешнего энергоинформационного потока. В то же время нет основания сомневаться в том, что эта составляющая выполняет вполне определенную регулирующую функцию в различных процессах биологических ритмов и служит сигналом в автоматической «следающей» системе растения [37].

Совершенно очевидно, что изучение информационных и регулирующих аспектов растительного организма является самостоятельной проблемой фитокибернетики и, к сожалению, она явно не отражена в достижениях физиологии растений. Поэтому мы лишены возможности более конкретно описать эти процессы в количественной форме. Остается воспользоваться лишь данными относительно структурных преобразований молекул в итоге процесса фотосинтеза.

Реализация процесса концентрации информационной емкости I в одной молекуле гексозы $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}$ сопровождается уменьшением энтропии в общей системе растения, соответствующей свободной энергии процесса фотосинтеза $\Delta Z = 686$ ккал/моль, при изменении теплосодержания $\Delta H = 672$ ккал/моль. На концентрацию информационной емкости молекулы гексозы затрачивается 8—12 квантов, с энергией каждого кванта равной 40 ккал/моль. При пересчете на 1 моль CO_2 $\Delta Z = 114,7$ ккал/моль, а $\Delta H = 112$ ккал/моль. Следовательно энергетическая эффективность фотосинтетического преобразователя при $N = 8$ квантах, с энергией каждого кванта $E = 40$ ккал/моль будет:

$$K_a = \frac{\Delta H}{N \cdot E} = 0,35.$$

С другой стороны, согласно нашему определению, информационный коэффициент фотосинтетического преобразователя равен:

$$K_{ii} = \frac{I_{e\text{вых}}}{I_{e\text{вход}}} = 1.$$

Коэффициент преобразования материальной структуры будет иметь вид:

$$K_{mc} = \frac{K_a}{K_{ii}} = 0,35.$$

Как видно, $K_a = K_{mc}$ выполняется условие $0 < K_{mc} < 1$, при котором реализуется совмещенная форма ЭИП.

Все вышесказанное позволяет интерпретировать эквивалентность энергии и информации в абсолютном смысле только с единой позиции

ЭИД и их принципа сохранения. С этой позиции эквивалентность энергии и информации, на квантовом уровне организации материальных структур, означает одновременно преобразование энергии и информации из одной формы в другую, в результате «дефекта действия» кванта энергии ΔW , определяемого изменением состояния этих структур на величину одного «квант состояния». Причем «квант состояния» этих структур I_m изменяется во времени соотношением энергии и информации, поскольку эти свойства материи не делимы уже на квантовом уровне ее организации.

Таким образом сама связь энергии—информации является фундаментальным свойством материи и согласно ЭИД энергия и информация эквивалентны в том смысле, что они существуют одновременно и поэтому исключена возможность их взаимных преобразований.

Однако существующие технические представления об относительных потерях энергии и информации из любых открытых систем требуют дополнительных уточнений к интерпретации эквивалентности энергии и информации.

Для наглядности приведем факт потерь структурной информации I_s и информационной емкости I_e вследствие разрушения молекулы ДНК в живой клетке. Разрушение структуры ДНК равнозначно преобразованию ее энергии связи ΔE_s в свободную энергию E_c к частично в рассеянную форму E_p . При этом не исключена возможность использования энергии E_c системой клетки для последующего воспроизводства новой копии этой ДНК. С другой стороны, если разрушенная молекула ДНК была вполне стандартной для данной клетки (т. е. не мутантной), то тогда очевидно, что структурная информация I_s или информационная емкость I_e этой молекулы вовсе не потеряны клеткой, так как ДНК существует в ней не в единственном числе, а в массовом «тираже» и систематически пополняется «издательством» данной клетки в интервале ее жизни и жизни любой клетки данного организма. Кроме того воспроизводится она в каждом последующем поколении вида организма за счет свободной энергии из внешней среды.

ЭИД и АЭИПС допускают возможность одновременной реализации обратимого процесса типа $E_s \rightleftharpoons E_c$ и $I_s \rightleftharpoons I_e$ на молекулярном уровне, но вместе с тем накладывают запрет на возможность одновременных и взаимных преобразований типа $E_s \rightleftharpoons I_s$ и $E_c \rightleftharpoons I_e$.

Однако частный случай разрушения уникальной (мутантной) молекулы ДНК может служить примером «нарушения» принципа сохранения информации в отношении определенной клетки, организма и даже вида живых систем в масштабе биосферы Земли. Но как мы уже отмечали, еще нет основания отрицать возможность выполнения АЭИПС в отношении всей системы нашей Метагалактики. В то же время очевидно, что имеет место случай «нарушения» принципа сохранения, носящий вероятностно-статистическую и относительную закономерность. Так, например, неизбежная смерть каждого индивида живых систем по существу является случаем относительного нарушения принципа сохранения I_s . С другой стороны, сохранение всей системы биосферы Земли обеспечивается именно неизбежной смертью отдельных живых организмов, т. е. случаем нарушения принципа сохранения I_s в каждом живом организме. Видимо, в этом заключается диалектическое единство противоположностей самого принципа сохранения и его локального нарушения.

Любая клетка или целый организм могут потерять уникальную (мутантную) молекулу ДНК и вместе с ней ее I_s . Однако и в данном случае остается еще в силе запрет абсолютного принципа сохранения энергии на возможность преобразования типа $I_s \rightarrow E_c$ или $I_s \rightarrow E_p$. Поэ-

тому фактически имеет место одновременное преобразование $E_s \rightarrow E_p$, а $I_s \rightarrow 0$ и $I_e \rightarrow 0$.

Существенно то, что все известные в науке принципы сохранения, за исключением пока только абсолютного закона сохранения энергии, имеют свои частные случаи их нарушения [5, 7, 14]. Эта общая закономерность, видимо, является закономерностью более высокого порядка, обеспечивающая одновременно возможность сохранения существующих уровней структурной самоорганизации материи и ее неуклонное развитие. В частности, на молекулярном уровне самоорганизации живых систем могут возникнуть так называемые «полезные» и «вредные» для организма мутации ДНК [15], которые являются по существу результатом нарушения принципа сохранения структурной информации I_s . Причем «полезная» мутация связана именно с увеличением количества I_s , что позволяет организму использовать положительное приращение ΔI_s в его борьбе за существование, а эта новая информация уже надежно сохраняется путем ее массового «размножения».

С другой стороны, «вредная» мутация, связанная с уменьшением приращения количества структурной информации ($-\Delta I$, устраняется автоматически самой эволюцией развития живых систем [15].

В итоге могут быть даны следующие ответы на поставленный вопрос:

1. Энергия и информация эквивалентны только лишь как дуалистические свойства материи, существующие одновременно уже с квантового уровня ее организации и поэтому исключена возможность, а также, видимо, и необходимость их взаимных преобразований.

2. Даже в частном случае нарушения ЭИД и принципа сохранения структурной информации I_s остается в силе абсолютный закон сохранения энергии, исключающий возможность взаимных энергоинформационных преобразований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акчури И. А. Философские вопросы элементарных частиц. «Наука», М., 1964, 338—363.
2. Берг А. И., Спиркин А. Г. Проблемы философии и методологии современного естествознания. «Наука», М., 1973, 139—146.
3. Блюменфельд Л. А. Философия и теория эволюции. «Наука», М., 1974, 56—102.
4. Большаков И. А. Статистические проблемы выделения потока сигналов из шума. «Советское радио», М., 1969.
5. Гельфер Я. М. Законы сохранения. «Наука», М., 1967.
6. Гиндилис Л. М., Каплан С. А., Кардашев И. С. и др. Внезвездные цивилизации. Проблемы межзвездной связи. «Наука», М., 1969.
7. Готт В. С. Философские вопросы современной физики. «Высшая школа», М., 1972.
8. Жданов Ю. А. Биофизика, XII, вып. 4, 1967.
9. Жданов Ю. А. Теория строения органических соединений. «Высшая школа», М., 1971.
10. Казаков М. А., Травкин М. Р. Термоэлектрические тепловые насосы. «Энергия», М., 1970.
11. Кольман Э. Вопросы философии, 7, 96, 1969.
12. Кузнецов И. В. Успехи физических наук, 48, 3, 221, 1952.
13. Лебедев Д. С., Левитин Л. Б. Теория передачи информации, вып. 16, Наука», М., 1964.
14. Овчинников Н. Ф. Принцип сохранения. «Наука», М., 1966.
15. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. «Мир», М., 1973.

16. Терлецкий Я. П. История и методология естественных наук. XV, МГУ, 1974.
17. Урбах В. Ю. Проблемы кибернетики, 10, 1964.
18. Ферстер Г. Проблемы бионики. «Мир», М., 1965, 7—27.
19. Хведелидзе М. А. Материалы V Всесоюзного симпозиума по кибернетике. Тбилиси, 1970.
20. Хведелидзе М. А. Тезисы VI Всесоюзного симпозиума по кибернетике, I, Тбилиси, 1972.
21. Хведелидзе М. А. Сообщения АН ГССР, 71, 3, 1973, 718.
22. Хведелидзе М. А. Известия АН ГССР, серия биологическая, 1, 3, 1975.
23. Хведелидзе М. А. Сб. резюме и аннотаций Международной конференции по основным проблемам бионики, Варна, 1975.
24. Хведелидзе М. А. Теоретические вопросы бионики. «Мецниერება», Тбилиси, 1966, 38—54.
25. Хведелидзе М. А. Материалы к III Всесоюзному симпозиуму по кибернетике. Бионические принципы самоорганизации. Тбилиси, 1967.
26. Хведелидзе М. А. Сообщения АН ГССР, 73, 2, 297, 1974.
27. Шеннон К. Математическая теория связи. Работы по теории информации и кибернетике. ИЛ, М., 1967.
28. Эшби У. Р. Введение в кибернетику. ИЛ, М., 1966.
29. Эшби У. Р. Принципы самоорганизации. «Мир», 1966.
30. Dorscheid T., Wartenberg A. *Planta*, 70, 2, 187, 1956.
31. Ingarden R. S. *Forsch. Physik*, 12, 10, 1964; 13, 12, 785, 1965.
32. Johnson H. A. *Science*, 168, 3993, 1545, 1970.
33. Johnson H. A. *Science*, 141, 3584, 910, 1963.
34. Marko H. *Kybernetik*, 2, 274, 1965.
35. Majernik V. *Cybernetics, Nature*, № 3, 1967.
36. Rackow B. *Z. chemie*, 3, 12, 1963.
37. Theorodis D., Stark L. J. *Theor. Biol.*, 31, 3, 377, 1971.

