

784-8  
1977  
BIOLOGICAL SERIES



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

ბიოლოგიის  
სერია  
СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1977 N 5 - თბილისი - 3700  
T B I L I S I - T O M  
V O L.

3

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

Адрес редакции: Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19, Изд. «Мецниереба», 5 этаж



საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე  
 ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

**ბიოლოგიის სერია**  
**СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ**

ტომი 3, № 5  
 Том 3, № 5

ჟურნალი დაარსებულია 1975 წელს  
 Журнал основан в 1975 году

ამოდის წელიწადში 6-ჯერ  
 Выходит 6 раз в год

გამომცემლობა „მეცნიერება“ • თბილისი • 1977  
 ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“ • ТБИЛИСИ

კ. მარჯანიძის სსრ სსრ  
 სახელმწიფო რესპუბლიკა  
 ბიბლიოთეკა

15565

სარედაქციო კოლეგია:

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

ლ. გაბუნია, ს. დურმიშიძე, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, ი. თუმაჯანოვი,  
გ. კანდელაკი, ნ. კეცხოველი, კ. ნადარეიშვილი, პ. ქომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,  
ნ. ძიძიშვილი, თ. ჭანიშვილი, შ. ჭანიშვილი, ნ. ჯავახიშვილი  
პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор В. М. Окуджава  
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 С. Р. Лабалдзе

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. Tumajanov,  
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili  
Executive Secretary S. R. Labadze

© Известия АН ГССР  
Серия биологическая. 1977

Технический редактор Н. А. Онанова  
Корректор Г. Н. Дугладзе

Сдано в набор 27.6.1977; Подписано к печати 21.10.1977; Формат  
бумаги 70×108<sup>1/16</sup>; Бумага № 1; Печатных л. 8,40; Уч.-издат. л. 6,59  
УЭ 09515 Тираж 1000 Заказ 2798

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 «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

СОДЕРЖАНИЕ — შინაარსი — CONTENTS

И. И. Тумаджанов, М. П. Лордкипанидзе. Развитие ботанической науки в Грузии ი. ი. თუმაჯანოვი, მ. პ. ლორთქიფანიძე. ბოტანიკური მეცნიერების განვითარება საქართველოში	389
I. I. Tumadjanov, M. P. Lordkipanidze. The development of the Botanical Science in Georgia	
С. М. Бутхузи, В. Г. Беришвили, А. Г. Чхартишвили, Е. В. Абзианидзе. Торможение ноцицептивного рефлекса открывания челюсти и реакции избегания при раздражении некоторых структур ствола головного мозга ს. მ. ბუთხუზი, ვ. გ. ბერიშვილი, ა. გ. ჩხარტიშვილი, ე. ვ. აბზიანიძე. პირის გაღების ნოციცეპტური რეფლექსისა და განრიღების რეფლექსის შეკავება ტვინის ღეროს ზოგიერთი სტრუქტურის გაღიზიანების დროს	400
S. M. Butkhuzi, V. G. Berishvili, A. G. Chkhartishvili, E. V. Abzianidze. Inhibition of nociceptive jaw opening reflex and escape reaction by stimulation of various structures	
Н. А. Бебуршвили, Л. В. Джимшелеишвили. Определение пола плода при нормальной и патологической беременности ნ. ა. ბებურშვილი, ლ. ვ. ჯიმშელეიშვილი. ნაყოფის სქესის განსაზღვრა ნორმალური და პათოლოგიური ორსულობის დროს	409
N. A. Beburishvili, L. V. Jimshelishvili. Determination of sex of fetus in normal and pathological pregnancy	
Л. А. Кобахидзе. Цитоэмбриология чабера садового ( <i>Satyreja hortensis</i> L.) ლ. კობახიძე. ქონდრის ( <i>Satyreja hortensis</i> L.) ციტო-ემბრიოლოგია	415
L. A. Kobakhidze. Cytoembryology of <i>Satyreja hortensis</i> L.	
Э. И. Дзамоева, И. К. Сванидзе, И. Л. Лазриев, А. Ш. Цицишвили. Влияние циркуляторной гипоксии (ишемии) на ультраструктуру нейроглии коры головного мозга кролика ე. ი. დამოევა, ი. სვანიძე, ი. ლაზრიევი, ა. ციციშვილი. ცირკულატორული ჰიპოქსიის (იშემიის) გავლენა თავის ტვინის ქერქის ნეიროგლიის ულტრასტრუქტურაზე	422
E. I. Dzamoeva, I. K. Svanidze, I. L. Lazriev, A. Sh. Tsitsishvili. The influence of the circulatory hypoxia (ischemia) on ultrastructure of neuroglia of the rabbit	
Н. К. Тотиадзе, Р. А. Канделаки. О прямых корковых проекциях передних бугров четверохолмия у кошек ნ. კ. თოთიბაძე, რ. კამდელაკი. ოთხაორაკის წინა ბორცვების პირდაპირი ქერქული პროექციების შესახებ კატებში	430
N. K. Totibadze, R. A. Kandelaki. Direct cortical projections of the anterior colliculus in cats	
Р. А. Лежава, Г. Д. Туманишвили, Л. А. Гогсадзе. Рост-тормозящие факторы (кейлоны) в ткани сердца взрослых кур и крыс რ. ლეჟავა, გ. თუმანიშვილი, ლ. გოგსაძე. მოზრდილი ქათმისა და ვირთავგის გულის ქსოვილის ზრდის შემკავებელი ფაქტორები (კეილონები)	435
R. A. Lezhava, G. D. Tumanishvili, L. A. Gogsadze. Growth inhibiting factors (calones) in the heart tissue of adult hens and rats	
З. П. Кометиани, Т. Я. Джариашвили, Л. Г. Цакадзе, Д. Г. Микеладзе. Участие циклической АМР в действии нейротрансмиттеров на $Na^+$ , $K^+$ -АТФазу синаптических мембран ზ. კომეთიანი, თ. ჯარიაშვილი, ლ. წაქაძე, დ. მიქელაძე. ციკლიური ამფ-ის მონაწილეობა სინაფსური მემბრანების $Na^+$ , $K^+$ -ატფაზაზე ნეიროტრანსმიტერების მოქმედებაში	444
Z. P. Kometiiani, T. Ya. Jariashvili, L. G. Tsakadze, D. G. Mikeladze. Participation of cyclic AMP in the action of neurotransmitters on $Na^+$ , $K^+$ -ATPase of synaptic membranes	

- Z. P. Kometiani, T. J. Jariashvili, L. G. Tsakadze, D. G. Mikeladze. Participation of cyclic AMP in effects of neurotransmitters on synaptic membrane  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase
- P. И. Гагნიძე, О. И. Захарьева. Хорология и кариотип вида *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják . . . . . 451
- რ. გაგნიძე, ო. ზახარიევა. სახეობა *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják-ის ხოროლოგია და კარიოტიპი
- R. I. Gagnidze, O. I. Zakharyeva. Chorology and caryotype of species *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják
- И. И. Шатилова. Об истории формирования буковых лесов Колхиды . . . . . 458
- ი. შატილოვა. კოლხეთის წიფლის ტყეების ფორმირების ისტორიის შესახებ
- I. I. Shatilova. On the history of the origin of the beech forest in Colchis
- Т. А. Лежава. Анализ центромерного гетерохроматина у лиц в возрасте от 80 до 114 лет . . . . . 465
- თ. ლეჯავა. ცენტრომერული ჰეტეროქრომატინის ანალიზი 80—114 წლის მოხუცებში
- T. A. Lezhava. Analysis of the centromeral heterochromatin of persons aged from 80 to 114
- М. А. Айвазшвили. Влияние ионизирующего излучения на разность электрических потенциалов в тощей кишке крысы . . . . . 474
- მ. აივაზიშვილი. მაიონიზებელი დასხივების გავლენა ელექტრული პოტენციალების სხვაობაზე ვირთავის მღივ ნაწლავში
- M. A. Aivazishvili. The influence of ionizing irradiation on electrical potential difference in the rat jejunum
- Хроника  
ქრონიკა  
Chronicle**
- Т. Л. Нанейшвили. Первая конференция молодых физиологов Закавказья . . . . . 480

## К 60-летию Великого Октября

### РАЗВИТИЕ БОТАНИЧЕСКОЙ НАУКИ В ГРУЗИИ

И. И. Тумаджанов, М. П. Лордкипанидзе

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 19.9.1977

Ботаническая наука в Грузии значительного развития достигла после победы Великой Октябрьской Социалистической революции. В кратком очерке мы не касаемся тех сторон ботанических знаний, основы которых были заложены еще в период развития культуры раннего средневековья.

Как известно, в тот период передовые представители грузинского народа создавали дошедшие до наших дней описания полезных растений, преимущественно лекарственных, и предпринимали попытки интродукции ряда экзотических растений. Мы не касаемся и истории ботанического изучения кавказского края, в том числе и территории Грузии, предпринятого рядом европейских путешественников, а впоследствии, после присоединения к России, продолженного русскими учеными. Все эти вопросы освещены в исследованиях грузинских историков, а краткий обзор ботанических знаний того времени составлен акад. Н. Н. Кецховели.\* Отметим только, что к Октябрьской революции в Тбилиси уже существовали научные центры по ботанике, и в первую очередь Тифлисский ботанический сад, а также ботанический кабинет Кавказского музея, ныне Музея Грузии.

### ФЛОРА И СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

Как известно, всякое ботаническое исследование любого края, а тем более такого богатого и оригинального как Грузия, приковывает к себе особое внимание и выдвигает на первый план полный учет флористического разнообразия или, как теперь принято выражаться, «инвентаризацию» флоры, а затем уже переход к более углубленным исследованиям.

До Октябрьской Революции не существовало централизации ботанического изучения края. Результаты исследования публиковались в различных изданиях — в Трудах Тифлисского Ботанического Сада, Известиях Кавказского Музея, в Известиях Кавказского Отдела Русского Географического Общества, а в основном в созданной одним из крупнейших исследователей Кавказа Н. И. Кузнецовым «Критической флоре Кавказа» — *Flora caucasica critica*, отдельные выпуски которой печатались в Юрьеве и отчасти в Тифлисе.

Только после победы Великой Октябрьской Социалистической Революции работы по инвентаризации флоры Грузии приняли планомерный характер, широким фронтом развернулись полевые экспедиционные исследования. После организации в 1933 году Института ботаники

\* Н. Н. Кецховели. Ботаника в Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1969.

Грузинского филиала Академии наук СССР начались работы по созданию коллективного труда «Флора Грузии», подводящего итоги всем предшествующим исследованиям видового состава флоры высших растений. Первые два тома «Флоры Грузии» вышли в свет на грузинском языке к моменту организации Академии наук Грузинской ССР в 1941 г. Этому в основном способствовала подготовка местных кадров ботаников из числа оканчивающих вузы, главным образом Тбилисский Государственный Университет, и значительное пополнение штата Института ботаники.

Восьмитомная «Флора Грузии» была закончена в 1952 году под редакцией акад. АН ГССР Н. Н. Кецховели. О значительном объеме изученного материала свидетельствуют следующие цифры: обработано 138 семейств, 881 род, 4100 видов, описано до 100 новых для науки видов цветковых растений.

В связи с работами над «Флорой» назрела необходимость создания специального периодического печатного органа для публикации списаний новых видов и исследований по фитогеографии. Первый выпуск такого органа — «Заметки по систематике и географии растений» (*Notulae systematicae ac geographicae Instituti Botanici Tbilisiensis*), созданного по инициативе академика АН ГССР Д. И. Сосновского, вышел в свет в 1938 году. С тех пор издано 34 выпуска, в которых опубликовано более 350 статей. Журнал этот заслуженно пользуется высоким авторитетом среди ботаников нашей страны и за рубежом.

В последние годы создан и опубликован двухтомный «Определитель растений Грузии»; одновременно готовится к выпуску второе дополненное и переработанное издание «Флоры Грузии», 3 тома которой уже вышли в свет. В Институте леса под редакцией акад. АН ГССР В. З. Гулисашвили создана пятитомная «Дендрофлора Кавказа».

Грузинские ботаники принимают участие в составлении «Флоры СССР», «Флоры Армении», «Флоры Азербайджана», а также «Флоры Турции» (*Flora of Turkey and East Aegean Islands*), издаваемой Девисом в Эдинбурге, и «Флоры Ирана» (*Flora Iranica*), издаваемой Рехингером в Вене.

Вышли в свет двухтомный определитель растений окрестностей Тбилиси А. К. Макашвили, однотомный определитель растений Аджарии А. А. Дмитриевой и четырехтомная «Флора Абхазии» А. А. Колаковского.

Чрезвычайно большая работа проделана грузинскими систематиками по обработке ряда критических таксонов (родов, триб и др.) флоры Грузии и Кавказа. Результаты этих исследований опубликованы в различных изданиях, а в ряде случаев послужили материалом для отдельных монографий.

Значительные успехи достигнуты также в региональных флористических исследованиях отдельных районов и формаций растительности, на основе которых разработаны вопросы истории флоры.