აღნიშნავს თუ არა ენერგოინფორმაციული ფუნქციონირების ენერგოინფორმაციის ურთიერთგარდაქმნის ეკვივალენტობას ცოცხალ სისტემებში?

8. ხმამაღლიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაჩვენებია ენერგიისა და ინფორმაციის ეკვივალენტობის არსი, როგორც მატერიის ამ თვისებების თანაარსებობის ფორმა დროსა და სივრცეში მისი თვითორგანიზაციის ჯერ კიდევ კვანტური დონიდან. ემპირიული მონაცემებიდან დაშვებულია (სხევე, როგორც ენერგიის შენახვის კანონთან დაკავშირებით) ერთიანი და აბსოლუტური ენერგოინფორმაციული პრინციპის შენახვის (აქტიუმი) არსებობა, რომელიც მოქმედებს ჩვენი მეტაგალაქტიკის პირობითად შეკრულ და თანამედროვე პირობებში ჩვენი უსაზღვროდ დიდ სივრცობრივ-დროებით სისტემაში. ავტორს მოცემული აქვს აქტიუმი-ს კერძო გამოვლინების სახით გენეტიკური ინფორმაციის კოდის შენახვის პრინციპი, როგორც სიცოცხლის და ცოცხალი სისტემების სახეობის გენეტიკური ინფორმაციის შენახვის პრინციპი.

ავტორის თვალსაზრისით აქტიუმი-ს მოქმედების ყოველ კერძო შემთხვევას აქვს სივრცობრივ-დროებითი საზღვარი და იმყოფებიან დიალექტიკურ ფრ-



თბილისში, უზრუნველყოფენ რა ამავე დროს მატერიალს საწყისი თვისებების შენახვას და მის განვითარებას.

DOES ENERGOINFORMATIONAL DUALISM MEAN EQUIVALENCE OF RECIPROCAL TRANSFORMATION OF ENERGY AND INFORMATION IN LIVING SYSTEMS?

M. A. KHVEDELIDZE

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The essence of equivalence of energy and information is shown as a form of coexistence of these properties of material in space and time beginning with quantum level of its self-organization. We assume from empiric data that one and absolute energoinformational principle of preservation can exist (AEIPS) and operate in a conditionally closed and large space-time system of our Metagalaxy. The author assumes the principle of preservation of genetic information code as a principle of life preservation and principle of genetic information preservation of living system. According to the author's point of view any separately taken actions of AEIPS have space-time limitations and are in a dialectical unity providing for both the preservation of initial material properties and its steady development.

УДК 612.82+612.843.7

БИОКИБЕРНЕТИКА

ИССЛЕДОВАНИЕ ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ ПРИ ЗРИТЕЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ

Р. Б. Небиеридзе, Л. Р. Челидзе, Э. С. Гомелаури

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 3.5.1975

Изучена глазодвигательная реакция человека в зависимости от сложности задачи при зрительной стимуляции. Установлено, что глаз человека может воспроизвести местоположение зрительных стимулов в случае несложных комбинаций раздражителей (сложность задачи определяется тремя параметрами).

Многочисленное повторение зрительных раздражений вызывает опережающие движения глаз, характерные для данной комбинации стимулов (экстраполяционное явление). Экстраполяционные явления, полученные в экспериментах на людях, были обнаружены также у кроликов при регистрации мигательного рефлекса.

Корреляция данных опытов, проведенных на людях и животных, позволяет предположить, что экстраполяционные явления, прогнозирующие момент подачи светового сигнала, являются свойством двигательного аппарата глаза.

Изучение глазодвигательной реакции в зависимости от сложности задачи зрительной стимуляции представляет исключительный интерес в связи с исследованием проблем управления в сложных биологических системах [3, 4]. Для восприятия зрительных образов, и особенно для их распознавания, большое значение приобретает изучение принципов работы глазодвигательного аппарата. Исследования в этом направлении могут быть разделены на несколько этапов, причем в начальной стадии целесообразно анализировать наиболее простые ситуации, связанные с движениями глаз.

МЕТОДИКА

В первой части эксперименты проводились на людях с нормальным зрением в возрасте от 20 до 35 лет. Было исследовано 9 человек. Испытуемый сидел в кресле в затемненной комнате. Голова была фиксирована. Движение глаза регистрировалось методом электроокулографии при помощи серебряных электродов, укрепленных при записи горизонтальных движений глаз в непосредственной близости от наружного и внутреннего углов глазной щели. Возникший при движениях глаза электрический потенциал подавался на вход усилителя УБП-03.

Для зрительной стимуляции испытуемого была создана аппаратура, позволяющая менять количество и последовательность зрительных стимулов на световом табло. Последнее состояло из 6 неоновых лампочек ТН-03, расположенных горизонтально на расстоянии 5 градусов друг от друга. Гашение каждой лампочки совпадало с моментом за-

жигания последующей. Время горения каждой лампочки менялось в пределах от 0,09 до 0,3 сек.

Перед испытуемым ставилась задача следить бинокулярно за последовательностью зажигания лампочек. Время горения лампочки регистрировалось параллельно с записью движения глаза на самописце УСЧ8-03.

Вторая часть опытов была проведена на семи неанестезированных кроликах, помещенных в темную звукоизолированную камеру. Животное укреплялось в специальном станке. Голова фиксировалась с помощью головодержателя.

Мигательный рефлекс записывался на электроэнцефалографе фирмы «Саней» с помощью контактной линзы с концентрическим электродом, которая регистрировала и ретинограмму. Механограмма мигательного рефлекса накладывалась на ретинограмму.

В некоторых случаях производилась запись отдельно ретинограммы контактной линзой на регистраторе ЭМОФ-2 и мигательного рефлекса специальными электродами, представляющими серебряные блишки диаметром 5 мм. Последние прикреплялись к веку животного.

Зрительная стимуляция кроликов производилась сериями. Каждая серия состояла из 20 вспышек, разделенных регулярными интервалами разной величины для каждой серии, равными 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20 и 30 сек. Между очередными сериями вспышек делался 5-минутный перерыв.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Появление зрительного стимула на периферии поля зрения вызывает скачкообразное движение глаза с определенным латентным периодом (200—300 мсек). Типичная запись движения глаза при восприятии зрительных раздражителей, состоящих из комбинации трех и пяти лампочек, показана на рис. 1.

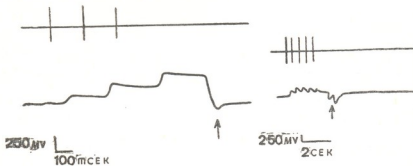


Рис. 1. Типичная запись движения глаз при опознавании набора из трех (а—скачки по 10, 15, 25°) и пяти (б—скачки по 5, 10, 15, 20, 25°) зажигающихся лампочек. Внизу—электрокулограмма, сверху—отметка моментов зажигания лампочек. Стрелка показывает возврат глаза на фиксационную лампочку

Анализ множества записей движения глаз при всевозможных комбинациях зажигания лампочек показывает, что глаз может воспроизвести местоположение зажигающихся лампочек, однако существует целый класс так называемых трудных комбинаций, когда испытуемый не может опознать последовательность зрительных стимулов.

Для характеристики сложности задач, состоящих из разных наборов лампочек, были введены следующие параметры: n —количество лампочек, участвующих в комбинации, k — количество изменений величины

углового расстояния между зажигающимися лампочками и r — количество изменений направления последовательности зажигания лампочек. При заданной n по таблице случайных чисел выбирались комбинации лампочек с параметрами k и r .

Анализ записей движения глаза показывает, что при построении простого зрительного образа, когда $n \leq 6$, $r = 0$, $k \leq 4$, почти все испытуемые опознают комбинации и воспроизводят глазами последовательность зажигания лампочек с определенными латентными периодами (рис. 1).

Уменьшение времени горения лампочек (порядка 0,1 сек) в описанных условиях заметно не затрудняет задачу опознавания последовательности. Однако у испытуемых не возникает необходимости в детальном «обследовании» отдельных лампочек.

При сложных комбинациях $n \leq 6$, $k \geq 1$, $2 \leq r \leq 5$ испытуемые стараются сперва оценить направление последовательности зажигания лампочек, а затем выявляют местоположение лампочек (т. е. угловые расстояния величины скачка глаза).

По-видимому, оценочные и прогнозирующие реакции осуществляются посредством периферического зрения, а центральное зрение служит для контроля этого прогноза.

В отдельных случаях при переводе взгляда на большие углы наблюдаются коррегирующие скачки малой амплитуды, обычно однопавленные с первым скачком — совершающие необходимую поправку к цели.

Уменьшение времени горения затрудняет правильную оценку последовательности включения лампочек. Повторные раздражения подряд несколько раз не дают возможности испытуемым правильно оценить последовательность зажигания стимулов. В некоторых случаях испытуемый правильно оценивает местоположение лампочек, однако путает последовательность их зажигания.

При многократном повторении одного и того же набора лампочек, зная их последовательность, испытуемый может совершать скачкообразные движения на предполагаемые комбинации, не ожидая зрительных стимулов. При этом наблюдаются предупредительные реакции как на отдельные раздражители (рис. 2, А), так и на их комбинации (рис. 2, Б). Вероятно, многократное повторение раздражителя приводит

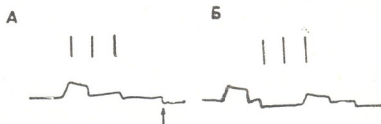


Рис. 2. Запись движения глаза при опознавании последовательности из трех лампочек. Внизу—электрокулограмма, сверху—отметка моментов зажигания лампочек. Стрелка показывает возврат глаза на фиксационную лампочку. а—испытуемый (А. Н.) совершает предупредительную реакцию на первый стимул. б—предупредительная реакция на все стимулы с последующим воспроизведением зрительных стимулов

к программированию движения глаза, что проявляется в опережении последующих стимулов. Опережающие реакции, видимо, являются существенной характеристикой глазодвигательной системы человека [9, 10]. Однако экстраполяционные глазодвигательные реакции были обна-

ружены нами и в опытах на кроликах при регистрации мигательного рефлекса.