Особо следует отметить широко вошедшее в практику последних лет применение кариологического метода, позволяющего судить о филогенетических взаимоотношениях отдельных таксонов, а в географическом аспекте и об истории формирования тех или других флористических комплексов, характерных для отдельных высотных растительных поясов.

За последние годы получили также развитие ареалогические исследования, связанные с картографированием и типизацией ареалов растений флоры Кавказа. Эти исследования являются исходными для обоснования отдельных сторон истории флоры, ботанико-географического



анализа флороценотических комплексов, а также для практических целей освоения растительных ресурсов и охраны редких эндемичных видов дикой флоры республики.

В связи с задачами систематики и филогении в последние годы начаты углубленные исследования по сравнительной морфологии. Расширено применение морфолого-анатомического, палинологического, кариологического и других методов, особенно в отношении тех групп растений, которые считаются узловыми в филогенетической системе растительного мира. Наряду с фактическим обоснованием ряда частных вопросов подобные исследования создают основу для разработок спорных вопросов эволюционной морфологии растений.

Наконец, в последние годы усиленно проводятся комплексные биосистематические исследования популяционной структуры и внутренних филогенетических взаимоотношений в группах политинических родственных видов. Это особенно важно для впервые установленных во флоре Кавказа полиплоидных комплексов, на основе которых могут быть изучены элементарные явления, лежащие в основе всех эволюционных процессов растительного мира.

В области систематики растений, кроме Института ботаники, работают ботанические кафедры вузов, сотрудники которых также были участниками создания коллективной «Флоры Грузии», и Тбилисский, Батумский, Сухумский ботанические сады.

В целом коллектив грузинских ботаников-систематиков к 60-летию Великой Октябрьской революции приходит с большими достижениями. Результаты работ в этой основополагающей области ботанической науки заслуженно снискали себе высокую оценку в ряде обобщающих обзорных очерков развития ботаники в СССР.

Нельзя не отметить, что на протяжении всех лет после победы Октябрьской революции неизмеримо выросла научная база, а именно гербарий растений флоры Грузии и Кавказа. Так, только гербарий Института ботаники насчитывает ныне до 1000000 образцов, что более чем в 3 раза превышает исходный фонд, имевшийся в дореволюционное время. Созданы новые коллекции при кафедрах ботаники вузов, главным образом Тбилисского государственного университета, а также в ботанических садах, располагающих ныне полными собраниями растений отдельных регионов — Абхазии, Аджарии, Юго-Осетии и др.

### **СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ**

Хотя изучение споровых растений (водорослей, грибов, лишайников и мхов) было начато в Грузии еще во второй половине XIX века, однако развитие этого раздела ботаники значительно отстает от исследований высших растений и это обстоятельство является общим для всех стран мира. Поэтому вся основная работа по изучению этих растений в период после Октябрьской Революции и особенно организация при Институте ботаники отдела споровых растений была подчинена инвентаризации флоры путем экспедиционных исследований отдельных регионов.

Цель этих работ — постепенное накопление фактических знаний для создания в последующем обобщающих сводок по отдельным группам споровых растений Грузии. На сегодняшний день проведены исследования состава флоры водорослей высокогорных озер Колхидской низменности, бассейна Арагви, Сванетии, ряда районов Восточной Грузии с охватом высотных поясов от предгорно-лесного до альпийского и субнивального. Изучена флора диатомовых водорослей Западной и Восточной Грузии, а также отдельных районов Большого Кавказа. В Аджарии проведены работы по изучению фитопланктона озер и прудов как кормовой базы для рыбохозяйственных целей.

Систематическое изучение микрофлоры началось еще в дореволюционный период и было связано с организацией филоксерного комитета. В последующем основное внимание было обращено на изучение возбудителей грибных заболеваний сельхозкультур. В результате, на сегодняшний день имеется вполне исчерпывающий материал по микрофлоре виноградной лозы, чая, цитрусовых, плодовых культур, хлебных злаков, полевых и овощных культур и других растений, собранный совместными усилиями с Институтом защиты растений под руководством акад. АН ГССР Л. А. Канчавели.

Помимо микологических работ с фитопатологической целью, проводились также общие флористические исследования отдельных районов Грузии. В результате накоплен большой материал, обработанный и отчасти опубликованный. Наряду с региональными исследованиями, изучаются отдельные группы грибов — фикомицеты, мучнисто-росяные грибы, дискомицеты, ржавчинные и шляпочные грибы. Составлены сводки и систематически обработаны отдельные роды грибов.

Сходное положение имеется и в отношении изучения лишенофлоры Грузии, систематическим изучением которой в послереволюционный период заняты специалисты-лихенологи Института ботаники и кафедры ботаники Тбилисского государственного университета.

Несколько полнее изучена бриофлора Грузии. Это объясняется тем, что сборы мхов проводились многими исследователями в связи с изучением лесной и луговой растительности, что значительно пополнило коллекции.

Поскольку аналогичная необходимость в проведении инвентаризации флоры споровых растений существует и в других закавказских республиках, естественно возникла необходимость координирования всех работ по изучению споровых растений, что выражается в систематическом созыве закавказских конференций, обменом научной информацией и изданием материалов этих конференций.

## **БОТАНИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ И ГЕОБОТАНИКА**

Геоботаническое изучение растительного покрова Грузии неотделимо от общего ботанико-географического изучения растительности и должно рассматриваться как единый взаимосвязанный цикл, получивший особое развитие в период после победы Великой Октябрьской Социалистической революции. Только с этого времени был взят твердый курс не только на освоение богатейших растительных ресурсов республики, но и на рациональное их использование в интересах социалистического народного хозяйства.

С полным основанием можно сказать, что к настоящему времени в исследованиях грузинских геоботаников имеются значительные достижения по общим геоботаническим исследованиям растительности по ряду разделов ботанической географии, картированию растительного покрова, геоботаническому (ботанико-географическому) районированию, монографическому изучению отдельных растительных формаций, по ряду вопросов стационарного (экспериментального) изучения растительности и изучения истории растительного покрова.

Очень большая роль в проведении всех этих исследований принадлежит организованному в 1934 г. при Институте ботаники отделу геоботаники. С этого времени отдел геоботаники становится основным центром геоботанических исследований в Грузии. Ботанико-географические и геоботанические исследования параллельно развивались в Абхазии, в Аджарии на базе ботанических садов, а также в Юго-Осетии, где в

тридцатых годах по инициативе проф. Н. А. Буша был организован горно-луговой стационар.

Уже в 1935 году, на основе обобщения накопленного богатого материала по типологическому составу, географическому распространению и динамике современного растительного покрова Грузии, а также результатов собственных исследований, Н. Н. Кецховели издал капитальную сводку «Основные типы растительного покрова Грузии», вышедшую вторым дополненным и переработанным изданием в 1959 году. К книге приложена красочная карта растительного покрова Грузии.

В дальнейшем, особенно в послевоенный период, интенсивно продолжалась разработка общих теоретических основ геоботаники и ботанической географии, в частности классификации растительности и принципов ботанико-географического районирования горных стран. Еще шире продолжалось детальное монографическое изучение отдельных растительных формаций. Геоботаники Грузии в своей работе твердо придерживались той точки зрения, что детальные монографические исследования отдельных формаций являются одними из основных.

Существует немало примеров, показавших, что такие исследования выявляют закономерности географического распространения формаций в соответствии с экологической амплитудой слагающих их видов и внутривидовых географических рас, как это, например, хорошо иллюстрируется на примере формаций сосновых лесов, ряда луговых типов (пестроовсянничников) и других.

Продолжалось региональное изучение растительного покрова и связанное с ним картирование растительности. Была составлена «Геоботаническая карта Кавказа» как один из блоков Государственной геоботанической карты СССР в масштабе 1:600 000. Карта составлялась под общим руководством акад. Н. Н. Кецховели коллективом сотрудников Института ботаники при участии ботаников Азербайджана и Армении. На карте нашли отображение основные типы и формации растительности Кавказа, а также их региональные варианты. При составлении данной карты широко были использованы неопубликованные крупномасштабные карты отдельных регионов Грузии и Кавказа, а также все другие материалы картографических исследований.

Кроме того, была разработана карта агрогеоботанического районирования территории Грузии с объяснительным текстом. Принципиальную основу карты составляет индикационный анализ отдельных эдификаторов растительности и обоснование районирования территории республики на агрогеоботанические зоны и микрорайоны. Разработано перспективное направление в развитии отраслей сельского хозяйства по этим зонам и районам.

Продолжаются работы по крупномасштабному картированию растительности. В данном случае отправная точка зрения состояла в том, что, несмотря на достаточно хорошую геоботаническую изученность Грузии, все еще сохраняется необходимость проведения региональных исследований отдельных мало изученных областей. Это особенно было важно в условиях нашей республики, отдельные части которой в природном отношении представляют значительный контраст и нередко относятся к различным ботаническим провинциям.

Кроме того, под постоянным интенсивным воздействием человека происходят и существенные, в ряде случаев необратимые, изменения естественного растительного покрова, и учет этих изменений приобретает особенно важное значение в планировании дальнейшего рационального использования растительных ресурсов и в разработке мероприятий по восстановлению растительного покрова.

Такое изучение выявляет специфические для каждой территории закономерности распределения растительности в связи с местными условиями рельефа, климата и другими факторами и создает основу для разработкидробного геоботанического районирования и картирования растительного покрова.

Такие схемы и карты имеют особенно важное практическое значение при разработке конкретных мероприятий по рациональному использованию естественных растительных богатств того или другого района. В качестве примера можно привести районные карты растительности, составленные в масштабе 1:50 000 и положенные в основу паспортизации естественных кормовых угодий, выполненной в 1947—1954 гг. в республике при непосредственном участии и методическом руководстве коллектива геоботаников Грузии. Именно на основе таких крупномасштабных карт с учетом материалов стационарных исследований были разработаны все мероприятия по использованию и улучшению естественных кормовых угодий, а также карты лесов, составление которых представляет неотъемлемую часть всех лесоустроительных работ. В этом находит выражение огромное практическое значение ботанических исследований растительности, осуществленных коллективом грузинских геоботаников, разработавших основы этих наук применительно к травяной (Институт ботаники) и лесной (Институт леса) растительности Грузии.

#### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАЦИОНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящее время геоботаника вступила в такую фазу развития, когда к исследованиям закономерностей формирования растительных группировок широко привлекаются методы физиологии, биохимии, микробиологии и других смежных дисциплин. В связи с этим еще с начала шестидесятих годов для обеспечения экологических исследований растений и фитоценозов был организован высокогорный Казбегский стационар.

Методами классической экологии было развернуто изучение жизнедеятельности растений как в условиях субальпийского пояса, так и в экстремальных условиях субнивального пояса. Большой цикл исследований посвящен работам по Международной биологической программе (МБП). Подробно изучена биологическая продуктивность растений и фитоценозов, что дало возможность выявить сложные биоморфологические и экофизиологические адаптивные механизмы растений к неблагоприятным условиям жизни.

В последние годы, после организации лаборатории экспериментальной экологии, начались комплексные биогеоценологические исследования высокогорных экосистем Казбеги. Первым результатам этих исследований был посвящен Международный экологический симпозиум, который состоялся в 1977 году на Казбегском стационаре. Работы симпозиума прошли успешно и получили высокую оценку.

#### ИСТОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

История растительного покрова Грузии и Кавказа в целом уже давно является объектом палеоботанических исследований. Изучалась она также методами флористического анализа географических элементов. Примером в этом отношении может служить «Анализ флоры Кавказа» академика А. А. Гроссгейма (1936).

В последние десятилетия открытие метода анализа ископаемых спор и пыльцы значительно расширило возможности палеоботаники и вот уже более полувека этот метод широко применяется при реше-

нии вопросов истории лесной (преимущественно) растительности в плейстоцене и голоцене.

Несмотря на такой размах пыльцевых исследований, история флоры и растительности Грузии и Кавказа в довоенные годы этим методом не изучалась. В послевоенные годы подобные исследования стали проводиться Институтом ботаники.

Были исследованы в первую очередь горные торфяники северного склона Большого Кавказа, позволившие достоверно обосновать закономерности послеледниковой истории лесов отдельных регионов Северного Кавказа. Особенно ценные данные были добыты несколько позднее в результате всестороннего изучения крупного Тарского торфяника, расположенного в предгорьях Центрального Кавказа. Этим было положено начало дальнейшему развитию подобных исследований на других территориях Грузии, в частности на Малом Кавказе (Триалетия) и на низменностях Восточной Грузии (Гаре-Кахети).

Исследования в этом направлении продолжают успешно проводиться в Институте ботаники, где в 1959 году была организована спорово-пыльцевая лаборатория. В последние годы в содружестве с Тбилисским государственным университетом применяется метод радиоуглеродных датировок голоценовых отложений. Полученные данные по новому освещают голоценовую историю лесов и историю послеледникового расселения и резервации ряда третичных реликтов лесной флоры Грузии и Кавказа.

В настоящее время в Грузии метод анализа спор и пыльцы широко применяется при изучении более древних третичных и четвертичных этапов развития флоры в Институтах палеобиологии, географии, геологии, а также в таких производственных организациях, как Геологическое управление, Грузнефть и др.

Один из практических результатов изучения спор и пыльцы состоит в применении его в медицинских целях для установления причин и возбудителей «палинозов» — аллергических заболеваний, вызываемых пылью ряда растений.

## ЛЕСОТИПОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

С общими геоботаническими исследованиями тесно связана типология лесов. По существу это один из разделов геоботаники, имеющий однако свою собственную специфику. Начнем с тридцатых годов, когда в Грузии, как и в других республиках Кавказа, начались лесотипологические исследования. Большой вклад в эти исследования внесены учениками академика В. Н. Сукачева, впервые применившими лесотипологию к горным лесам Грузии и Кавказа.

Постепенно вырабатывалась своя методика и способы применения лесной типологии к горным лесам. Это было тесно связано с хозяйственными запросами разработки горного лесоводства. Работа проводилась специалистами лесоводами и лесоведами — сотрудниками тбилисского Института леса, руководимого академиком АН СССР В. З. Гулисашвили. В связи с задачей использования типологии в разработке лесоустройства и хозяйственных мероприятий в лесах выявилась необходимость разработки классификации типов горных лесов.

Многие принципиальные методические вопросы стали предметом дискуссий и обсуждались на всесоюзных съездах и симпозиумах. Некоторые из них до сих пор продолжают оставаться спорными.

Однако вся дальнейшая практика применения лесной типологии к хозяйству в горных лесах неизменно показывает правильность теоретических позиций школы акад. В. Н. Сукачева и ее последователей.

Параллельно с этим большое внимание уделялось изучению закономерностей динамики верхних и нижних пределов леса в горах, закономерностей поясного распределения лесной растительности, принципам районирования и картирования лесной растительности и многим другим.

### ИЗУЧЕНИЕ КУЛЬТУРНОЙ ФЛОРЫ ГРУЗИИ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Создание культурных растений Грузии имеет глубокие исторические корни, связанные с хозяйственной деятельностью грузинского народа на протяжении многих веков. Являясь территорией, по которой проходили пути расселения народов, Грузия сохранила материальные следы древнейшей хозяйственной деятельности аборигенного населения. В Грузии имеются многочисленные письменные документы о большом интересе к культурной флоре этой уникальной страны, проявляемом рядом европейских путешественников, а также передовыми представителями грузинского народа.

Однако подлинно научная инвентаризация и изучение культурной флоры Грузии было начато лишь после Великой Октябрьской Революции, когда академик П. М. Жуковский в 1918 году заложил фундамент планомерного научного анализа богатейшей культурной флоры республики.

Руководя этими работами в Тифлисском ботаническом саду, Жуковский привлек к участию в них начинающих молодых грузинских ботаников. В короткие сроки в результате этих исследований ботаническая наука обогатилась многими неизвестными до того видами культурных растений. Эти открытия обратили на себя внимание ботаников, генетиков и селекционеров. Описанные впервые П. Жуковским новые виды пшеницы (в частности *Triticum timopheevi*) представляют ныне объект интенсивных генетических и селекционных исследований, проводимых учеными многих стран мира.

В научное изучение культурной флоры Грузии вместе с Жуковским много энергии вложил акад. Н. Н. Кецховели. Он первый осуществил целый ряд интересных ботанико-географических исследований культурной флоры горных районов Главного Кавказского хребта. В серии его работ по культурной флоре основной является «Материалы к изучению зональности культурных растений на Кавказском хребте» (1927).

Несколько позже были закончены монографические исследования отдельных родов культурной флоры — полевых культур (акад. АН ГССР В. Л. Менабде и чл.-корр. АН ГССР Л. Л. Декапрелевича), плодовых растений, виноградской лозы и др., а также издана монография «Зоны культурных растений Грузии» акад. Н. Н. Кецховели (1959).

Эти исследования вскрыли живые памятники хозяйственной деятельности населения Грузии с древнейших времен, проливающие свет на происхождение многих современных видов культурных растений. На большом фактическом материале была обоснована роль грузинского очага в формировании многих культурных растений. Были, в частности, вскрыты первичные исходные виды современных культурных растений, главным образом хлебных злаков и их диких сородичей, сохранившихся на территории Грузии. Исходя из добытых фактов, Грузия и в целом Закавказье были признаны академиком Н. И. Вавиловым «одним из интереснейших районов первичного видообразования культурных растений».

Основные задачи дальнейших исследований состояли в инвентаризации состава флоры культурных растений, установлении их проис-

хождения; при этом широко применялись цитологические, эмбриологические, кариологические и другие методы, и, как основной — гибридогенный анализ и синтез отдельных форм и видов внутри рода пшеница и межродовых гибридов с рожью, ячменем, эгилопсом и пыреем.

Осуществлен большой цикл цитологических, цитогенетических, эмбриологических исследований и добыт весьма ценный фактический материал для познания развития и формирования гибридных организмов.

Открытия последних лет в области физики и биохимии диктовали необходимость развития новых направлений генетических исследований. В этом отношении успешно развивается радиационная генетика, которая открывает возможности аналитического познания геномного состава вида. В качестве примера можно привести раскрытие этим методом геномной структуры некоторых видов пшениц, например эндемичной западно-грузинской пшеницы Зандури. В целом выявление богатого генофонда анцестральных пшениц Грузии позволило развернуть экспериментальные исследования формообразования современных культурных пшениц и роли межродовой гибридизации в этом процессе.

Одновременно с этим, комплексное биосистематическое изучение других групп растений из числа дикорастущей флоры Грузии и Кавказа привело к столь значительным результатам, что они могут служить наглядной моделью для познания общебиологических закономерностей полиплоидной эволюции растений, сопровождаемой явлениями апомиксиса.

В качестве примера можно привести микровозволюционные исследования внутри рода сливовых. В результате изучения естественных полиплоидов ткемали, терна и естественных гибридов между ними комплексным методом цитогенетических исследований доказана их роль в происхождении современных широко распространенных сортов культурной сливы.

Наряду с исследованиями видо- и формообразования на организменном уровне, в Институте биохимии растений, руководимом акад. АН ГССР С. В. Дурмишидзе, ведутся исследования микроэволюционных процессов над ДНК родственных видов растений на молекулярном уровне.

Экспериментирование на пшеницах — растениях с однолетним циклом, в ряде случаев привело к обоснованию путей становления некоторых видов и установлению их геномной структуры.

Как логическое завершение всех этих исследований ныне поставлена задача синтеза полигеномных пшениц, обладающих комплексом хозяйственно ценных признаков.

Практические запросы производства, большой масштаб ботанико-систематических, помологических, ампелографических и интродукционных работ вызвали необходимость организации отраслевых научно-исследовательских институтов и опытных станций, в лабораториях которых также ведутся исследования культурных растений Грузии. Это — Всесоюзный научно-исследовательский институт чая и субтропических культур, Грузинский научно-исследовательский Институт садоводства, виноградарства и виноделия, Грузинская селекционно-опытная станция и ряд других. В решение задач прикладной ботаники, селекции и генетики вовлечены также кафедры вузов Грузии и ботанические сады.

После победы Великой Октябрьской Социалистической революции широко развернулись исследования в области интродукции и селекции иноземных растений. Внедрение в сельское хозяйство новых растений сильно изменило природный ландшафт многих районов Грузии — на огромных массивах раскинулись промышленные плантации чая, субтро-

пических и технических культур. Научные исследования на этой базе реализованы публикацией ряда монографий по истории и селекции субтропических и технических растений (акад. АН ГССР К. Е. Бахтадзе и др.).

## АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Научные основы разработки исследований в этом разделе ботаники были заложены незадолго до начала первой мировой войны и связаны с именем академика Н. А. Максимова, организовавшего при тифлисском Ботаническом саде лабораторию физиологии растений. С самого начала все внимание и усилия штата молодых сотрудников были направлены на изучение физиологических основ засухоустойчивости растений. В короткий период была создана новая теория засухоустойчивости растений, которая и ныне является общепризнанной.

В последующем диапазон исследований в этой области неуклонно продолжал расширяться, внимание и усилия сотрудников сосредоточивались на различных проблемах, связанных со спецификой сельского хозяйства Грузии. Этот период совпал с переходом лаборатории анатомии и физиологии растений в ведение академика АН ГССР Л. И. Джапаридзе и организацией Института ботаники.

Большие и ответственные задачи реорганизации и подъема сельского хозяйства республики ставили новые задачи перед всей ботанической наукой; естественно требовалась перестройка и обогащение исследований в области физиологии растений тематикой, отвечающей запросам сельского хозяйства Грузии.

В этой связи началось изучение соотношения между соленостью и водным довольствием растения. Анатомическая структура изучалась в связи с режимом пластических веществ в листьях и стеблях чайного куста. Это было первое исследование чайного растения, связанное с широким внедрением этой культуры в практику субтропического сельского хозяйства Западной Грузии.

Не менее интенсивно разворачивается изучение физиологии прививок виноградной лозы. Связь тематики лаборатории, преобразованной в отдел анатомии и физиологии растений, с запросами сельского хозяйства, особенно с внедрением в производство новых технических культур, еще более усиливается; на первый план выдвигаются такие проблемы, как физиология вегетативного размножения — преимущественно виноградной лозы, с целью установления оптимальных условий наибольшей эффективности в прививочном деле. Особый цикл составило изучение физиологии двудомных и витаминоносных растений, изучение анатомии в связи с филогенией и др.

В годы Великой Отечественной войны в связи с нуждами в некоторых видах растительного технического сырья широко развернулось изучение дубильных растений из состава дикой флоры республики.

В последующем ведущее место заняла широкая проблема стойкости растений, изучались процессы закалки цитрусовых растений к успешному зимованию, а также корневое питание растений в связи с физиологией корневой системы, включая состав и динамику микроэлементов и их значение для ведущих с/х культур.

Значительные работы проведены по изучению хлороза виноградной лозы и путей его преодоления. Получены важные практические данные об этиологии и профилактике хлороза, дано физиологическое обоснование хлорозостойкости различных подвойных сортов лозы, показано значение глубины залегания корней в проявлении хлороза.

Наконец, начались интенсивные исследования фотосинтеза и дыхания древесных вечнозеленых и листопадных растений как в низинных,



так и в горных условиях, изучены особенности фотосинтезирующего аппарата, в первую очередь пигментная система. Большое внимание уделено изучению роли внелистных пигментов, расположенных в глубоких слоях древесины и в корнях древесных растений. В сферу тематики были включены также явления алеллопатии — выделения растениями летучих органических веществ и их влияние на другие виды растений.

В последние годы на первый план вновь выдвинута проблема стойкости растений, изучение которой ведется на таких важнейших сельскохозяйственных культурах как цитрусовые, лоза, плодовые и др.

Следует подчеркнуть, что научно-исследовательская работа в области анатомии и физиологии растений проводится также в ряде других исследовательских институтов и вузов республики, создание которых целиком относится к послеоктябрьскому периоду.

Наконец, в заключение несколько слов о научных исследованиях в области микробиологии, ведущихся в Институте ботаники.

В работах этого направления в настоящее время основное внимание уделяется проблеме физиологии и биохимии микроорганизмов по двум ее разделам: научные основы биологической фиксации азота и научные основы микробного синтеза физиологически активных веществ.

Таким образом, основы столь широкой разработки всех разделов ботаники в Грузии заложены после Великой Октябрьской революции. В процессе работы в этом направлении созданы высококвалифицированные кадры, построены и оснащены лабораторные здания, благоустроенные опытные базы.

ი. თუმაჯანოვი, მ. ლორთქიფანიძე. ბოტანიკური მეცნიერების განვითარება საქართველოში.

I. I. Tumadjanov, M. P. Lordkipanidze. The development of the Botanical Science in Georgia.

УДК 612.821.8

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ТОРМОЖЕНИЕ НОЦИЦЕПТИВНОГО РЕФЛЕКСА ОТКРЫВАНИЯ ЧЕЛЮСТИ И РЕАКЦИИ ИЗБЕГАНИЯ ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ НЕКОТОРЫХ СТРУКТУР СТВОЛА ГОЛОВНОГО МОЗГА

С. М. Бутхузи, В. Г. Беришвили, А. Г. Чхартишвили, Е. В. Абзианидзе

Институт физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 17.2.1977

В хронических опытах на кошках, было изучено влияние раздражения центрального серого вещества, дорсального ядра шва и перивентрикулярной области заднего гипоталамуса на ноцицептивный рефлекс открывания челюсти и на реакцию избегания, вызванные стимуляцией А-дельта афферентов зубной пульпы. При высокочастотном кратковременном раздражении этих структур происходит угнетение рефлекса открывания челюсти и торможение реакции избегания. Торможение рефлекса открывания челюсти при раздражении центрального серого вещества и дорсального ядра шва продолжается в течение 20—30 с после прекращения раздражения, в то время как торможение реакции избегания удерживается на более продолжительное время (до 3—5 мин).