Регистрация мигательного рефлекса и ретинограммы показывает, что в вышеописанных условиях характер последней не меняется (рис. 5). Изменение межимпульсных интервалов не меняет амплитуду и латентный период ретинограммы. Однако мигательная реакция после 3—4 предъявлений световых стимулов опережает раздражитель (экстраполяционные явления, рис. 3). После прекращения стимуляции

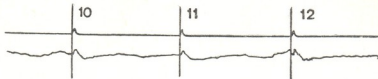


Рис. 3. Реакция кролика на световые вспышки, следующие с трехсекундным интервалом. Вверху—запись реакции фотозлемента на световые вспышки. Внизу—одновременная запись электроретинограммы и мигательного рефлекса. Видно увеличение двигательной активности перед десятым и двенадцатым появлением светового стимула. Вертикальные линии проведены через моменты предъявления вспышек

мигательная реакция продолжает появляться в том же ритме, в каком предъявлялись раздражители в серии (реакция на время, рис. 4). При переходе к новой серии стимулов мигательная реакция вначале появ-



Рис. 4. Реакция кролика на световые вспышки, следующие с односекундными интервалами, и на прекращение стимуляции. Вверху—запись реакции фотозлемента на световые вспышки, внизу—механограмма движения века. Видно, что после прекращения стимуляции мигательные реакции продолжают появляться в односекундном ритме

лялась в ритме предыдущей серии, потом постепенно перестраивалась соответственно предъявляемым интервалам и снова начинала предупреждать появление раздражителя.



Рис. 5. Совмещенная запись электроретинограммы кролика при 20 предъявлениях светового стимула

Экстраполяционные мигательные реакции на время наблюдались при всех предъявляемых интервалах.

Данные наших опытов позволяют предположить, что экстраполяционные явления, прогнозирующие момент подачи светового сигнала, являются свойством глазодвигательного аппарата как человека, так и животных. По-видимому, в основе этого явления лежат экстраполяционные реакции нейронов [8], выявленные в разных областях головного мозга [1, 2]. Эти нейроны вырабатывают сигналы еще до поступления к ним очередного стимула. Механизм этого явления базируется на постоянной циркуляции импульсов в замкнутых нейронных цепях, обеспечивающей сохранение определенного индуцированного возбужденного состояния [7]. Проявлением длительной циклической активности нервных центров является реверсивный постоптокинетический нистагм [5, 6].

В системе управления движениями глаз находит свое яркое отражение поразительная способность мозга к программированию, планированию будущего.

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградова О. С. Журнал высшей нервной деятельности, 6, 55—58, 1965.
2. Виноградова О. С., Коновалов В. Ф. В кн.: Нейронные механизмы обучения. Изд. МГУ, 1970.
3. Гиппенрейтер Ю. Б. В кн.: Исследование зрительной деятельности человека. Изд. МГУ, 1973.
4. Глезер В. Д. Механизмы опознания зрительных образов. Изд. «Наука», М.—Л., 1966.
5. Кисляков В. А. Неверов В. П. Реакция глазодвигательной системы на движение объекта в поле зрения. В кн.: Оптикокинетический нистагм. М.—Л., 1966.
6. Неверов В. П. ДАН СССР, 150, 1963, 1182—1184.
7. Соколов Е. Н. Механизмы памяти. Изд. МГУ, 1969.
8. Челидзе Л. Р. В кн.: Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса. Изд. МГУ, 1970, 164—174.
9. Fender D. H. J. Neural Theory and Modelling Stan. Univ. Press., 1954, 306.
10. Stark L., Vossius G. and Young R. Trans. IRE professional group on human factors in Electronics HFE, 36, 52, 1962.

თვალბანის მოძრაობის რეაქციის შესწავლა მხედველობითი სტიმულაციის შემთხვევაში

რ. ნაზირიძე, ლ. შილიძე, მ. გომელაური

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილია ადამიანის თვალბანის მოძრაობის რეაქცია სხვადასხვა სირთულის მხედველობითი სტიმულაციის დროს. დადგენილია, რომ ადამიანის თვალს შესწევს უნარი აღიქვას და გაიმეოროს მხედველობითი სტიმულების ადგილმდებარეობა, გალიზიანებულთა მარტივი კომბინაციის შემთხვევაში.

მრავალჯერადი გალიზიანება იწვევს სტიმულთა მოცემული კომბინაციის პროგრამირებას, თვალბანის მოძრაობაში ექსტრაპოლაციის მოვლენას.

ადამიანის თვალის მამოძრავებელ აპარატზე მიღებული ექსტრაპოლაციის მოვლენა გამოვლენილ იქნა აგრეთვე შინაურ კურდღლებზე ქუთუთოების ხამხამის რეფლექსის რეგისტრაციისას.

ადამიანებზე და შინაურ კურდღლებზე ჩატარებული ცდების შედეგების კორელაცია — ამგზნები სიგნალების პროგნოზირებით გამოწვეული ექსტრაპოლაციის მოვლენები ორივე შემთხვევაში — თვლების მამოძრავებელი აპარატის მუშაობის პრინციპის ერთერთი გამოსატყულება; იგი დამახასიათებელია როგორც ადამიანისათვის, ასევე შინაური კურდღლისათვის.

STUDY OF EYE-MOVING REACTION TO VISUAL STIMULATION

R. B. NEBERIDZE, L. R. CHELIDZE, E. S. GOMELAURI

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The human eye-moving reaction was studied under conditions of complication of the task at visual stimulation. It has been demonstrated that the human eye is able to reproduce the position of visual stimulus in case of simple combinations of irritants (the complication of the task is defined by three parameters).

Multiple repetition of irritation results in the programming of the eye movement that is typical for the given stimulus combination (extrapolation phenomenon). The extrapolation phenomenon obtained during the experiments, occur both in man and rabbits while blinking reflex is being registered.

The extrapolation phenomenon conditioned by visual stimulus prognosis, both in man and animals is a property of the eye-moving apparatus.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ВСПЫШЕК «ВЕРЕТЕН» КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА СО СТРИХНИННЫМИ РАЗРЯДАМИ

С. П. Нарикашвили, Д. В. Каджая, А. С. Тимченко, Э. Л. Мегедь,
М. С. Нарикашвили

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 10.7.1975

В ряде работ [2, 3, 5, 6, 7] было показано, что вслед за электрическим раздражением некоторых центральных структур (таламических ядер или базальных ганглий), наряду с первичным ответом (ПО), можно спровоцировать вспышку корковых «веретен». Было высказано предположение, что все виды последействия в сенсорных областях коры больших полушарий головного мозга, т. е. ритмические разряды последействия (РРП), должны представлять собой спровоцированные раздражением спонтанные вспышки веретен [2, 3], разные параметры которых зависят как от состояния мозга (уровень наркоза, возбудимость) [3], так и от особенностей раздражения [1].

Учитывая то положение, что под влиянием локально действующего стрихнина можно получить значительной величины судорожный разряд, который может орто- или антидромно, а также электротонически распространяться и возбуждать ряд волокон, связанных с подкорковыми пусковыми механизмами веретеной активности, мы решили проверить, какое отношение устанавливается между РРП (т. е. вызванным «веретеном») и стрихнинным судорожным разрядом. Выяснение этих отношений должно иметь важное значение для правильного понимания особенностей означенных двух форм синхронизированной активности—согласуются они или взаимно исключают друг друга.

Опыты проводились на ненаркотизированных, иммобилизованных тубокурарином (с инъекцией раствора новокаина в болезненные точки) кошках, которым в последующее время через каждые 15—20 мин (и больше) интравенозно вводилось незначительное количество (2—3 мг/кг) нембутала. Корковые судорожные разряды вызывались наложением кусочка фильтровальной бумаги, пропитанной раствором сернокислого стрихнина разной концентрации. Потенциалы регистрировались монополярно (индифферентный электрод в лобной кости) на электроэнцефалографе фирмы Элема Шонандер.

В одной из предыдущих работ [4] при сравнительном изучении эффекта субконвульсивных доз стрихнина на ПО и РРП было показано, что при действии яда возникающие единичные или повторные сравнительно слабые судорожные разряды как бы включались в общую картину вызванного «веретена», увеличивая частоту и амплитуду волны последнего. В данной работе применяли заведомо большие дозы стрихнина в расчете получить частые или даже непрерывные судорожные разряды большой амплитуды.

В соответствии с результатами предыдущей работы [4], при относительно малых концентрациях стрихнина или малого времени его локального действия при больших концентрациях, в период всплесков «веретен» возникают (или усиливаются в это время) судорожные потенциалы, которые являются или самостоятельными или «выросшими» из волн «веретен» (скорее последнее).

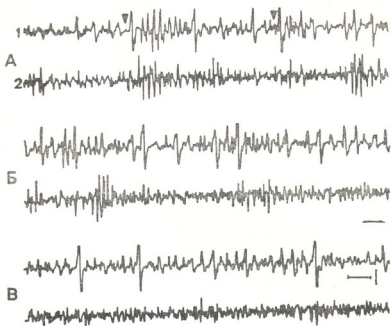


Рис. 1. Спонтанные всплески «веретен» переднего участка средней супрасильвиевой извилины левого (1) и правого (2) полушарий. Через 3 (А), 5 (Б) и 6—7 мин (В) после аппликации стрихнина. Калибровка здесь и на рис. 2: 0,5 мсек; 0,2 мВ

На рис. 1, А хорошо видно, что 0,1% стрихнина, наложенный на передний участок средней супрасильвиевой извилины, вызывает, наряду со слабыми нерегулярными медленными волнами, периодически возникающие сильные спонтанные судорожные разряды. Не во всех случаях, но два раза после такого стрихнинного судорожного разряда (отмечено треугольником) в отравленной коре наблюдается возникновение всплески «веретена». Первый раз он отражается на симметричной области противоположной гемисферы. С течением времени стрихнинные разряды большой амплитуды учащаются (рис. 1, Б) и вместе с этим появляется непрерывная нерегулярная более слабая «хаотическая» судорожная активность, на фоне которой спонтанные «веретена» пропадают, причем не только в отравленной коре, но и в симметричной области противоположного полушария (В). При наложении 0,1% стрихнина на слуховую кору (рис. 2), на фоне спонтанных всплесков «веретен», вскоре начинают возникать судорожные разряды. Вначале эти разряды появляются в основном внутри «веретен», перемешиваясь с волнами последних и удлиняя общую продолжительность каждого «веретена» (Б). Затем, в связи с прогрессированием отравления, которое проявляется в возникновении частых и непрерывных судорожных разрядов, фоновая веретенная активность почти совершенно пропадает (В). Создается впечатление, что если вначале сравнительно слабые

стрихнинные разряды могли вызвать вспышку веретена или сами возникать на фоне спонтанной вспышки, то при бурном развитии локального стрихнинного отравления вспышки «веретена» полностью подавляются. Некоторое подавление амплитуды спонтанных веретен наблюдается и в соответствующем пункте другого полушария.