Морфологическими и электрофизиологическими исследованиями последних лет показано существование связей ноцицептивных путей с центральным серым веществом (ЦСВ) и ядрами шва [5, 15, 6, 4, 3]. Вместе с тем известно, что такие эмоционально-аффективные проявления боли, как вокализация, пилоэрекция, нападение или убежание, наблюдающиеся при периферических ноцицептивных раздражениях, могут быть вызваны у кошек и обезьян при прямом раздражении обширных участков ЦСВ [21, 9, 17]. Однако в ряде работ последних лет было показано, что при раздражении некоторых участков ЦСВ и дорсального ядра шва (ДЯШ) можно получить торможение ноцицептивных моторных реакций, которое рассматривается как выражение анальгезии [14, 12].

Обычно принятое визуальное наблюдение внешних проявлений боли при эксперименте на животных не дает возможности ее точной объективной оценки. Поэтому в наших опытах мы применяли регистрацию электромиограммы двубрюшной мышцы *m. digastricus mandibulae* во время ноцицептивного рефлекса открывания челюсти—РОЧ (*jaw opening reflex*), наступающего в ответ на раздражение зубной пульпы [22]. Вместе с тем, совершенно очевидно, что этот рефлекс, как и любой другой ноцицептивный рефлекс, не может служить мерилем болевого ощущения. Поэтому нами была изучена реакция избегания (*escape reaction*) как качественный показатель наличия или отсутствия болевого ощущения.

Опыты проводились на животных с электродами, хронически вживленными в ряд структур мозгового ствола (ЦСВ ДЯШ, задний гипоталамус), а также в верхние клыки и ипсилатеральные двубрюшные мышцы. Вживление глубинных биполярных электродов (константановые проволоки диаметром 0,15 мм) производилось в стереотаксическом приборе под нембуталовым наркозом (40—45 мг/кг). Межполюсное расстояние по вертикалям составляло 0,5—1 мм. Вживление зубных раздражающих электродов-пломб производилось по применяемой в острых опытах методике [10, 1]. Раздражение зубной пульпы производилось одиночными прямоугольными импульсами длительностью 0,3—0,5 мс, или кратковременной серией (10 мс) импульсов высокой частоты (200—250 Гц).

Для регистрации активности двубрюшной мышцы в подчелюстной области подкожно вживлялись два серебряных электрода — пластинки (1,5×1,5 мм) с межполюсным расстоянием 3—4 мм. Провода от этих электродов проводились подкожно вокруг нижней челюсти и соединялись с разъемом на черепе.

Выработка реакции избегания производилась по несколько измененной методике Митчела и Калбера [16]). Животные помещались в экранированную клетку, разделенную на две равные части перегородкой, верхняя половина которой откидывалась вниз, благодаря чему животные могли свободно переходить из одной половины клетки в другую. Раздражение пульпы производилось в одной половине клетки и прекращалось при переходе животных в другую.

Ежедневно проводились 8—12 проб с интервалом 3—4 мин между раздражениями. Регистрировался латентный период реакции от начала болевого раздражения до перехода животных в другую половину клетки. В первых пробах обычно применялись раздражения, в 3—5 раз превышающие пороговые для вызова РОЧ. В последующих пробах, когда животные обучались переходить в другую половину клетки, сила раздражения уменьшалась, в 2 раза превышая порог вызова РОЧ.

По завершении опытов под глубоким нембуталовым наркозом производилась маркировка точек расположения кончиков глубинных электродов путем пропускания постоянного тока (3 мА в течение 40 с), потом животные забивались и мозг перфузировался 10%-ным раствором формалина. После фиксации мозга в течение нескольких дней в 10%-ном формалине на фронтальных срезах (толщиной 40—60 мк) определялось местоположение электродов. Идентификация глубинных структур мозга производилась по атласу Бермана [2].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

1. Торможение рефлекса открывания челюсти. При одиночном или тетаническом раздражении зубной пульпы в результате возбуждения А-дельта волокон наступает РОЧ, который обычно протекает на фоне относительно спокойного общего состояния животного. В наших опытах мы обычно применяли интенсивности раздражения в 1,5—2 раза превышающие порог вздрагивания подчелюстной мышцы.

При пороговых раздражениях рефлекторная реакция в виде вздрагивания нижней челюсти постепенно ослабляется, хотя она полностью никогда не исчезает. При тетаническом раздражении (50—100 Гц), как это показано на рис. 1 А, животное широко открывает рот и запрокидывает голову. При раздражении зубной пульпы на фоне частого раздражения ЦСВ, происходит торможение РОЧ (рис. 1Б). В зависимости от соотношения сил раздражения ЦСВ и зубной пульпы, степень тормо-



59557

жения РОЧ бывает различной. Видимое отсутствие открывания рта еще не является показателем полного торможения рефлекса, так как слабое сокращение подчелюстных мышц обычно не сопровождается открыванием рта. На рис. 1 В и Г показано изменение электромиограммы

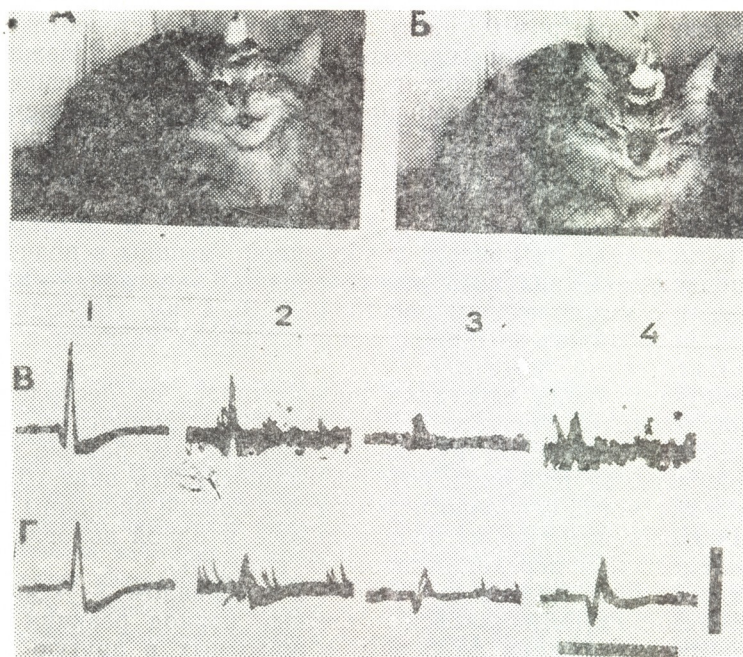


Рис. 1. Рефлекс открывания челюсти до (А) и во время (Б) раздражения ЦСВ: В—Г—изменение рефлекторных ответов двубрюшной мышцы под влиянием раздражения ЦСВ (А) и ДЯШ (Б); 1—контрольные ответы двубрюшной мышцы при раздражении контралатерального верхнего клыка; 2 — ответы на фоне раздражения ЦСВ и ДЯШ; 3—4 — ответы после прекращения раздражения ЦСВ и ДЯШ на 10 и 15-й с соответственно. Параметры раздражения для зубной пульпы 5В (А, Б, В) и 7В (Г), 1с для ЦСВ и ДЯШ—2В, 100 Гц; Калибровка: 2 мВ, время — 200 мс

двубрюшной мышцы во время и после раздражения ЦСВ и ДЯШ. Зубная пульпа раздражалась кратковременной серией импульсов (продолжительность серии 20 мс). Хорошо видно угнетение ответов двубрюшной мышцы как во время раздражения ЦСВ, так и в течение нескольких секунд после него. Как показывают записи 3 и 4 на рис. 1 В и Г, пробные ответы двубрюшной мышцы остаются значительно угнетенными даже через 10—15 с после прекращения раздражения ЦСВ. Более того, нередко угнетение рефлекторных ответов мышцы в период последствия бывает более выраженным (рис. 1 В—3, Г—3), чем во время раздражения ЦСВ. Торможение рефлекса открывания челюсти было получено также при раздражении перивентрикулярной области заднего гипоталамуса (рис. 2). После прекращения раздражения это торможение продолжалось до 30 с. Записи в, г, д, е были произведены соответственно через 1, 5, 10 и 30 с после прекращения раздражения гипоталамуса. Параллельно с торможением ответов двубрюшной мышцы происходило торможение ответов ядра спинального тракта тройничного нерва.

С целью изучения временных параметров изменения возбудимости центральных звеньев РОЧ под влиянием той или иной структуры были проведены опыты с нанесением кондиционирующе-тестирующего раздражения. На рис. 3 представлены результаты опыта с кондиционирующим раздражением заднего гипоталамуса (А+8, Н+9, L 1) пачкой импульсов высокой частоты (350 Гц). В интервалах до 35—40 мс между кондиционирующим и тестирующим раздражением отмечается значительное угнетение тестируемых ответов двубрюшной мышцы и ядра спинального тракта тройничного нерва. При дальнейшем увеличении интервала между кондиционирующим и тестирующим раздражением ответ тригеминального ядра постепенно восстанавливается до контрольных величин, ответ же двубрюшной мышцы сильно облегчается, достигая максимума при интервалах 60—70 мс.

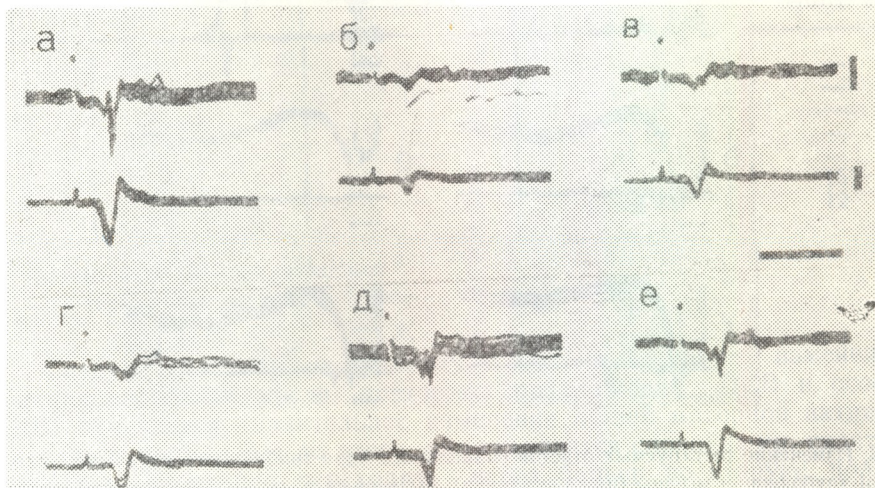


Рис. 2 Изменение ответов двубрюшной мышцы (нижняя запись) и ядра спинального тракта тройничного нерва (верхняя запись) при раздражении перивентрикулярной области заднего гипоталамуса: а— контрольная запись до раздражения гипоталамуса; б— на фоне раздражения гипоталамуса в течение 5с; в—с—записи после прекращения раздражения гипоталамуса соответственно на 1,5, 10 и 30-й с. Калибровка: 200 мкВ, время—20 мс

**2. Торможение реакции избегания.** Данные, приведенные выше, говорят о том, что ЦСВ, ДЯШ и перивентрикулярная область заднего гипоталамуса оказывает тормозящее влияние на ноцицептивный рефлекс открывания челюсти, но эти опыты не показывают как изменяется болевая чувствительность животных, у которых невозможно получить субъективные данные вербального характера.

Принято считать, что процедура избегания точнее отражает изменения перцепции по отношению к внешним раздражениям, и поэтому для оценки изменений болевого ощущения у животных нами была применена эта простая заученная реакция.

В начале выработки реакции избегания, при интенсивности раздражения зубной пульпы, в 3—5 раз превышающей порог РОЧ, животные начинали проявлять беспокойство, оглядывались по сторонам, «обследовали» клетку и, наконец, переходили в другую половину. После первого перехода через барьер они очень быстро, обычно спустя 5—6 проб, обучались этой реакции. В первый день выработки скрытый период реакции избегания колебался в широких пределах, но на 3—4

день, при 10—12 пробах ежедневно, реакция стабилизировалась в скрытом периоде в пределах 6—12 с. В табл. 1 приводятся данные стабилизации реакции на двух кошках до и во время раздражения

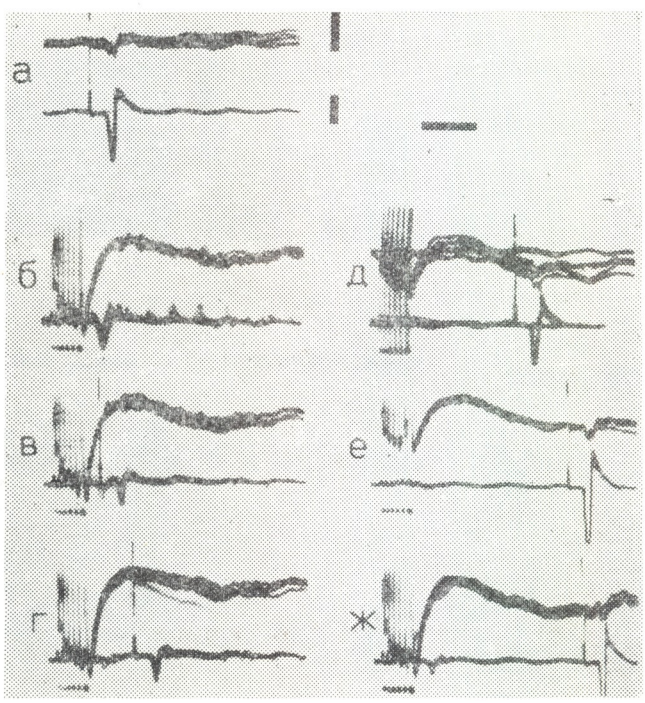


Рис. 3. Изменение тестируемых ответов спинального ядра тройничного нерва (верхние записи) и двубрюшной мышцы (нижние записи), вызванных раздражением ипсилатеральной пульпы верхнего клыка под влиянием кондиционирующего (пачка из 7 импульсов частотой 350 Гц) раздражения ипсилатерального заднего гипоталамуса: а — контрольная запись тестируемых ответов. Интервалы времени между кондиционирующе-тестирующими раздражениями: б—12 мс, в—15 мс, г—25 мс, д—45 мс, е—65 мс, ж—70 мс. Калибровка: 0,5 мВ, время—20 мс

ЦСВ и ДЯШ. Из приведенной таблицы видно, что у кошки № 2 раздражение ЦСВ значительно удлиняет латентный период реакции избегания (15 — 50 с), а при раздражении ядра шва реакция избегания не наступала даже через 80 с.