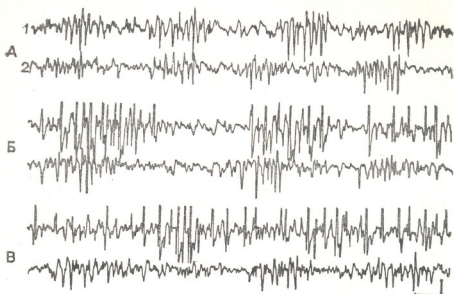


Рис. 2. Спонтанные вспышки «веретен» в слуховой коре левого (1) и правого (2) полушарий до наложения (А), через 2,5 (Б) и 3—4 мин (В) после аппликации стрихнина (0,1%) на левую слуховую кору

Выяснение причин наблюдаемых явлений требует тщательного экспериментального анализа. Однако уже сейчас имеется достаточно оснований для некоторых заключений. Если при субконвульсивных дозах стрихнина вспышка «веретена» способствует возникновению или превращению волны «веретена» в стрихнинный разряд, а редкие разряды вызывают их, то мощные, частые и хаотичные стрихнинные судороги препятствуют развитию вспышек «веретена», расстраивая, видимо, ритмическую активность, обуславливающую возникновение корковых «веретен». Происходит ли это расстройство только на уровне коры (из-за депрессии ее активности) или же оно локализовано в подкорковом механизме генерации «веретен» покажут последующие опыты с одновременной регистрацией активности корковых и соответствующих таламических ядер.

ЛИТЕРАТУРА

1. Д. В. Каджая, А. С. Тимченко, М. С. Нарикашвили, И. М. Зсленна. Сообщения АН ГССР, 80, 3, 1975.
2. С. П. Нарикашвили. Биолог. журн. Армении, 25, 102—103, 1972.
3. С. П. Нарикашвили, Д. В. Каджая, А. С. Тимченко. Журн. высш. нервн. деят., 22, 843—849, 1972.
4. С. П. Нарикашвили, Д. В. Каджая, А. С. Тимченко, М. С. Нарикашвили. Сообщения АН ГССР, 80, 2, 445—448, 1975.
5. P. Andersen, S. A. Andersson. Physiological Basis of the Alpha Rhythm. Appleton. New York, 1968.

6. P. Buser, F. E. Horvath. Brain Res., 30, 43—60, 1972.

7. F. E. Horvath, P. Buser. Brain Res., 39, 21—41, 1972.

დიდი ტვინის ქირკის „თითისტარების“ ურთიერთმოკმედეგა სტრიქნინულ განმუხტვებთან

ს. ნარიკაშვილი, ზ. კაჯაია, ა. ტიმჩენკო, მ. მეგედი, მ. ნარიკაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი
რ ე ზ ი უ მ ე

დაუნარკოზებელ ტუბოკურარინით დადამბლავებულ კატებზე, 2—3 მგ/კგ ნემბუტალის განმეორებითი ინტრავენოზური ინექციის პირობებში ჩატარებულმა ცდებმა გვიჩვენა, რომ ქერქზე ზემოქმედებით აღძრულ ერთხელობრივ სტრიქნინულ განმუხტვებს შეუძლია გამოიწვიოს ლოკალური „თითისტარები“ ანდა ჩაერთოს თითისტარის შემადგენლობაში და ამით გაზარდოს უკანასკნელის სიხშირე და ამპლიტუდა. სტრიქნინიზაციის გაძლიერებასთან ერთად, როდესაც კრუნჩხვითი განმუხტვები ხშირდება და თითქმის უწყვეტ არარეგულარულ ხასიათს იღებს, როგორც სპონტანური, ისე გამოწვეული ლოკალური „თითისტარები“ უკვე აღარ აღმოცენდება.

ამრიგად, სუსტი და ზომიერი სტრიქნინიზაცია ხელს უწყობს თითისტარული აქტივობის აღმოცენებასა და გაძლიერებას, მაშინ როდესაც სტრიქნინის დიდი დოზები და მასთან დაკავშირებული ხშირი კრუნჩხვითი განმუხტვები არღვევს რიტმული აქტივობის თალამოკორტიკალურ მექანიზმს.

INTERACTION OF CORTICAL SPINDLE BURSTS WITH STRYCHNINE DISCHARGES

S. P. NARIKASHVILI, D. V. KAJAIA, A. S. TIMCHENKO, E. L. MEGEDI,
M. S. NARIKASHVILI

Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The experiments carried out on the unanesthetized cats immobilized with tubocurarine, under conditions of repetitive intravenous injection of nembutal (2—3 mg/kg), have demonstrated that single strychnine discharges induced by local cortical application can evoke either local spindle bursts or they may be included into the spindle increasing the wave frequency and amplitude of the latter.

With the increase of strychninization when convulsive discharges render more frequent and almost random neither the spontaneous nor the induced local spindles arise.

Thus, light and moderate strychninization contributes to the genesis and enhancement of spindle activity, while the large doses resulting in frequent convulsive discharges disturb the mechanism of the thalamocortical rhythmic activity.

УДК 612.833.81+591.51

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ОБРАТНЫХ СВЯЗЕЙ ПРИ НЕКОТОРЫХ ФОРМАХ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДЕЛЬФИНОВ

М. А. Нуцубидзе, М. Ш. Пурцхванидзе

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 6.6.1975

В ряде работ описываются инструментальные реакции, наблюдаемые у разных видов млекопитающих (крыс, кошек, собак, коз, обезьян), в осуществлении которых значительная роль приписывается активации временных обратных связей [1—3].

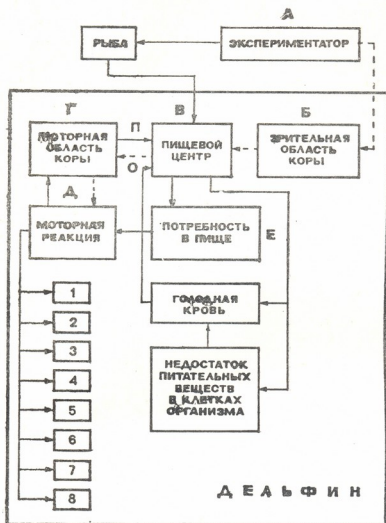
Функционирование обратных связей хорошо проявляется и на примерах богатого и разнообразного поведенческого спектра морских млекопитающих — дельфинов.

Черноморские дельфины афалины (*Tursiops truncatus*) находились в открытых вольерах размером 10×6×6 м. Выполняя определенные моторные реакции, животные в виде вознаграждения получали рыбу. Такими моторными реакциями были следующие (см. прилагаемую схему):

- 1) поочередное толкание клювом стальных шариков, подвешенных на нитке в разных отсеках вольера;
- 2) толкание клювом пластмассовых кубиков (длина сторон 4 см) и подбрасывание их в руки экспериментатора, стоящего на мостике;
- 3) выбрасывание несколько раз из воды в воздух резинового мяча;
- 4) выпрыгивание из воды в воздух на высоту 4 м;
- 5) медленное выпрыгивание в вертикальном положении плавными движениями («свечка»);
- 6) вращение вокруг оси туловища в вертикальной плоскости («вальсирование»);
- 7) вращение вокруг оси туловища в горизонтальном положении («бочок»);
- 8) маятникообразные движения туловищем и криканье («пенне»).

Выработка таких инструментальных реакций не требовала больших усилий, так как экспериментатор только лишь наблюдал за свободным поведением дельфинов в вольере, за их игровыми реакциями, подкрепляя рыбой некоторые из них. После 4—5 подкреплений дельфин начинал повторять поощренную моторную реакцию. В результате у животного активировался механизм поступательных временных связей (см. прилагаемую блочную схему «П») от моторной области коры произвольных движений к пищевому центру. Причем высокая возбудимость пищевого центра в состоянии голода способствовала возникновению потребности организма в добывании пищи, что формировало ин-

струментальный рефлекс определенного вида (см. вышеприведенный перечень реакций дельфина на схеме 1—8).



В случае когда дельфин самостоятельно повторял моторные реакции с целью получения рыбы, начинал проявляться инструментальный рефлекс. Животное свои моторные реакции как бы использовало в качестве инструмента для добывания пищи. Для осуществления таких рефлексов основным условием являлось голодное состояние животного, т. е. высокая возбудимость пищевого центра. От пищевого центра возбуждение направлялось к моторной области коры и вызывало моторные реакции. В данном случае поведение животного осуществлялось на основе активации обратных временных связей (см. на схеме «О»).

Инструментальные реакции начинали ослабляться по мере повторных подкармливаний и переставали возникать в момент насыщения животного.

Функционирование обратных связей лежит в основе того поведения, когда в голодном состоянии при виде экспериментатора или кого-либо у вольера дельфин начинает демонстрировать всю гамму ранее

გაძლიერებული მოძრაობების მქონე მოტორული რეაქციების მიხედვით. მოხერხებულად გამოიყენება მოტორული რეაქციების მეთოდები. მოხერხებულად გამოიყენება მოტორული რეაქციების მეთოდები.

$$A \rightarrow B \rightarrow V \rightarrow O \rightarrow \Gamma \rightarrow D.$$

Так называемые межинтервальные подплывания дельфинов к месту подкармливания, которые очень мешают при выработке классических условных рефлексов, также являются примером активности обратных временных связей (иррадиации нервного процесса возбуждения от пищевого центра к анализаторам коры больших полушарий, воспринимающих всю обстановку опыта как общую ситуацию, включающую в себя и условный раздражитель).

Дельфины, не работающие в состоянии насыщения, в состоянии голода превращаются в послушных животных, блестяще выполняющих все поручения экспериментаторов, т. е. инструментальные реакции.

Инструментальные реакции дельфинов, осуществляющиеся на основе функционирования обратных временных связей, сыграли немаловажную роль в процессе наилучшего приспособления дельфинов к условиям обитания в водной среде.

ლიტერატურა

1. Асратян Э. А. Очерки по физиологии условных рефлексов. «Наука», М., 1970.
2. Бериташвили И. С. Структура и функции коры большого мозга, «Наука», М., 1969.
3. Конорский Ю. Интегральная деятельность мозга. «Мир», М., 1970.
4. Дж. Лилли. Механизм целого мозга (под ред. акад. П. К. Анохина), ИЛ, М., 1963.
5. R. G. Heath. Amer. J. Psychiat., 120, 6, 571, 1963.
6. G. Olds. Science, 127, 315, 1958.
7. G. Olds. Amer. J. Physiol., 199, 665, 1960.
8. W. Wywickca & Dobizecka C. Science 132, 805, 1960.

შეჯამებითი კავშირების აქტივობა დელფინთა ქცევის ზოგიერთი ფორმის დროს

მ. ნაცვანიძე, მ. ფარცხანიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შავი ზღვის დელფინებზე, აფლინებზე (*Tursiops truncatus ponticus Barab*) თავისუფალი ქცევის მეთოდის გამოყენებით შესწავლება ამ ცხოველთა კვების ინსტრუმენტალური რეაქციები.

მიმშობლის დროს დელფინი იწყებს ინსტრუმენტალური რეაქციების გამოვლენას. უკანასკნელ შემთხვევაში თავის ტვინის „კვების ცენტრიდან“ მოძრაობის ანალიზატორისაკენ აგზნების ნერვული პროცესის ირადიაციის საფუძველზე უკუქცევითი დროებითი კავშირების ამოქმედებას აქვს ადგილი. სიმძლავრის დროს ინსტრუმენტალური რეაქციები არ გვლავნდება.



ELABORATION OF FEEDBACK CONNECTIONS DURING SOME FORMS OF HIGHER NERVOUS ACTIVITY IN DOLPHINS

M. A. NUTSUBIDZE, M. Sh. PURTSKHVANIDZE

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

Instrumental reaction has been studied in free moving dolphins (*Tursiops truncatus ponticus Barab*).

The instrumental reaction was revealed in the hungry state and disappeared after satiation.

Manifestation of the above-mentioned reaction is associated with the activation of the temporal feedback connections, on the basis of the excitatory processes from the "feeding center" to the motor region.

УДК 612.821.8

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ВЛИЯНИЕ УДАЛЕНИЯ 18 И 19 ПОЛЕЙ ЗРИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРА КОРЫ НА ПСИХОНЕРВНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОШЕК

Ц. Г. Сукнидзе

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 10.6.1975

Кора больших полушарий высших позвоночных животных регулирует индивидуально приобретенное поведение путем репродукции образов жизненно важных объектов [2, 3]. Согласно И. С. Бериташвили, для создания образов обязательно участие вторичных зон корковых кондов анализаторов, к которым, в частности, относятся поля 18 и 19 неокортекса. Роль этих полей зрительного анализатора коры в образном поведении ранее изучалась на собаках [4], тогда как на кошках этот вопрос не исследовался. Между тем, ввиду определенных различий в строении зрительных полей между собаками и кошками [6] представляло интерес исследовать роль 18 и 19 полей в образном поведении у кошек.

Опыты проводились в большой экспериментальной комнате по методике свободных движений. Были использованы тесты, которые, согласно И. С. Бериташвили, отражают образное поведение животных.

1. У кошек вырабатывали на звонок условнорефлекторное пищевое хождение к одной кормушке (условный раздражитель не находился около кормушки). После укрепления условного рефлекса кормушку экстренно перегораживали ширмой. Интактные кошки на условный сигнал выбегали из клетки, подходили к ширме, обходили ее и без поисковых движений подходили к кормушке. Согласно И. С. Бериташвили (1961), поведение кошки после обхода ширмы направлено образом местонахождения пищи. После экстирпации 18 и 19 полей поведение кошек не менялось.

В некоторых опытах перед кормушкой ставили длинную стеклянную ширму так, что расстояние от клетки до кормушки при обходе ширмы с левой или правой стороны было неодинаковым. Большинство кошек способно оценивать расстояние (мы подбирали именно таких животных), в результате чего интактные кошки на условный сигнал выбегали из клетки, подходили к ширме, оглядывались по сторонам и во всех случаях выбирали короткий путь к кормушке (т. е. обходили ширму соответственно с левой или правой стороны).

После удаления 18 и 19 полей зрительного анализатора при полной сохранности предметного зрения у кошек в течение 20—24 дней нарушилась способность оценки расстояния.

2. Кошку, у которой был выработан пишедвигательный условный рефлекс к одной кормушке, отводили в незнакомый коридор и там давали условный сигнал. Нормальные кошки на условный сигнал заходили в экспериментальную комнату, хорошо ориентировались в экспериментальной обстановке, подходили к кормушке и ели.



После операции кошки в течение двух недель лишались способности пространственной ориентации; оперированные кошки на условный сигнал заходили из коридора в экспериментальную комнату, там проделывали поисковые движения, но кормушку не находили.

3. В экспериментальной комнате из больших щитов делали коридор с решеткой на переднем конце. Кошку заводили в коридор и показывали пищу через решетку. Животные после безрезультатной попытки достать мясо лапой через решетку выбегали из коридора, обходили его снаружи и так достигали пищи. Также поступали кошки после удаления 18 и 19 полей.

В дальнейшем условия эксперимента были несколько видоизменены: из щитов делали коридор со стенами неодинаковой длины. Нормальные кошки обходили коридор и во всех случаях подходили к пище коротким путем.

После операции в течение трех недель кошки теряли способность оценки расстояния, т. е. в 60% случаев они к пище не подходили коротким путем, допускали «ошибки».

4. Кошку сажали в клетку. Перед клеткой ставили большой щит так, что животные не могли видеть экспериментальную обстановку. На расстоянии 2—3 метров от клетки ставили четыре маленькие ширмы. За одной из крайних ширм клали миску с мясом. Подводили кошку к этой ширме длинным путем, показывали миску с мясом, затем отводили обратно в клетку. Через минуту выпускали. Нормальные кошки подходили к пище коротким путем. Также поступали кошки после операции.

В данных условиях эксперимента перед животными стояла задача ориентироваться в экспериментальной обстановке и создавать образы пространственного отношения между воспринятыми объектами. Как показали наши предыдущие опыты, после удаления 18 и 19 полей кошки на определенное время теряют способность пространственной ориентации на основе зрительной рецепции. На это указывает нарушение способности оценки расстояния (см. 1, 3) и нарушение пространственной ориентации (см. 2).

В данном случае правильное решение задачи (подход к пище коротким путем) объясняется тем, что в таких условиях эксперимента поведение кошки направлено лабиринтно-кинестетическим образом пройденного пути [1].

В следующей серии опытов изучали влияние удаления 18 и 19 полей зрительной коры на отсроченные реакции. С этой целью у кошек вырабатывали пищедвигательный условный рефлекс на свет (60 Вт) к одной кормушке и дифференцирование на мигающий свет — к другой кормушке. После упрочения условного рефлекса устанавливали максимум отсрочки на условные сигналы. Он равнялся 30—40 секундам.

После операции сохранился выработанный условный рефлекс, однако полностью нарушились отсроченные реакции на условные сигналы. В первые дни после операции кошки допускали ошибки даже при 2-секундной отсрочке.

Отсроченные реакции на зрительные раздражители достигли дооперационного уровня через три недели после операции. У кошек контрольных групп, у которых были удалены орбитальные извилины, изменений в поведении в наблюдаемых нами тестах не отмечалось.

Наши исследования функции 18 и 19 полей показали, что после их удаления в течение трех недель кошки теряют способность проецировать во внешней среде все воспринятые объекты и создавать образы пространственного отношения между ними: в течение 20—24 дней после

ოპერაციის შემდეგ კატები კარგად ადაპტირდებიან, ძალიან მალე აღდგებიან და მათი ქცევა ნორმალურია.

Кроме того важно, что после операции в течение трех недель нарушаются отсроченные реакции на зрительные условные сигналы, в то время как выработанный условный пищеводвигательный рефлекс сохраняется.

Полученные нами данные позволяют заключить, что удаление 18 и 19 полей зрительного анализатора коры нарушает исключительно образное поведение кошек, в то время как выработанный автоматизированный условный рефлекс сохраняется полностью.

Аналогичные результаты были получены М. М. Хананашвили [5], который после удаления 18 и 19 полей у собак наблюдал сохранение совпадающих условных рефлексов и нарушение процесса запаздывания условного рефлекса на свет. Нарушение отсроченных реакций на условные сигналы после удаления указанных полей Н. И. Сихарулидзе (1962) наблюдала на собаках.

Наши исследования подтвердили мнение И. С. Бериташвили (1969) о важности вторичной зоны зрительного анализатора в психическом поведении кошек.

ლიტერატურა

1. Бериташвили И. С. О нервных механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных. «Наука», М., 1959.
2. Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. АН СССР, М., 1961.
3. Беритов И. С. Структура и функции коры большого мозга. «Наука», М., 1969.
4. Сихарулидзе Н. И. Сообщения АН ГССР, 28, 355—359, 1962.
5. Хананашвили М. М. Экспериментальные исследования центральных механизмов зрительной функции. «Наука», Л., 1962.
6. Школьник-Яррос Е. Н. Физиология сенсорных систем, I, «Наука», Л., 1971, 14—35.