Таблица 1  
Реакция избегания до и после раздражения ЦСВ и ядер шва

№ кошки	контрольный опыт		ЦСВ+зуб		ДЯШ+зуб	
	количество проб	средний латентный период реакции, с	кол-во проб	средний латентный период реакции, с	кол-во проб	средний латентный период реакции, с
2	6	15	6	50	6	X—
4	6	17	6	X—*	6	X—

\* X-реакции нет в течение 80 с наблюдения.

В другой постановке опыта раздражение афферентов зубной пульпы производилось в разные интервалы времени после прекращения раздражения ЦСВ или ДЯШ. Как видно из табл. 2, реакция избегания была заторможена на длительное время после прекращения раздражения ДЯШ. На 3-й мин реакция восстанавливалась со значительно удлиненным латентным периодом, который только лишь через 3—5 мин после прекращения раздражения ДЯШ приближался к контрольному уровню.

Таблица 2

№№ проб	Реакция избегания на раздражение зубной пульпы			
	до раздражения ДЯШ		после раздражения ДЯШ	
	реакция	латентный период, с	реакция, с	латентный период, с
1	+	24	— на 30	—
2	+	10	— на 50	—
3	+	9	— на 60	—
4	+	7	— на 90	—
5	+	8	— на 120	—
6	+	11	+ на 180	15
7	+	9	+ на 300	12

+ — наличие реакции избегания  
— — торможение реакции избегания

Следует отметить, что, наряду с вышеуказанными изменениями реакции избегания, после повторных раздражений ЦСВ и особенно ДЯШ отмечается значительное изменение общей моторной активности животных: подвижные до этого, они становятся спокойными, сидят и не пытаются спонтанно переходить через барьер во вторую половину клетки. На зов или на внешние необычные раздражения они в начале продолжают реагировать поднятием и поворотом головы, оглядываются, при открывании клетки пытаются выйти из нее. Но к концу опыта, после 8—10 проб раздражения ЦСВ или ДЯШ, кошки становятся сонливыми, сидят неподвижно на согнутых лапах, глаза зажмурены, на зов реагируют слабо.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Ввиду того, что РОЧ в ответ на раздражение зубной пульпы возникает в результате возбуждения А-дельта ноцицептивных волокон [10], торможение этого рефлекса при раздражении ЦСВ и ДЯШ можно рассматривать как проявление анальгетического влияния этих центральных структур. К тому же выводу приходят и другие авторы [14, 12, 18].

Однако ноцицептивный РОЧ также как и все другие ноцицептивные рефлексy, является сегментарным процессом и может протекать и в условиях наркоза. Поэтому одного лишь торможения ноцицептивного рефлекса, будет это РОЧ, отдергивание конечностей или хвоста, как в опытах других авторов [14, 12, 9], недостаточно для того, чтобы говорить об анальгезии, т. е. потери болевой чувствительности. Данные [7, 8] показывают, что торможение РОЧ под влиянием неболевых раздражений может происходить в результате пресинаптической деполяризации первичных афферентных окончаний ноцицептивных А-дельта волокон. Такая же деполяризация первичных афферентных окончаний в ядре спинального тракта тройничного нерва была показана при раз-

дражении ДЯШ и синего места [20]. Не исключена возможность того, что одновременно происходит и постсинаптическое торможение афферентных или моторных клеток ядер тройничного нерва. Как показано на рис. 3, при кондиционирующем раздражении перивентрикулярного серого вещества заднего гипоталамуса, при интервалах до 35—40 мс, наряду с торможением РОЧ, отмечалось угнетение фокального ответа роstralной части ядра спинального тракта тройничного нерва. При увеличении интервала между кондиционирующим и тестирующим раздражениями ответ достигает контрольных величин. Однако рефлекторный ответ мышцы значительно увеличивается в амплитуде, последнее указывает на то, что мотонейроны этой рефлекторной дуги могли находиться в состоянии постсинаптического торможения.

Заслуживает внимания тот факт, что продолжительность торможения РОЧ и поведенческого акта (реакция избегания) бывает разной при раздражении одной и той же области ЦСВ и ДЯШ. Так, в опытах с регистрацией электромиограммы подчелюстных мышц было показано, что торможение РОЧ по прекращении раздражения ЦСВ не превышает 15—20 с, в то время как торможение реакции избегания продолжается в течение 3—5 мин. В этот период в ответ на раздражение зубной пульпы животное ритмически открывало рот, однако продолжали спокойно сидеть в той половине клетки, где обычно получали раздражение, не пытались даже переходить в другую, чтобы избежать этого раздражения. Они вели себя так, как будто раздражение зуба их не «волновало» и никаких внешних признаков боли у них нельзя было обнаружить. Итак, можно предполагать, что торможение реакции избегания является результатом анальгезирующего влияния раздражения ЦСВ или ДЯШ.

В пользу этого предположения говорят данные [14], которые показывают, что при введении морфина происходит такое же торможение ноцицептивных рефлексов (вздрагивание хвоста у крыс, прыжок), как при раздражении перивентрикулярного и периаквадуктального серого вещества и ядер шва.

Механизм анальгезирующего действия раздражения в настоящее время совершенно не ясен. Можно предположить, что раздражение ЦСВ или ДЯШ каким-то образом дезорганизует центральные интегративные механизмы, ответственные за перцепцию боли или реализацию реакции избегания. Однако против этого допущения говорит тот факт, что после торможения реакция быстро восстанавливается почти без изменения. Нет оснований также думать, что центральное раздражение приводит к своего рода функциональному выключению упомянутых структур. Об этом говорят данные, указывающие на неизменяемость болевого порога при повреждении упомянутых структур [11, 13]. Вместе с тем, ряд новейших данных [23] дает основание допустить, что электрическое раздражение упомянутых центральных структур приводит к высвобождению эндогенного морфиноподобного вещества [19] и тем самым оказывает анальгезирующий эффект.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б у т х у з и С. М., Б е р и ш в и л и В. Г. В сб.: Механизмы деятельности головного мозга, «Мецниереба», Тбилиси, 1975, 198—208.
2. В е r m a n A. L. The brain stem of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. 1968.
3. В o w s h e r D. Brain, **80**, 606—622, 1957.
4. В o w s h e r D. Int. Rev. Neurobiol., **8**, 35—75, 1965.



5. Burton Y. E., Bloodely R., Gregory R. S. *J. Neurophysiol.*, **34**, 835—897, 1971.
6. Casey K. L. *Science*, **173**, 77—80, 1971.
7. Davis W. I., Scott D., Vesterström K., Vyklicky L. *J. Physiol.*, **218**, 515—532, 1971.
8. Goldberg L. I., Brown P. A. *Brain Res.*, **77**, 195—209, 1974.
9. Hunsperger R. W. In: J. Ariens-Kappers (ed), *Progress in Neurobiol.*, New York, Elsevier, 1956.
10. Keller O., Vyklicky L., Sykova E. *Brain Res.*, **37**, 330—332, 1972.
11. Kelly D. D., Glusman M. *J. comp. physiol. Psychol.*, **66**, 25—34, 1968.
12. Liebeskind I. C., Gilbaud G., Besson I. M., Oliveras Y. L. *Brain Res.*, **50**, 441—446, 1973.
13. Liebman I. M., Mayer D. J., Liebeskind I. C. *Brain Res.*, **23**, 353—370, 1970.
14. Mayer D. I., Wolfe T. L., Akil H., Carder B., Liebeskind I. C. *Science*, **174**, 1351—1354, 1971.
15. Mehler W. R., Feferman M. E., Nauta W. J. H. *Brain*, **83**, 718—750, 1960.
16. Mitchell C. L., Kaelber W. W. *Am. J. Physiol.*, **210**, 2, 263—270, 1966.
17. Nakao H., Yoshida M., Sasaki T. *Jap. J. Physiol.*, **18**, 462—470, 1968.
18. Oliveras Y. L., Besson I. M., Gilbaud G., Liebeskind I. C. *Exp. Brain Res.*, **20**, 32—42, 1974.
19. Pert C. B., Snyder S. H. *Science*, **179**, 1011—1014, 1973.
20. Sasa M., Muneiyō K., Takaori S. *Brain Res.*, **101**, 2, 199—207, 1976.
21. Skultely F. M. *Arch. Neurobiol.*, **8**, 608—620, 1963.
22. Texten A. J. *J. Physiol. (Lond.)* **197**, 34—35, 1968.
23. Terenius L., Wahlström A. *Acta Physiol. Scand.*, **94**, 74—81, 1975.

პირის გაღების ნოციციტოპური რეფლექსისა და განრიღების რეფლექსის შეკავება ტვინის ღეროს ზოგნიერთი სტრუქტურის გაღიზიანების დროს

ს. ბუთხუში, მ. ბარიშვილი, ა. ჩხარტიშვილი, მ. აბჯინიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ქრონიკულ ცდებში კატეზზე შევისწავლეთ ცენტრალური რუხი ნივთიერების, ნაკერის ბირთვისა და ჰიპოთალამუსის პერივენტრიკულური რუხი ნივთიერების გაღიზიანების გავლენა პირის გაღების რეფლექსზე და განრიღების რეაქციაზე, რომელიც გამოწვეული იყო კბილის პულპის აფერენტების გაღიზიანებით. აღნიშნული ცენტრალური სტრუქტურების გაღიზიანება იწვევდა როგორც პირის გაღების რეფლექსის, ისე განრიღების რეაქციის შეკავებას. ცენტრალური გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ პირის გაღების რეფლექსის შეკავება გრძელდებოდა 15—20 სეკუნდის განმავლობაში, მაშინ როდესაც განრიღების რეაქციის შეკავება უფრო ხანგრძლივი იყო (3—5 წუთამდე). მიღებული მონაცემები განხილულია როგორც ტვინის ღეროს ცენტრალური სტრუქტურების გაღიზიანების ანალგეზური გავლენის შედეგი.

# INHIBITION OF NOCICEPTIVE JAW OPENING REFLEX AND ESCAPE REACTION BY STIMULATION OF VARIOUS STRUCTURES OF THE BRAIN STEM

S. M. BUTKHUZI, V. G. BERISHVILI, A. G. CHKHARTISHVILI, E. V. ABZIANIDZE  
I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

## Summary

In chronic experiments on cats the influence of stimulation of central gray matter, dorsal raphe nucleus and periventricular region of posterior hypothalamus on the nociceptive jaw opening reflex and escape reaction evoked by stimulation of tooth pulp afferents has been studied. It has been shown that high frequency stimulation of these central structures results in inhibition of both jaw opening reflex and escape reaction. Inhibition of jaw opening reflex outlasts stimulation of central gray matter and dorsal raphe nucleus by 20—30 *sec*, whereas inhibition of escape reaction maintains for 3—5 *min*.

Inhibition of escape reaction is considered as being a result of analgesic action of the mentioned brain stem structures.

УДК 612.6.06

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА ПЛОДА ПРИ НОРМАЛЬНОЙ И ПАТОЛОГИЧЕСКОЙ БЕРЕМЕННОСТИ

Н. А. Бебуришвили, Л. В. Джимшелеишвили

*НИИ перинатальной медицины, акушерства и гинекологии, Тбилиси, ГССР*

Поступила в редакцию 21.2.1977

Изучалось пренатальное определение пола плода методом, предложенным К. В. Чачава с сотрудниками, при нормально протекающей и патологической беременности. Выяснилось, что определение пола плода возможно уже в сроки 4—6 недель беременности с достоверностью 93,1%. Затем процент достоверности постепенно падает, достигая минимума при сроке беременности 21—25 недель, и вновь повышается к концу беременности, достигая 92,4%.

При патологическом течении беременности процент совпадения снижается, по-видимому, ввиду нарушения гормонального баланса организма.

Своевременная диагностика пола плода даст возможность снизить перинатальную патологию и смертность.