ქერქის მხედველობითი ანალიზატორის 18 და 19 ველების მოცილების გავლენა კატების ფსიქონერვულ მოქმედებაზე

ვ. სუჟიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა ქერქის მხედველობითი ანალიზატორის 18 და 19 ველების მოცილების გავლენა კატების ფსიქონერვულ მოქმედებაზე. აღწერილია ტესტები, რომლებიც ი. ს. ბერიტაშვილის თანახმად, ასახავენ ცხოველების ხატი წარმართულ ქცევას. ნაჩვენებია, რომ 18 და 19 ველების ექსტირპაციის შემდეგ კატები კარგავენ სივრცეში ხატისმიერი ორიენტაციის უნარს, ერღვევათ პირობით სიგნალებზე დაყოვნებული რეაქციები.

მიღებული მონაცემების ანალიზის საფუძველზე კეთდება დასკვნა მხედველობითი ანალიზატორის მეორადი ზონის მნიშვნელობის შესახებ კატების ხატი წარმართულ ქცევაში.

INFLUENCE OF THE REMOVAL OF FIELDS 18 AND 19 OF THE VISUAL ANALYSER ON THE PSYCHONEURAL ACTIVITY OF CATS

Ts. G. SUKNIDZE

Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

Influence of the removal of fields 18 and 19 of the visual analyser on psychoneural activity of cats was studied. Special tests are described, which, according to I. S. Beritashvili, reflect an image-driven behaviour in animals. It has been demonstrated, that after the removal of fields 18 and 19 the cats lose their ability to spatial orientation. Delayed responses to conditioned stimuli are also impaired. It is concluded, that the secondary areas of visual analyser play an important part in the image-driven behaviour of cats.

577.391:591.11

РАДИОБИОЛОГИЯ

ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ИНКУБИРОВАНИЯ НА МОРФОЛОГИЧЕСКУЮ КАРТИНУ КРОВИ КУРИНЫХ ЭМБРИОНОВ, ОБЛУЧЕННЫХ РЕНТГЕНОВСКИМИ ЛУЧАМИ

Н. Н. Парцхаладзе, Л. А. Харебава

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 9.7.1975

Длительное воздействие низкой температуры на развивающиеся куриные зародыши в пострадиационном периоде отягощает лучевое поражение; при этом в основе неблагоприятного влияния низкой температуры лежит снижение интенсивности метаболизма [1, 2].

Изучению вопроса, является ли угнетение пострадиационного восстановления в условиях низкой интенсивности метаболизма зародыша, вызванное охлаждением, результатом усиления цитогенетических нарушений и посвящена настоящая работа. Удобным материалом исследования служила кровь раннего эмбриона, благодаря наличию в ней делящихся первичных проэритроцитов с высоким митотическим индексом [3].

Эмбрионы кур на третьи сутки инкубации облучались рентгеновскими лучами на аппарате РУМ-11 при напряжении 200 кВ, силе тока 15 мА, фильтре 0,5 мм Си, фокусном расстоянии 36 см, мощности дозы 58 Р в мин. Доза облучения 700 Р. После облучения одна группа яиц реинкубировалась при температуре $31,3 \pm 0,0,2^\circ$, а другая группа — при обычной температуре $37,2 \pm 0,2^\circ$. Необлученные яйца при температуре $37,2 \pm 0,2^\circ$ и $31,3 \pm 0,2^\circ$ инкубирования служили контролем.

Кровь у эмбрионов брали через 7, 17 и 24 часа после рентгеновского облучения следующим образом. С тупого конца разбивали скорлупу яйца, удаляли подскорлуповую оболочку и шприцем отсасывали околозародышевую жидкость. Затем острым концом иглы нарушали целостность сердца, после чего набирали кровь, вытекающую из раны. Приготовленные на предметных стеклах мазки окрашивались краской Джернера, а затем Романовского — Гимза.

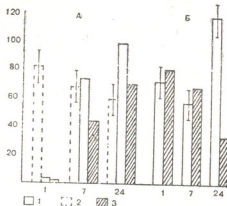
В качестве критерия изменения морфологической картины крови куриных эмбрионов после рентгеновского облучения были приняты частота возникновения хромосомных aberrаций и митотическая активность клеток крови.

Митотическая активность выражалась в процентах на основании цитологического анализа в среднем до 2000 клеток. На этих же препаратах подсчитывали 100 ана-, телофаз и среди них определяли процент клеток с aberrациями.

Данные о числе клеток с aberrациями, об изменении митотической активности после рентгеновского облучения представлены на рисунке, на котором графически даны средние (от четырех зародышей для каждого столбика) цифровые величины. После облучения в дозе 700 Р на мазках крови обнаруживаются клетки с хромосомными aberrациями, наблюдается изменение митотического индекса. Однако эти изме-

нения во времени развиваются неодинаково у облученных куриных зародышей, находящихся в различных температурных условиях (рисунк).

Инкубирование облученных куриных яиц при температуре $31,3 \pm 0,2^\circ$ оказывает более длительное тормозящее влияние на митотическую активность клеток крови, нежели при обычной температуре инкубирования. Так, у облученных зародышей спустя 7 часов после инкубирования при температуре $31,3 \pm 0,2^\circ$ митотическая активность была почти полностью подавлена, в то время как при $37,2 \pm 0,2^\circ$ практически не отличалась от исходного уровня.



Изменения в крови куриных зародышей после рентгеновского облучения 3-дневных яиц в дозе 700 P при температурах реинкубирования: А— $31,3 \pm 0,2^\circ$; Б— $37,2 \pm 0,2^\circ$. 1—число делящихся клеток облученных зародышей в процентах к числу делящихся клеток в контроле. 2—то же для необлученных зародышей при низкой температуре реинкубирования. 3—процент клеток с хромосомными aberrациями. По оси абсцисс—время в час., по оси ординат—проценты

У развивающихся куриных яиц спустя 7 часов после облучения и инкубирования при относительно низкой температуре клетки с хромосомными aberrациями в крови не обнаруживаются (из-за сильного подавления митотической активности). Спустя 17 и 24 часа они обнаруживаются соответственно в 44 и 70% случаев от 100 митотических клеток в ана- и телофазе.

Иная картина изменений в крови облученных куриных яиц наблюдается при температуре инкубирования $37,2 \pm 0,2^\circ$. Спустя 7, 17 и 24 часа после рентгеновского облучения процент клеток с хромосомными aberrациями составляет 80, 71 и 34 соответственно.

Сопоставление полученных данных по морфологической картине крови при различных температурных условиях содержания облученных куриных яиц показывает, что в условиях сравнительно низкой температуры инкубирования облученных яиц, на фоне угнетения митотической активности проэритроцитов, клетки с хромосомными aberrациями обнаруживаются позже, их количество нарастает постепенно, при обычной же температуре ($37,2 \pm 0,2^\circ$) инкубирования облученных яиц, на фоне сравнительно высокой митотической активности проэритроцитов, клетки с хромосомными aberrациями обнаруживаются в бли-

жайшие часы после облучения в большом количестве, причем уменьшение их происходит быстрее.

Обращает на себя внимание тот факт, что сравнительно низкая температура инкубирования облученных яиц сильно задерживает рост желточного мешка, вызывая весьма сильную анемизацию зародыша. Так, спустя 24 часа после рентгеновского облучения в дозе 700 P и инкубирования при $31,3 \pm 0,2^\circ$ наблюдается отставание в росте желточного мешка более чем в два раза, по сравнению с таковым в норме. Сосуды становятся очень тонкими и бледными, а в связи с уменьшением общего количества циркулирующей крови затрудняется процедура взятия проб.

Таким образом, в условиях низкой температуры содержания облученного зародыша снижение пролиферативной активности клеток и, следовательно, восстановительных процессов вызвано не только цитогенетическими нарушениями, но и угнетением митотической активности клеток, благодаря снижению дыхания от воздействия на зародыш низкой температуры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Н. Парцхаладзе. Сообщения АН ГССР, 34, 479, 2, 1964.
2. Н. Н. Парцхаладзе. Сообщения АН ГССР, 47, 189, 1967.
3. A. L. Romanoff. The Avian Embryo. N. Y., 1960, 590—593.

დაბალი ტემპერატურის ინკუბაციის გავლენა რენტგენის სხივებით დასხივებული ქათმის ჩანასახის სისხლის მორფოლოგიურ სურათზე

ნ. პარცხალაძე, ლ. ხარებავა

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ინკუბაციის მე-3 დღეს ქათმის ჩანასახები სივდებოდა რენტგენის სხივების 700 რ. დოზით. დასხივების შემდეგ კვერცხების ერთი ჯგუფი ინკუბირდებოდა $31,3 \pm 0,2^\circ$, მეორე— $37,2 \pm 0,2^\circ$.

ჩანასახის სისხლს ვიკლევდით დასხივებიდან 7,17 და 24 საათის შემდეგ. $31,3 \pm 0,2^\circ$ ტემპერატურის პირობებში დასხივებული კვერცხების ინკუბირების დროს მკვეთრად ითრგუნება ჩანასახის სისხლის უჯრედების მიტოზური აქტივობა, ქრომოსომული აბერაციები შეინიშნება გვიან და მათი რაოდენობა თანდათანობით მატულობს დასხივებული ქათმის ჩანასახებთან შედარებით, რომლებიც ინკუბირდებოდა $37,2 \pm 0,2^\circ$ ტემპერატურაზე.

EFFECT OF LOW TEMPERATURE INCUBATION OF THE X-IRRADIATED CHICK EMBRYOS ON THE BLOOD MORPHOLOGICAL PICTURE

N. N. PARTSKHALADZE, L. A. KHAREBAVA

Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The chick embryos underwent X-irradiation on the 3-rd day of incubation. The dose of irradiation was 700 r. After irradiation one group of eggs was incubated at the temperature of $31.3 \pm 0.2^\circ$ and the other at $37.2 \pm 0.2^\circ$.

The blood was taken in embryos 7, 17 and 24 hours after X-irradiation.

In case of incubation of the X-irradiated eggs at the temperature of $31.3 \pm 0.2^\circ$ mitotic activation of blood cells was markedly inhibited, chromosomal aberrations were found later on, their amount increasing gradually as compared with that observed with the irradiation of chick embryos incubated at $37.2 \pm 0.2^\circ$.