Как известно, существует ряд заболеваний, которые передаются потомству по наследству. В этом отношении особого внимания заслуживают так называемые заболевания сцепленные с полом. Установлено, что в этих случаях патологический ген имеется в X хромосоме, которую отец передает дочерям, а сыновья получают только Y хромосому, не имеющую патологического гена. Мать, имея патологический ген, может передать его в 50% случаев своим сыновьям; дочери в 50% случаев также получают патологический ген и являются его носителями. По такому типу наследуются гемофилия, цветовая слепота, атрофия зрительных нервов Лебера, агаммаглобулинемия, миодистрофия Дюшена и др.

Ранняя диагностика пола плода имеет также значение и при иммуно-конфликтных ситуациях, ибо наиболее неприятные исходы беременности чаще наблюдаются при плоде мужского пола. В таких случаях при беременности плодом мужского пола пренатальное определение пола плода даст возможность своевременно прервать беременность и снизить перинатальную патологию и смертность.

Поэтому понятно стремление многих исследователей изыскать наиболее рациональные методы антенатального определения пола плода [15].

Путем использования общеизвестной реакции на беременность по методу Гали-Майнини, было установлено, что при наличии плода мужского пола в поле зрения наблюдается большое количество интенсивно движущихся сперматозоидов, местами собирающихся в колонии. При плоде женского пола в поле зрения разбросаны вяло движущиеся, хаотично расположенные сперматозоиды. При плоде мужского пола часть сперматозоидов, выделенных лягушкой, имеет положительный, часть — отрицательный заряд, а при плоде женского пола — электри-

ческий заряд одного знака [10]. В данной работе была исследована моча 674 женщин в различные сроки беременности, и в 95% случаев пол плода был установлен правильно.

Предложен также экспресс-метод определения пола плода [16]. Под флюоресцентным микроскопом в ультрафиолетовых лучах в клетках мазков амниотической жидкости определялись флюоресцирующие тельца, соответствующие X хромосомам. По данным авторов этот экспресс-метод позволяет безошибочно установить пол плода в течение 1 часа.

В работе [13] путем цитогенетического и ферментативного исследования клеток амниотической жидкости у 30 женщин, беременность которых была связана с опасностью рождения детей с генетическими нарушениями, правильность пренатальной диагностики была подтверждена в 19 из 20 случаев. Однако амниотическая жидкость получалась методом амниоцентеза при сроке беременности 16 недель. Достоверность определения пола плода по X-хроматину достигает 78,3%, а по Y-хроматину — 86,3% [18]. При комплексном определении X- и Y-хроматина в нативном препарате и культуре клеток амниотической жидкости удалось повысить точность диагностики пола плода до 97,2% [2].

Определение пола плода путем определения Y-хроматина в крови и цервикальной слизи матери считается малодостоверным [3].

При ознакомлении с литературой выясняется, что наиболее распространенным и достоверным методом является определение пола плода по клеткам амниотической жидкости. Однако этот метод можно применять только с 16—17 недель беременности.

Учитывая изложенное, мы задались целью, используя метод, предложенный К. В. Чачава с сотрудниками, произвести определение пола плода как при нормально протекающей, так и при патологической беременности. Причем, при нормально протекающей беременности с целью выявления наиболее ранних сроков беременности и антенатального определения пола плода этим методом изучение проводилось в динамике в разные сроки.

## МЕТОДИКА

На лягушках-самцах ставилась реакция Галли-Майнини [5, 6].

По прошествии необходимого времени капля жидкости из клоаки помещалась на предметное стекло между прикрепленными к нему на расстоянии 5—6 мм друг от друга плоскими металлическими электродами. Electroды были соединены с выходом электрического прибора, вырабатывающего нелинейное нарастающее напряжение (40—60 В, сила тока 2—3 мА). Если под микроскопом (ок. 7, об. 10) наблюдалось большое количество интенсивно движущихся сперматозоидов, местами собранных в колонии, и при пропускании электрического тока часть сперматозоидов направлялась к одному полюсу, а часть к другому, то делалось заключение, что плод мужского пола. Если под микроскопом наблюдалось малое количество разбросанных, вяло движущихся сперматозоидов, и при пропускании электрического тока все они направлялись к одному полюсу, считали, что плод женского пола. Полученные результаты после родов сопоставлялись с действительными.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Всего произведено 1164 определения пола плода, из них 986 в динамике при нормально протекающей беременности, а 183 — при некоторых видах патологии.

При нормально протекающей беременности определение пола плода производилось в следующие сроки: 4—6, 7—10, 11—15, 16—20, 21—25, 31—35, 36—40 недель.

Таблица 1

Определение пола плода по срокам беременности

Срок беременности (в неделях)	Общее количество			Мальчики			Девочки		
	произведенных определений	совпадений	%	произведенные определения	совпадения	%	произведенные определения	совпадения	%
4—6	102	95	93,1	70	65	92,8	32	30	93,7
7—10	219	198	90,4	148	134	90,5	71	64	90,1
11—15	146	129	88,3	93	81	87,0	53	48	90,5
16—20	89	75	84,3	49	38	77,5	40	37	92,5
21—25	88	69	78,4	58	42	70,6	30	27	90,0
26—30	92	77	83,6	55	43	78,2	37	34	91,9
31—35	78	67	85,9	34	27	80,0	44	40	90,9
36—40	172	159	92,4	73	65	89,1	99	94	95
Всего	986	869	88,1	580	496	85,3	406	374	92,1

Как выяснилось из наших данных, пол плода в 93,1% определяется уже с 4—6 недель беременности. Затем достоверность реакции постепенно уменьшается, оказываясь наименее достоверной при сроке беременности 21—25 недель. В последующие сроки процент совпадения постепенно нарастает, достигая первоначального уровня при сроке беременности 36—40 недель (табл. 1).

Таблица 2

Достоверность определения пола плода при патологическом течении беременности

Группы	Общее количество			Мальчики			Девочки		
	произведенных определений	совпадений	%	произведенные определения	совпадения	%	произведенные определения	совпадения	%
I	40	19	47,5	23	12	52	17	7	41
II	75	36	48	40	20	50	35	16	45,7
III	28	16	57	20	10	50	8	6	75
IV	20	6	30	8	4	50	12	2	16,6
V	20	19	95	9	9	100	11	10	90,9

Женщины с патологическим течением беременности были разделены на группы в зависимости от характера патологии. В I группу вошло 40 беременных с нефропатией, из них у 22-х была легкая, у 14 — средняя, и у 4-х — тяжелая форма. Поскольку выяснилось, что заметной разницы при различных по тяжести формах нефропатии не отмечается, мы сочли возможным представить в табл. 2 общие данные.

Во II группу вошли беременные, у которых в моче было то или иное количество белка; это — роженицы с нефропатией и те, у которых беременность протекала без осложнений, за исключением наличия в моче хотя бы небольшого количества белка (табл. 2).

Установить какую-либо закономерность между количеством белка в моче и достоверностью реакции нам не удалось.

В III группу нами включены беременные, которым во время беременности, главным образом в целях предотвращения самопроизвольных аборт и преждевременных родов, была проведена гормонотерапия.

IV группа включала 20 рожениц, разрешившихся мертвым плодом (см. табл. 2).

Наконец, в последнюю V группу вошли 20 беременных женщин с экстрагенитальными заболеваниями (порок сердца, варикозное расширение вен, неправильным положением плода и т. д.).

При сравнении табл. 1 и 2 наглядно видно, что если при нормально протекающей беременности пол может быть предсказан в 88,1%, то при патологических течениях беременности (I, II, III и IV группы) картина резко изменяется и процент совпадений значительно снижается.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши исследования показали, что при нормально протекающей беременности по методу К. В. Чачава и сотрудников пол плода с вероятностью 93% можно определить антенатально уже в ранние сроки беременности (4—6 недель). В дальнейшем достоверность определения пола уменьшается, достигая к 21—25 неделям 78,4%, после чего вероятность точного определения пола вновь начинает возрастать и к 36—40 неделям беременности приближается к максимальной (92,4%).

Многими авторами отмечается, что содержание гонадотропина сильно колеблется в зависимости от срока беременности, в частности, во второй половине беременности оно уменьшается и нарастает к концу беременности.

Хорионический гормон обнаруживается у беременных с 9—11 дня после оплодотворения, максимальное его выделение происходит между 30 и 70 днем [5]. По-видимому, этим и объясняется, что в столь ранние сроки возможно достаточно точное определение пола плода. Согласно данным литературы с нарастанием срока беременности количество гонадотропных гормонов резко снижается, возрастая вновь к концу беременности; соответственно с этим достоверность реакции определения пола постепенно снижается и вновь возрастает к концу беременности. Поэтому оптимальным для определения пола внутриутробного плода следует считать срок до 15 недель и в 36—40 недель.

Совсем другая картина была получена у рожениц с нефропатией. Как показали наши данные, в этой группе процент совпадений уменьшается до 47,5%. Поскольку нефропатии в большинстве случаев сопутствует наличие белка в моче, нами специально были обследованы роженицы, у которых отмечался белок в моче. В этой группе процент совпадений примерно был такой же (48%).

Малая достоверность антенатального определения пола плода при нефропатиях главным образом должна быть связана с изменением гормонального состава тестируемой на лягушках мочи женщин с патологической беременностью. Однако не исключено определенное значение изменения реактивности лягушек при наличии белка в моче, изменения его изоэлектрических свойств, электролитного состава и т. д. Как известно, одной из причин токсикозов беременности считается гиперпродукция хориального гонадотропина, что способствует нарушению обменных процессов в организме беременной женщины [4]. Согласно данным литературы [1, 7, 12] при токсикозах беременности содержание гонадотропных гормонов в моче беременных в большинстве случаев повышено.



Таким образом, причиной малой достоверности реакции при нефропатии может быть нарушение гормонального равновесия в организме беременной женщины. С этой точки зрения особого внимания заслуживает группа рожениц, которым во время беременности проводили гормонотерапию. При беременности плодом женского пола количество тестостерона остается низким в течение всей беременности, а у женщин с беременностью мужским полом плода отмечается повышенное выделение тестостерона [11, 14]. Принимая во внимание эти данные, а также указания других авторов [17], мы можем заключить, что такая же причина лежит, по-видимому, в основе ошибок при мертвом плоде. Как видно из табл. 2, в этом случае наибольшее количество ошибок приходится на долю женского пола. По-видимому, при мертвом плоде мужского пола не происходит выделение андрогенов и, следовательно, картина пола плода полностью обусловлена гормонами материнского организма.

На основании изложенного можно заключить, что причина недостоверности определения пола плода при патологическом течении беременности в основном зависит от нарушения гормонального равновесия организма.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанов Н. С. Гонадотропные гормоны в клинике, «Сабчота Сакартвело», Тбилиси, 1963, 193.
2. Бахарев В. А. Значение антенатальной диагностики плода для профилактики перинатальной патологии, Автореф. канд. дисс., М., 1976.
3. Бахарев В. А., Розовский И. С. Акуш. и гинекол., **12**, 14—16, 1976.
4. Гармашева Н. Л. Тр. I съезда акушеров-гинекологов РСФСР, «Медицина», М., 1961, 103.
5. Кватер Е. И. Гормональная диагностика и терапия в акушерстве и гинекологии, «Медицина», М., 1967, 194—201.
6. Николов Н. С., Еньев Е. М., Ганев П. В. Лабораторная, функциональная и рентгеновская диагностика в акушерстве и гинекологии, «Академик», София, 1964, 428.
7. Усоскин Н. И. Проблемы эндокринологии и гормонотерапии, **5**, 5, 1959.
8. Файермарк С. Е. Бюлл. эксп. биол. и мед., **6**, 90—93, 1938.
9. Цондек Г. Гормоны яичников и передней доли гипофиза, «Медицина», М., 1938.
10. Чачава К. В., Кинтрая П. Я., Жгенти Т. Г., Кебурия К. Л. Бюлл. эксп. биол. и мед., **5**, 96—99, 1970.
11. Чачава К. В., Кинтрая П. Я., Бакрадзе М. М. Сообщения АН ГССР, **53**, 3, 733—736, 1970.
12. Чинчарадзе М. З., Бебуришвили Н. А., Джимшелеишвили Л. В. Сборник НИИ акушерства и гинекологии Минздрава ГССР, «Сабчота Сакартвело», Тбилиси, **13**, 117—124, 1968.
13. Barakat V. X., Heller R. H., Jones H. W. Fertil. and Steril., **22**, 409—415, 1971.
14. Boroditsky R. S., Reyes F. I., Winter J. D., Faiman C. Amer. J. Obstet. Gynec., **121**, 238—241, 1975.
15. Cedarquist L. L., Fuchs F. Obstet. Gynecol., **13**, 159—178, 1970.
16. Khudr G., Benirschke R. Amer. J. Obstet. Gynecol., **110**, 1091—1095, 1971.
17. Rapp C. W., Richardson G. C. Science, **115**, 265, 1952.
18. Valenti G., Lin C. C., Baum A., Massobrio M., Carbonara A. Amer. J. Obstet. Gynecol., **111**, 890—895, 1972.