УДК 576.352

ЦИТОЛОГИЯ

О ДЕЙСТВИИ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА
МОРФОЛОГИЮ ОБЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ ЭНДОМИТОТИЧЕСКИХ
КЛЕТОК СТЕНКИ СЕМЕННЫХ ФОЛЛИКУЛОВ ВЗРОСЛЫХ
САМЦОВ *SCHISTOCERCA GREGARIA*

Г. И. Бахтадзе

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 28.3.1975

В семенных фолликулах некоторых насекомых зона созревания сперматид пространственно совпадает с зоной появления эндомитотических клеток, что позволяет предполагать возможное участие последних в процессе спермиогенеза [3, 5, 6, 7]. В наших предыдущих работах [1, 4] было показано, что с повышением температуры содержания взрослых самцов *Schistocerca gregaria* до 40° процесс созревания сперматид ускоряется почти в два раза, и хотя ряд авторов объясняет данное явление усилением метаболизма самих половых клеток на ранних этапах их формирования, в период роста и начала деления созревания [8, 9, 11] можно было предположить, что эндомитотические клетки определенным образом реагируют на повышение температуры при условии наличия связи между их функционированием и процессом созревания сперматид.

В настоящей работе изучали влияние повышенной температуры (40°), при которой процесс спермиогенеза ускоряется почти в два раза, на морфологию хромосом общей популяции эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов *Schistocerca gregaria*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения действия повышенной температуры на морфологию хромосом эндомитотических клеток часть взрослых самцов *Schistocerca gregaria* помещали в термостат при температуре 40°. Другая часть самцов, используемая в качестве контроля, развивалась при нормальной температуре (30°). Фиксацию семенников производили через 1,6 часов и 3 суток после температурного воздействия. Параллельно фиксировали семенники, взятые у контрольных животных. Кроме того, проводили также эксперимент, во время которого группу самцов содержали в течение суток при 40° и у части самцов этой группы фиксировали семенники, затем температурный режим приближали к норме (30°) и еще через сутки фиксировали семенники остальных самцов. Фиксацию производили в течение 30 минут в смеси спирт — уксусная кислота (3:1), затем семенники окрашивали 4% ацетоорсенном и изготавливали давленные препараты в 45% растворе уксусной кислоты. Покровные стекла удаляли замораживанием в жидком азоте и, после промывки спиртом, материал заключали в бальзам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

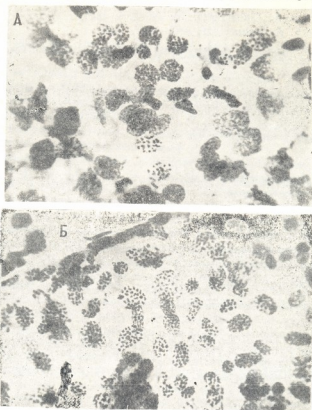
Авторы, изучавшие морфологию классического эндомитоза у саранчовых [3, 4], отмечали, что в зоне созревания сперматид семенного фолликула наблюдаются полиплоидные ядра с различной степенью спирализации хромосом. Используя этот критерий (степень спирализации хромосом), были идентифицированы стадии классического эндомитоза: эндоинтерфаза, эндопрофаза, эндометафаза, эндоанафаза и эндотелофаза [3, 5]. Отмечалось также, что в зоне созревания сперматид семенных фолликулов саранчовых эндоинтерфаза, эндопрофаза, эндометафаза и эндотелофаза встречаются приблизительно в равных соотношениях, в то время как эндоанафазы наблюдаются сравнительно редко [6]. Для стадии эндометафазы классического эндомитоза характерны сильно спирализованные хромосомы, часто имеющие двойственную структуру. Эта стадия наиболее легко поддается идентификации. На стадии эндоанафазы хромосомы еще довольно конденсированы, однако сестринские хроматиды уже начинают разделяться и на стадии телофазы полностью разделены и, деконденсируясь, сохраняют параллельное полярное расположение [3]. Эндопрофаза труднее поддается идентификации в связи с асинхронностью цикла спирализации и поведением отдельных хромосом внутри ядра. Хромосомы на этой стадии слабо конденсированы и чаще не проявляют двойственную структуру. Таким образом при нормальных условиях развития популяции эндомитотических клеток в зоне созревания сперматид семенных фолликулов саранчовых представлена всеми стадиями классического эндомитоза.

Результаты настоящего исследования показали, что общая картина популяции эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов взрослых самцов *Schistocerca gregaria*, развивавшихся при температуре 40°, заметно отличается от нормальной (рис. 1, А, Б). Это отличие выражается в том, что при повышенной температуре 80—85% эндомитотических клеток приобретают характерные морфологические признаки, описанные для стадии эндометафазы классического эндомитоза (рис. 1, Б). Изменение морфологии эндомитотических клеток в стадию, характерную для эндометафаз, протекает, в основном, в среднем отделе фолликула, где в зоне созревания сперматид наблюдаются лишь клетки в этой стадии эндомитоза. Морфология эндометафазных хромосом, стимулированная повышенной температурой, не отличается от таковой в эндометафазах среднего отдела семенного фолликула самцов, развивавшихся при нормальной температуре. Изменение морфологии хромосом в общей популяции эндомитотических клеток наблюдается уже через 6 часов после начала температурного воздействия, а затем она остается неизменной независимо от длительности температурной обработки.

При изменении температурного режима содержания насекомых от повышенного (40°) к нормальному (30°) уже через сутки соотношение клеток, находящихся в различных стадиях эндомитоза, возвращается к норме и число эндометафаз не превышает 35—40% от общего числа эндомитотических клеток семенного фолликула. Таким образом процесс изменения морфологии хромосом в общей популяции эндомитотических клеток обратим и это свидетельствует о том, что подобное изменение достигается не за счет образования новых клеток, а за счет изменения морфологии хромосом собственно клеток эндомитотической популяции.

Стадии клеточных циклов, как известно, при изменении температурных условий способны менять свою продолжительность [2, 10, 12], но цикл изменения их морфологии протекает всегда в одном, строго опре-

деленном направлении. Представляя процесс образования эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов *Schistocerca gregaria* как клеточный цикл, данное изменение морфологии хромосом можно



Изменение морфологии популяции эндомитотических клеток при повышении температуры культивирования имаго *Schistocerca gregaria* до 40°. Давленные препараты. Окраска ацетоорсенном, ув. 320. А—эндомитотические клетки среднего отдела семенного фолликула самцов, развивавшихся при нормальной температуре 30°; Б—эндомитотические клетки среднего отдела семенного фолликула самцов, развивавшихся при повышенной температуре 40°

объяснить лишь как переход последующей стадии в предыдущую, минуя синтетическую фазу [1], что является невозможным согласно современным знаниям о клеточных циклах. В то же время, факт изменения морфологии эндомитотических клеток при повышении температуры до 40° и параллельное ускорение процесса спермиогенеза указывают на корреляцию между развитием этих двух клеточных популяций семенного фолликула *Schistocerca gregaria*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бахтадзе Г. И. V Всесоюзное совещание эмбриологов. «Наука», Л., 1975, 19—20.
2. Жинкин Л. Н., Нилова В. К. Успехи совр. биол., 65, 1968, 233—244.
3. Кикинадзе И. И., Истомина А. Г. Цитология, 14, 1519—1528, 1968.
4. Кикинадзе И. И., Истомина А. Г., Бахтадзе Г. И. V Всесоюзное совещание эмбриологов. «Наука», Л., 1975, 81—82.

5. Соколов И. И. Цитология, 9, 152—161, 1967a.
6. Соколов И. И. Цитология, 9, 257—264, 1967b.
7. Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. «Наука», М.—Л., 1949.
8. Halkka L., Halkka O. Science, 162, 803—805, 1968.
9. Henderson S. A. Chromosoma, 15, 345—366, 1964.
10. Henderson S. A. Nature, 211, 1043—1047, 1966.
11. Kiefer G., Kiefer R. Zool. Anz., Suppl., 32, 188—190, 1969.
12. Wilson J. I. Heredity, 13, 263—267, 1959.

მაღალი ტემპერატურის მოქმედება *SCHISTOCERCA GREGARIA*-ს
სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების
კოკუსაციის მორფოლოგიაზე

ბ. ბახტაძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი
რ ე ზ ი მ ე

მაღალი ტემპერატურის (40°) მოქმედების შედეგად იცვლება *Schistocerca gregaria*-ს სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების ქრომოსომების მორფოლოგია. ენდომიტოზური უჯრედების 80—85% გადადის ეგრეთწოდებულ ენდომეტაფაზაში. ნაჩვენებია, რომ ქრომოსომა მორფოლოგიის შეცვლის პროცესი უქუქცევადია.

THE ACTION OF INCREASING TEMPERATURE ON THE
MORPHOLOGY OF ENDOMITOTIC CELL WALL POPULATION OF
SCHISTOCERCA GREGARIA ADULT MALE TESTICULAR FOLLICLES

G. I. BAKHTADZE

Institute of Zoology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

As a result of the increasing of the temperature (up to 40°) at which adult male *Schistocerca gregaria* was kept, some morphological changes were observed in the endomitotic cells (80—85% of them passing into the endometaphase). It has been demonstrated that the changes in the morphology of the endomitotic cell population are reversible.

НА XII МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

С 29 июня по 10 июля 1975 года в Ленинграде проходил XII Международный ботанический конгресс (МБК), который привлек внимание биологов всего мира. В город на Неве съехалось около 5 000 ученых-ботаников из 55 стран. Из них около 2 000 — от научных учреждений СССР.

До начала конгресса, в течение трех дней, в замечательном здании Дома ученых Ленинграда работала номенклатурная секция.

Первое пленарное заседание было посвящено открытию конгресса, на котором его президент, академик АН СССР А. Л. Тахтаджян, приветствовал участников этого большого форума и остановился на проблемах, волнующих сегодня ботаников всего земного шара, в частности, охраны растительного мира, повышения продуктивности растений и ряд других. С приветственными словами выступили Председатель Ленинградского исполнительного комитета городского Совета депутатов трудящихся В. П. Казаков, вице-президент АН СССР, академик Ю. А. Овчинников, президент предыдущего конгресса в Сياتле К. В. Тиман (США). О роли Международного союза биологических наук рассказал вице-президент Союза Ф. А. Стафле (США). Затем с президентским адресом выступил А. Л. Тахтаджян.