## ნაყოფის სქესის განსაზღვრა ნორმალური და პათოლოგიური ორსულობის დროს

ნ. ბაბურიშვილი, ლ. ჯიმშელიშვილი

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს პერინატალური მედიცინისა და მენობა-გინეკოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

### რ ე ზ ი უ მ ე

ნაყოფის სქესის დადგენა ფიზიოლოგიურად მიმდინარე ორსულობის სხვადასხვა ვადაში და გართულებული ორსულობის დროს შეისწავლებოდა კ. ჩაჩავასა და მის თანამშრომელთა მიერ შემოღებული მეთოდით.

ორსულობის 4—6 კვირიდან შესაძლებელია ნაყოფის სქესის დადგენა 93,1%-ის სიზუსტით. ორსულობის ვადის გაზრდასთან ერთად სიზუსტის პროცენტი თანდათან კლებულობს და მინიმალურია 21—25 კვირის ვადაზე. შემდეგ იგი თანდათან მატულობს და ორსულობის დასასრულს 92,4% აღწევს.

აქედან გამომდინარე, ნაყოფის სქესის პრენატალური განსაზღვრის საუკეთესო პერიოდად შეიძლება ჩაითვალოს ორსულობის ვადა 15 კვირამდე. ვინაიდან, ლიტერატურის მონაცემებით, ქორიალური გონადოტროპინის შემცველობა ორსულობის დასაწყისში დიდია, შემდეგ თანდათან კლებულობს, ორსულობის დასასრულს კი კვლავ მატულობს, ნაყოფის სქესის განსაზღვრას საფუძვლად უდევს ის, თუ როგორია ორგანიზმის ჰორმონული ბალანსი.

ჰორმონული ბალანსის დარღვევის შემთხვევაში, რასაც ადგილი აქვს პათოლოგიური ორსულობის დროს, ნაყოფის სქესის განსაზღვრის სიზუსტე მკვეთრად ეცემა.

## DETERMINATION OF SEX OF FETUS IN NORMAL AND PATHOLOGICAL PREGNANCY

N. A. BEBURISHVILI, L. V. JIMSHELEISHVILI

Institute of Perinatal Medicine, Obstetrics and Gynecology, Georgian Ministry of Health, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

An effort has been made to make a prenatal determination of sex of fetus using the method offered by K. V. Chachava et al. during normal and pathological pregnancy. It appeared that sex of fetus can be predicted with 93.1% accuracy already at 4—6 week pregnancy. Percentage of accuracy then gradually falls attaining minimum at 21—25-week pregnancy. At the end of pregnancy percentage of accuracy reincreases, reaching 92.4%.

Consequently, the best period for prenatal prediction of sex of fetus by this method is that to 15-week pregnancy.

As reported in the literature, chorionic gonadotrophin content is high at the beginning of pregnancy, which gradually falls and reincreases at the end of pregnancy. The prediction of sex, therefore, must be based on the hormonal balance of the organism.

During pathological pregnancy accuracy of prediction falls, apparently due to the disturbance in the hormonal balance of the organism.



УДК 591.3

ЭМБРИОЛОГИЯ

## ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ ЧАБЕРА САДОВОГО (*SATYREJA HORTENSIS* L.)

Л. А. Кобахидзе

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 22.12.1976

У эмбриологически неисследованного чабера садового изучался макро-, споро- и гаметогенез, строение зрелого зародышевого мешка и его элементов, эндоспермогенез, основные фазы развития микро-, споро- и гаметогенеза, зиготогенез.

Восьмиядерный зародышевый мешок чабера садового в основном не отличается от типа развития характерного для губоцветных. Зародышевый мешок окаймлен однослойным интегументальным тапетумом. Зигота, как правило, из микропилярной части зародышевого мешка перемещается в его центральную часть, погружаясь в клеточный эндосперм. Микропилярную и халазальную часть зародышевого мешка занимают эндоспермальные гаустории. Обнаружено, что специализация последних осуществляется полиплоидизацией их ядер путем эндомитоза.

Наряду с нормальным развитием пыльцы, отмечаются частые отклонения: дегенерация отдельных микроспор, возникновение вместо тетрад, пентад и гексад, формирование, помимо шестипоровых, восьми- и десятипоровых пыльневых зерен.

Чабер садовый известен как пряное, эфиромасличное и лекарственное растение. Эмбриологически он почти не изучен.

Как показали наши исследования, археоспориальная клетка чабера садового непосредственно становится материнской клеткой макроспоры. Диада, а затем тетрада макроспор располагаются линейно. Ядра диады всегда ориентируются в центре, а микропилярную и халазальную часть клетки занимают вакуоли (рис. 1). Зрелый зародышевый мешок чабера садового небольшой величины, в микропилярной части он несколько расширен, а к халазальной — сужен (рис. 2). Расширенную часть занимает яйцевой аппарат, содержащий яйцеклетку и две синергиды. Синергиды имеют типичную для губоцветных форму с крючковидными выростами и вакуолями под ядрами (рис. 2). При окраске кислым гемалауном хорошо обнаруживается их плазма, однородная по структуре. В отличие от плазмы яйцеклетки, плазма синергид очень интенсивно окрашивается красителями, в ней не обнаруживается присутствие крахмальных зерен. Яйцеклетка располагается между синергидами и несколько ниже их. В ее плазме всегда имеется множество крахмальных зерен (рис. 2). Все ядра яйцевого аппарата содержат по одному ядрышку. Центральная клетка зародышевого мешка характеризуется обилием крахмальных зерен. Полярные ядра сливаются во вторичное ядро зародышевого мешка, которое до оплодотворения располагается вблизи яйцевого аппарата. Оно удлиненой

формы и всегда имеет одно крупное ядрышко (рис. 2). Антиподы чабера садового недолговечны, представлены тремя мелкими, не содержащими крахмальных зерен, клетками и интенсивно крашивающимися по Фельгену и кислым гемалауном ядрами. Таким образом, в зародышевом мешке чабера садового крахмальные зерна обнаружены лишь в женских половых клетках — яйцеклетке и центральной клетке, остальные же элементы женского гаметофита лишены их.

Так же, как и у большинства губоцветных, зародышевые мешки чабера садового до половины окаймлены однослойным интегументальным тапетумом. Клетки его отличаются от клеток спорофита своими большими размерами (рис. 5). У некоторых покрытосеменных описаны гигантские ядра в интегументальном тапетуме, возникшие в результате их полиплоидизации. Однако у чабера садового на всем протяжении своего существования интегументальный тапетум остается одноклеточным и полиплоидизация ядер не имеет места.

У представителей рода *Satyreja* процесс двойного оплодотворения не исследован. Несмотря на то, что нами был просмотрен большой эмбриологический материал, момент вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок и слияние гамет наблюдать не удалось. По-видимому, пыльцевая трубка чабера садового не окрашивается столь интенсивно, как это ранее было описано для базилика огородного [1]. Помимо того, трудно обнаруживается и оплодотворенная яйцеклетка, так как вначале она почти не отличается от неоплодотворенной. Позже, благодаря увеличению размеров зиготы, перемещению первичного ядра эндосперма к халазальной части зародышевого мешка и дегенерации антипод, оплодотворенные зародышевые мешки могут быть опознаны. Вместе с тем, при вхождении пыльцевой трубки чаще разрушается одна из синергид, другая же сохраняется вплоть до первого деления эндосперма (рис. 3).

Характерным свойством, отмеченным нами для зародышевых мешков чабера садового, является исчезновение вакуоли, еще до оплодотворения находящейся под вторичным ядром зародышевого мешка. Лишь после этого первичное ядро эндосперма, беспрепятственно мигрируя в халазальную часть клетки, приступает здесь к делению (рис. 4, 5). Первое деление эндосперма у чабера садового всегда осуществляется поперечно, поэтому две дочерние клетки, как правило, располагаются линейно одна над другой. Нижняя из них является материнской клеткой халазального гаустория, верхняя же делится образуя материнскую клетку эндосперма и материнскую клетку микропиллярного гаустория. Дальнейшими делениями образуется двухъядерный микропиллярный гаусторий и две клетки собственно эндосперма, расположенные между микропиллярным и халазальным гаусториями (рис. 7). Зародышевый мешок к этому времени интенсивно разрастается (рис. 6). Совершенно меняется его первоначальная форма. В центре он остается суженным, а в микропиллярной и халазальной частях значительно расширяется и удлиняется. В верхнюю, расширенную часть зародышевого мешка мигрируют вновь поделившиеся ядра микропиллярного гаустория (рис. 7). Нижнюю, расширенную часть зародышевого мешка, заполняют клетки собственно эндосперма, а крайнюю халазальную часть занимает двухъядерный халазальный гаусторий (рис. 9). Его ядра имеют по одному крупному ядрышку и почти не отличаются по структуре и величине от ядер эндосперма. Халазальный гаусторий чабера садового, как и других представителей губоцветных, меньших размеров по сравнению с микропиллярным и сохраняется недолго. Первое деление материнской клетки микропиллярного гаустория совершается у основания верхней расширенной части зародышевого мешка.

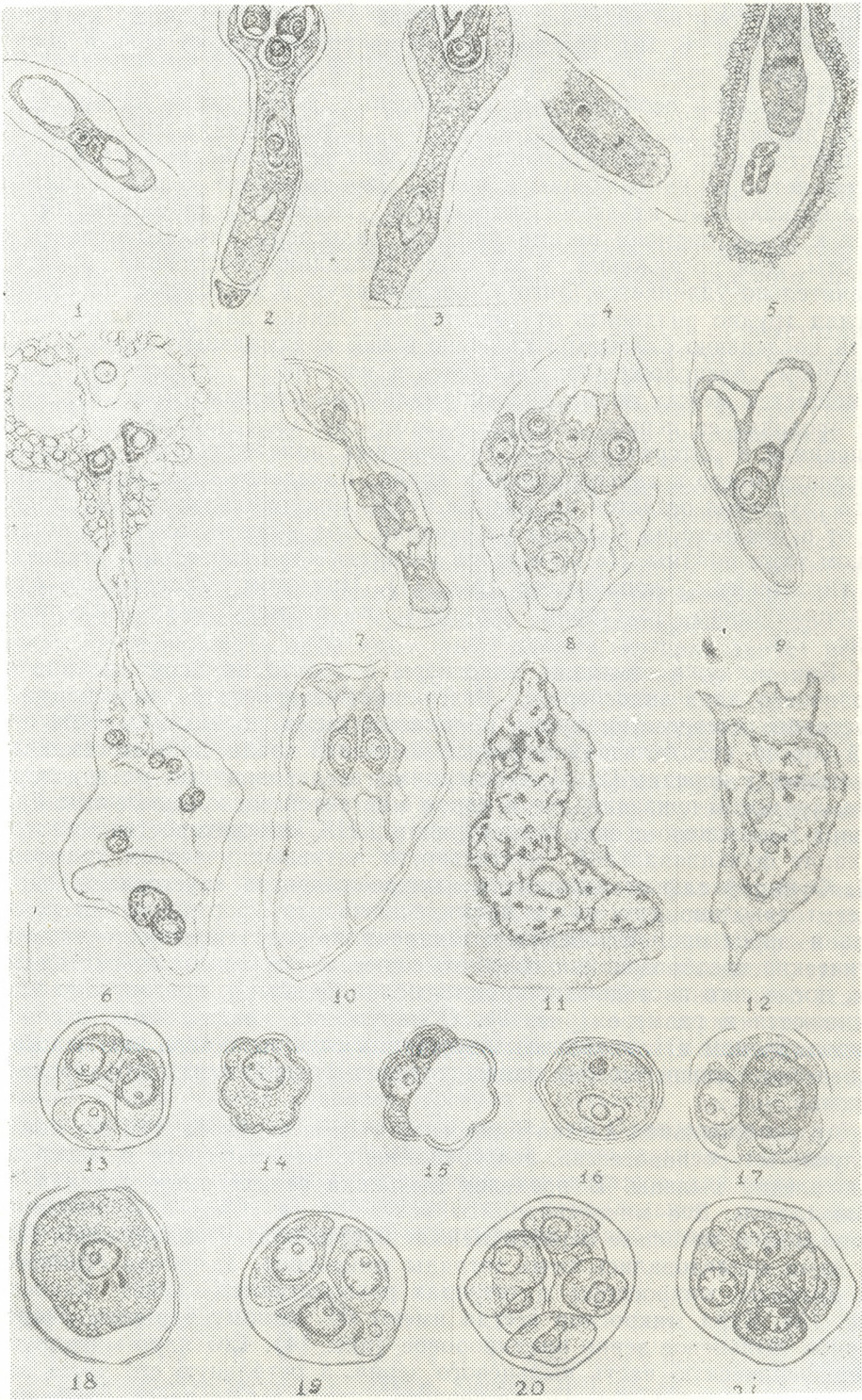


Рис. 1—21. Стадии развития чабера садового

При этом деление происходит в поперечном направлении и несколько наклонно, поэтому первые ядра всегда располагаются почти рядом. Они одинаковы по величине и структуре и имеют по одному крупному ядрышку (рис. 6, 10). Плазма гаустория сосредоточена только вокруг ядер, распространяясь далее в виде тонких тяжей.