Научная программа XII МБК включала симпозиальные и секционные заседания, доклады, демонстрации и дискуссии. На конгрессе работало около 90 симпозиумов, которые со своей стороны включали секционные заседания. Все симпозиумы и секционные заседания были объединены в следующие секции конгресса.

1. Номенклатура. 2. Систематическая и эволюционная ботаника. 3. Фикология. 4. Микология и лихенология. 5. Бриология. 6. Сосудистые растения. 7. Флористика и ботаническая география. 8. Экологическая ботаника. 9. Структурная ботаника. 10. Рост и развитие. 11. Метаболизм и его регуляция. 12. Фотосинтез. 13. Минеральное питание. 14. Водный режим. 15. Иммуниген. 16. Культурные растения и природные растительные ресурсы. 17. История ботаники и ботаническая библиография. 18. Охрана растительного мира.

Специальное пленарное заседание было посвящено злободневным вопросам охраны природы. Одним из актуальных вопросов, стоящих перед конгрессом, являлось рассмотрение путей и способов повышения продуктивности растений и растительных сообществ.

Видное место было отведено молекулярному подходу к систематике, происхождению и эволюции растительного мира, изучению флоры и растительных сообществ различных континентов земного шара. С большим вниманием были заслушаны доклады по исследованиям водорослей, грибов, лишайников.

Шесть секций обсуждали проблемы физиологии и биохимии растений, закономерности роста и развития, обмена веществ, фотосинтеза, минерального питания, устойчивости к засухе и морозу. Значительный интерес представляли доклады, посвященные лекарственным и культурным растениям.

Ботаники из различных стран земного шара показали, как широко используются в науке о растениях современные методы молекулярной биологии, генетики, биохимии, физики, математики и кибернетики.

Определенное внимание привлекли вопросы применения компьютерной техники в систематике и флористике. С докладами об использовании современной вычислительной техники во флористике и работе с гербариями выступили видные ученые США и Великобритании.

Следует отметить значительную активность грузинских ботаников на этом конгрессе. В нем приняло участие около 40 ботаников Грузии, из которых более 10 выступили с докладами. Представители Грузии являлись и организаторами как секцион-

ного заседания («Эмбриология апомиксиса у цветковых растений — Г. В. Кандлер»), так и симпозиума («Высокогорная растительность» — Г. Ш. Нахуцишвили).

На заключительном пленарном заседании итоги конгресса подвели А. Л. Тихтаджян и председатель отделения ботаники Международного союза биологических наук К. Тиман. Затем был заслушан доклад комиссии по резолюциям.

Представителем делегации Австралии было внесено предложение — созвать следующий XIII МБК в 1981 году в Австралии.

На этом конгрессе закончил свою работу.

После конгресса состоялись экскурсии по Советскому Союзу. Из 21 тура 4 было проведено в Грузии, в частности Сухуми, Батуми, Казбеги и Лагодехи. Участники последних двух туров — 100 иностранцев из 20 различных стран имели возможность посетить Институт ботаники АН ГССР и ознакомиться как с историей ботаники в Грузии, так и с гербарием и основными научными направлениями института, о которых им рассказал директор института академик АН ГССР Н. Н. Кецохели.

Среди иностранных гостей были всемирно известные ботаники: Роллис (США) — вице-президент конгресса, Эккард (Швейцария) — вице-президент конгресса, Рейнен (директор ботанического сада в Калифорнии), Бохер (директор Ботанического института в Колонгагене), Кандлер (директор Института физиологии и биохимии растений в Мюнхене) и др.

Участники Казбегской экскурсии были тепло приняты на Казбегском высокогорном стационаре, где довольно подробно ознакомились с особенностями флоры и растительности и экологическими исследованиями высокогорной растительности Кавказа и, в частности, окрестностей Казбеги.

Участники Казбегской экскурсии ознакомились с флорой и растительностью субальпийского, альпийского и субнивального поясов. Интересные экскурсии были проведены в ущельях Сно, Джейрах и Дарьяли. Большое впечатление произвел на иностранных гостей подъем на Гергетский ледник.

Во время экскурсии гостей сопровождали и давали объяснения на иностранных языках флористы, систематики, фитоценологи, экологи, ботаники Института ботаники АН ГССР — М. Ф. Сахокия, Р. И. Гагвидзе, З. И. Гвинианидзе, М. Т. Давлянидзе, М. А. Иванишвили, Н. В. Чиковани, Г. Ш. Нахуцишвили.

Поездка в Лагодехский заповедник проходила по следующему маршруту: Тбилиси — Лагодехи — Кварели — Телави — Шуамта — Цинандали — Тбилиси.

По дороге в Лагодехи ботаники ознакомились в Мирнам Джаварском заповеднике с лесной растительностью нижнего пояса Цивгомборских гор. За 2,5 суток пребывания в Лагодехском заповеднике было проведено 3 пешеходные экскурсии. Одна из них в девственные буковые леса, представляющие особый интерес, так как в Европе, за исключением небольших участков на Балканах, они нигде больше не сохранились.

В Лагодехском заповеднике гостей сопровождали ведущие специалисты по разным отраслям ботаники — А. Г. Долуханов, Л. С. Хинтибидзе, И. Я. Лачашвили, Р. В. Шарашидзе, Ц. Н. Инашвили, А. Н. Джандиери, Т. В. Мардалейшвили, И. К. Мураваншвили.

Во время экскурсий обсуждались различные вопросы, касающиеся поясности, районирования, классификации, экологии растительности и таксономии видов растений Кавказа, Альп, Средиземноморья и др.

Г. Ш. Нахуцишвили

Технический редактор Н. А. Онанова

Корректор Г. Н. Дугладзе

Сдано в набор 22.9.1975; подписано к печати 24.11.1975; Формат
бумаги 70×108¹/₁₆; бумага № 1; печатных л. 7,35; уч.-изд. л. 6,32;
УЭ 11830; Тираж 1000; Заказ 327;

Цена 70 коп.

გამომცემლობა «მეცნიერება», თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В журнале печатаются не опубликованные в других изданиях, завершённые, оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утвержденным редколлегией разделам биологии (см. стр. 2 обложки), обзорные статьи, написанные по заказу редколлегии, а также краткие сообщения и рецензии. Периодически в журнале будет помещаться краткая хроника о проведенных в республике научно-организационных мероприятиях.

2. Объем рукописи экспериментальных и итоговых работ, включая таблицы, рисунки, подписи к рисункам, список литературы и резюме на грузинском и английском языках (не более одной страницы машинописи на каждом языке), не должен превышать 12 страниц машинописного текста, напечатанного через 2 интервала и полем 3 см с левой стороны. К рукописи может быть приложено не более 5 рисунков. Объем обзорной статьи — 24 страницы, краткого сообщения со списком литературы и кратким резюме на английском языке (не более 6 строк) — до 4 страниц машинописи. Краткие сообщения можно иллюстрировать 1—2 рисунками.

Резюме на английском и грузинском языках, список литературы, таблицы и подписи к рисункам должны быть представлены на отдельных листах.

3. Рукопись (в двух экземплярах) должна быть тщательно проверена, иметь направление учреждения, решение Ученого совета (кафедры, отдела, лаборатории) о целесообразности ее публикации и заключение экспертной комиссии. На первой странице слева приводятся индексы статьи (УДК) по таблицам Универсальной десятичной классификации, справа — раздел биологии, затем название статьи, инициалы и фамилия авторов, название учреждения, где выполнена работа, и краткая аннотация (не более 0,5 стр.).

Статья должна быть подписана авторами. В конце статьи необходимо указать полностью имя, отчество и фамилию авторов, домашний и служебный адреса, телефоны.

4. Введение должно содержать краткое изложение сути рассматриваемой проблемы и задачи исследования. Описание методики должно быть кратким, но позволяющим читателю самостоятельно оценить соответствие техники и методических приемов, использованных при выполнении работы. Описание результатов и их обсуждение должны ограничиваться рассмотрением и оценкой важнейших фактов, полученных в экспериментах. В конце статьи выводов печатать не следует.

5. К статье и краткому сообщению следует приложить реферат на русском языке для реферативного журнала СССР (не более 1000 знаков), оформленный следующим образом: УДК, раздел биологии, инициалы и фамилия авторов, заглавие, название журнала. В конце реферата следует указать количество таблиц, рисунков, библиографические сведения. После реферата слева в квадратных скобках нужно указать научное учреждение, в котором выполнена работа. Реферат должен быть подписан автором.

6. Иллюстрации — четкие фотографии на глянцевой бумаге и рисованные графики на кальке или белой чертежной бумаге — следует представлять в двух экземплярах (в надписанном конверте). Надписи на иллюстрациях должны быть выполнены карандашом. На обороте иллюстраций следует обозначить карандашом ее номер, фамилию автора и сокращенное название статьи, а в случае необходимости отметить верхний и нижний край.

7. Фамилии цитируемых авторов следует давать в транскрипции, соответствующей тексту статьи и в оригинальной — в списке литературы. Список литературы составляется по алфавиту. В начале списка необходимо приводить литературу грузинским или русским шрифтом, а затем латинским. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в квадратные скобки) следует давать фамилию и инициалы авторов, название издания, затем: для периодических изданий — том, страницы (от и до), год; для непериодических — название издательства, место, год издания и страницы.

8. Рукописи, оформленные без соблюдения указанных правил, а также не соответствующие профилю журнала, возвращаются автору. Все рукописи проходят рецензирование.

9. Публикация статей производится в порядке очередности их поступления, за исключением работ, заказанных редакцией.

10. Корректуры статей даются авторам для проверки, правки и визирования. Изменения и дополнения в тексте корректур не допускаются, за исключением исправления ошибок и опечаток. Выправленные корректуры возвращаются в редакцию в трехдневный срок. При задержке корректур редакция публикует статьи по первоначальным текстам.

11. Редакция оставляет за собой право сокращать и исправлять тексты статей.

12. Авторы получают бесплатно 25 отдельных оттисков.

65812



Цена 70 коп.

Индекс 76204