Интересной особенностью губоцветных, в том числе чабера садового, является то, что зиготу ко времени формирования микропилярного гаустория на первоначальном месте уже нельзя обнаружить. Она перемещается по направлению к центру зародышевого мешка, занятому уже несколькими клетками эндосперма. Поскольку зародышевый мешок к этому времени весьма удлинен, эндосperm намного отдален от зиготы. Для погружения в эту ткань последняя интенсивно растет и значительно удлиняется. Зиготу, погруженную в эндосperm, на первый взгляд трудно различить от эндосперма. Однако нам удавалось выделять последнюю благодаря наличию в ней крахмальных зерен и определенному расположению: внедряясь в клеточный эндосperm, зигота помещается между двумя эндоспермальными клетками (рис. 8). Здесь же проходит ее первое деление. К этому времени приурочивается не описанная в литературе для губоцветных политенизация хромосом, имеющая место в гаусториальных ядрах. Базальное ядро микропилярного гаустория остается на том же месте, микропилярное же отдаленно от последнего на большое расстояние. Оба ядра находятся в общем узком тяже плазмы. На этом этапе развития ядра гаусториев становятся гигантскими, лопастными (рис. 11). При этом халазальное ядро микропилярного гаустория уступает по размеру микропилярному (рис. 12).

Как мы уже отмечали, эндосperm и гаустории берут начало от первичного ядра эндосперма. Разграничение функций эндосперма и гаусториев достигается путем полиплоидизации последних. Означенный способ специализации органов и тканей среди покрытосеменных описывается нередко [2, 3]. Последними исследованиями ультраструктуры хромосом показано, что в ядрах с гигантскими хромосомами, благодаря повышению в них концентрации ДНК, обеспечивается интенсификация функциональной деятельности активных участков хромосом [4]. Функциональная активность микропилярного гаустория продолжается довольно длительное время, вплоть до формирования семяздолей в зародыше. Аналогичные микропилярному гаусторию эндомитотические преобразования ядер отмечаются и в халазальном гаустории, после чего последние, становясь полиплоидными, многократно увеличиваются в размере (рис. 9). Обнаружение крахмальных зерен в микропилярном и халазальном гаусториях говорит о том, что подобно собственно эндосперму они также наделены свойством синтезировать крахмал.

Археспориальная клетка микроспор чабера садового, так же как и в случае макроспорогенеза, непосредственно превращается в материнскую клетку пыльцы. В пределах пыльника асинхронных делений не наблюдалось. Все микроспороциты вступают в мейоз одновременно. В профазе и метафазе первого мейоза нарушений не обнаружено. Далее нами исследовались лишь тетрады микроспор. У чабера садового, как правило, микроспоры в тетрадах располагаются крест накрест (рис. 13). Ядра микроспор всегда имеют по одному ядрышку. Одноядерное пыльцевое зерно шестипоровое (рис. 14). Его ядро мигрирует в периферическую часть пыльцевого зерна, а остальную его часть занимает крупная вакуоль. После первого митоза в пыльцевом зерне наличествуют большое вегетативное и малое генеративное ядра (рис. 15). Вегетативное ядро при окраске по Фельгену и кислым гемалауном име-

ет нежную структуру и бледно окрашивается. Оно округлой формы и содержит одно ядрышко. Генеративное ядро интенсивно красится и также содержит одно ядрышко. Далее двухъядерное пыльцевое зерно увеличивается в размере, исчезает крупная вакуоль, вся полость заполняется однородной, ячеистой, нежной структуры плазмой (рис. 16). Плазма генеративной клетки не выявляется. Оба ядра располагаются в центральной части пыльцевого зерна. Вегетативное ядро к этому времени теряет свою округлую форму, увеличивается в объеме и становится лопастным. Пыльцевое зерно чабера садового долгое время остается двухъядерным. Нами обнаружено, что второй митоз в пыльцевых зернах наступает лишь непосредственно перед раскрытием цветка, поэтому, не исследуя эту фазу развития, пыльцу чабера садового можно ошибочно принять за двухъядерную.

Деление генеративной клетки совершается вблизи от вегетативного ядра (рис. 18), которое позднее дегенерирует, темнеет и сплющивается. Два спермия имеют удлинненную форму и интенсивно красятся. Наряду с нормальным развитием, в пыльцевых зернах чабера садового отмечались довольно частые отклонения: вместо шестипоровых нам попадались восьми- и десятипоровые пыльцевые зерна (последние, однако, встречаются очень редко). В пределах некоторых пыльников попадает большое количество сморщенных, abortивных, маленьких пыльцевых зерен. Аномалии в развитии пыльцы обнаруживались и в стадии тетрады. Они следующего порядка: микроспоры неравновелики; часто отмечалось наличие очень маленькой четвертой микроспоры (рис. 19); дегенерируют одна, две, три или все четыре микроспоры; при этом могут дегенерировать либо ядра, либо плазма, которая теряет первоначальную нежную сетчатую структуру, сменяя ее на темную бесструктурную массу (рис. 17).

Наряду с аномальными тетрадами, в нашем материале обнаружены пентады и нередко гексады микроспор (рис. 20, 21). В пределах пентад и гексад, также как и в случае аномальных тетрад, некоторые микроспоры выглядят более или менее нормально, другие же дегенерировавшими. Отмечаются случаи отсутствия ядер в отдельных микроспорах.

Параллельное исследование последовательных фаз формирования пыльцы и зародышевых мешков, позволило нам установить, что микроспорогенез чабера садового начинается намного раньше макроспорогенеза. Начало макроспорогенеза совпадает с двухъядерной стадией развития пыльцы. За время пребывания последней в означенной стадии зародышевый мешок, продолжая развитие, уже на стадии трехъядерной пыльцы находится в восьмиядерном состоянии. Из вышесказанного следует, что двухъядерная стадия пыльцы длится долго, что зародышевый мешок чабера садового, догоняя в развитии пыльцу, окончательно формируется одновременно с последней. Следовательно, в бутоне имеется зрелый зародышевый мешок и трехъядерная пыльца, что ставит под сомнение дихогамию, столь характерную для перекрестноопылителей. Исходя из вышесказанного, параллельное исследование развития женского и мужского гаметофитов приобретает определенное значение.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Канделаки Г. В., Кобахидзе Л. А. Материалы V Всесоюзного совещания по эмбриологии растений, «Штиинца», Кишинев, 1971, 67—68.
2. Geitler L. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung, Wien, 1953.
3. Nasitschka-Jenschke J. Chromosoma, **10**, 229—237, 1959.
4. Nagl W. Bull. Soc. bot. Fr. Memoires, 289—301, 1973.

ქონდრის (*SATUREJA HORTENSIS L.*) ციბო-ემბრიოლოგია

ლ. კობახიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ქონდარი ემბრიოლოგიურად შეუსწაველია. ჩვენ ვიკვლევდით მაკროსპოროგენესს, მაკროგამეტოგენესს, მწიფე ჩანასახის პარკისა და მისი ელემენტების აღნაგობას, ენდოსპერმოგენესს, ზიგოტოგენესს. პარალელურად ვიკვლევდით მიკროსპოროგენესსა და მიკროგამეტოგენესს.

აღმოჩნდა, რომ ჩანასახის პარკის ფორმირება ძირითადად არ სცილდება ტუჩოსანთა ოჯახისათვის დამახასიათებელ ფარგლებს.

მწიფე ჩანასახის პარკი მცირე ზომისაა. მიკროპილურ ნაწილში იგი რამდენაღმე გაფართოებულია, ქალაქურში კი დავიწროებული. ჩანასახის პარკის ზედა გაფართოებულ ნაწილში მოთავსებულია კვერცხუჯრედის აპარატი, რომელიც კვერცხუჯრედისა და ორი სინერგიდისაგან შედგება. სინერგიდებისაგან განსხვავებით, კვერცხუჯრედი შეიცავს დიდი რაოდენობის სახამებლის მარცვლებს. დიდი რაოდენობით გვხვდება ისინი აგრეთვე ჩანასახის პარკის ცენტრალურ უჯრედშიც, რომელიც მეორადი ბირთვითაა წარმოდგენილი. ანტიპოდების რიცხვი სამია, ისინი მცირე ზომისანი არიან, არ შეიცავენ სახამებლის მარცვლებს და ნაადრევად დეგენერირდებიან.

ჩანასახის პარკს გარს ეკვრის ერთშრიანი ინტეგუმენტური ტაპეტუმის უჯრედები.

მნიშვნელოვანი თავისებურებანია აღნიშნული ენდოსპერმოგენეზში. ენდოსპერმი ჰაუსტორიუმების წარმოქმნით ხასიათდება. მიკროპილური და ქალაქური ჰაუსტორიუმი ორბირთვიანია. ახლადწარმოქმნილი ბირთვები მნიშვნელოვნად არ აღემატება ჩანასახის პარკის დანარჩენ ბირთვებს, მაგრამ მოგვიანებით მათში ადგილი აქვს ქრომოსომთა გაპოლიტენურებას, რასაც გიგანტური ბირთვების წარმოქმნა მოსდევს. მიკროპილური ჰაუსტორიუმი, ქალაქურისაგან განსხვავებით, დიდხანს ფუნქციონირებს.

ზიგოტა ჩანასახის პარკის მიკროპილური ნაწილიდან გადაინაცვლებს საკუთრივ ენდოსპერმის უჯრედებით დაკავებულ ცენტრალურ ნაწილში, სადაც ხორციელდება მისი პირველი დაყოფა.

მიკროსპოროგენეზის ნორმალური მსვლელობის გვერდით გამოვლენილია დარღვევები: მიკროსპორები დეგენერირდება, ტეტრადების გარდა წარმოიქმნება პეტრადები და ჰექსაზები.

ტუჩოსანთა ოჯახისთვის დამახასიათებელ ექვსფორიან მტვრის მარცვლებთან ერთად აღინიშნება რვა და, იშვიათად, ათფორიანი მტვრის მარცვლები.

# CYTOEMBRYOLOGY OF *SATYREJA HORTENSIS* L.

L. A. KOBAKHIDZE

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

## Summary

The results of investigation on microsporogenesis, macrogametogenesis, endospermogenesis, zygogenesis and chief phases of the development of pollen are discussed.

Giant polyploid nuclei appearing due to endomitosis have been described in endosperm haustorium.

Disturbances were frequently observed in microsporogenesis. Microspores were degenerated, pentads and hexads were formed.

Alongside with the usually six-pore pollen grains, eight- and tenpore pollen grains have been also discovered.

УДК 611.018.822.5

ГИСТОЛОГИЯ

## ВЛИЯНИЕ ЦИРКУЛЯТОРНОЙ ГИПОКСИИ (ИШЕМИИ) НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ НЕЙРОГЛИИ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КРОЛИКА

Э. И. Дзамоева, И. К. Сванидзе, И. Л. Лазриев, А. Ш. Цицишвили

*Институт физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 10.2.1977

Изучены ультраструктурные сдвиги, возникающие в нейроглии коры головного мозга кроликов при циркуляторной гипоксии (ишемии) 3,7 и 15-минутной длительности. Изменения в нейроглиальных клетках носят резко выраженный очаговый характер. Из всех видов глии наиболее лабильными структурами являются астроциты. При 3-минутной ишемии отмечается набухание как сомы, так и отростков некоторых астроцитов, а также резкое возрастание частиц гликогена в одних отростках и уменьшение — в других. При 7- и 15-минутной ишемии изменения в астроцитах нарастают. Реакция олигодендроцитов и микроглиоцитов выражена слабее и проявляется в некотором удлинении и увеличении количества цистерн эндоплазматической сети, плотных тел и других цитоплазматических органелл.

Глиальные клетки, наряду с опорной, восстановительной, изолирующей и миелинообразующей функцией, принимают активное участие в метаболических процессах, обеспечивая транспорт РНК, белков и других веществ к функционирующим нервным клеткам и выведение продуктов метаболизма из ткани в кровь [3, 10].

Кроме того, полагают, что нейроглиальные клетки участвуют в возникновении некоторых медленных отрицательных потенциалов мозга [4]. С другой стороны, известно, что при циркуляторной гипоксии в головном мозге кролика наблюдаются значительные функциональные, структурные и биохимические сдвиги [1, 2, 6, 7, 14, 16, 21]. В частности, при кратковременной ишемии происходит ослабление, а затем исчезновение медленных отрицательных потенциалов [16]. При ишемии также происходят разнонаправленные изменения содержания РНК в нейронах и сателлитах [18].

Целью нашего исследования являлось изучение ультраструктурных сдвигов, возникающих в нейроглиальных клетках коры головного мозга при ишемии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучалось влияние 3, 7 и 15-минутной глубокой ишемии на ультраструктуру астроцитов, олигодендроцитов и микроглиоцитов лобной, височной и зрительной областей коры головного мозга кролика (12 случаев). Ишемия вызывалась путем выключения обеих сонных артерий и понижения уровня общего артериального давления до 25—30 мм



ртутного столба, вследствие чего был резко ослаблен коллатеральный приток крови в полушарии мозга через позвоночные артерии [13].\*

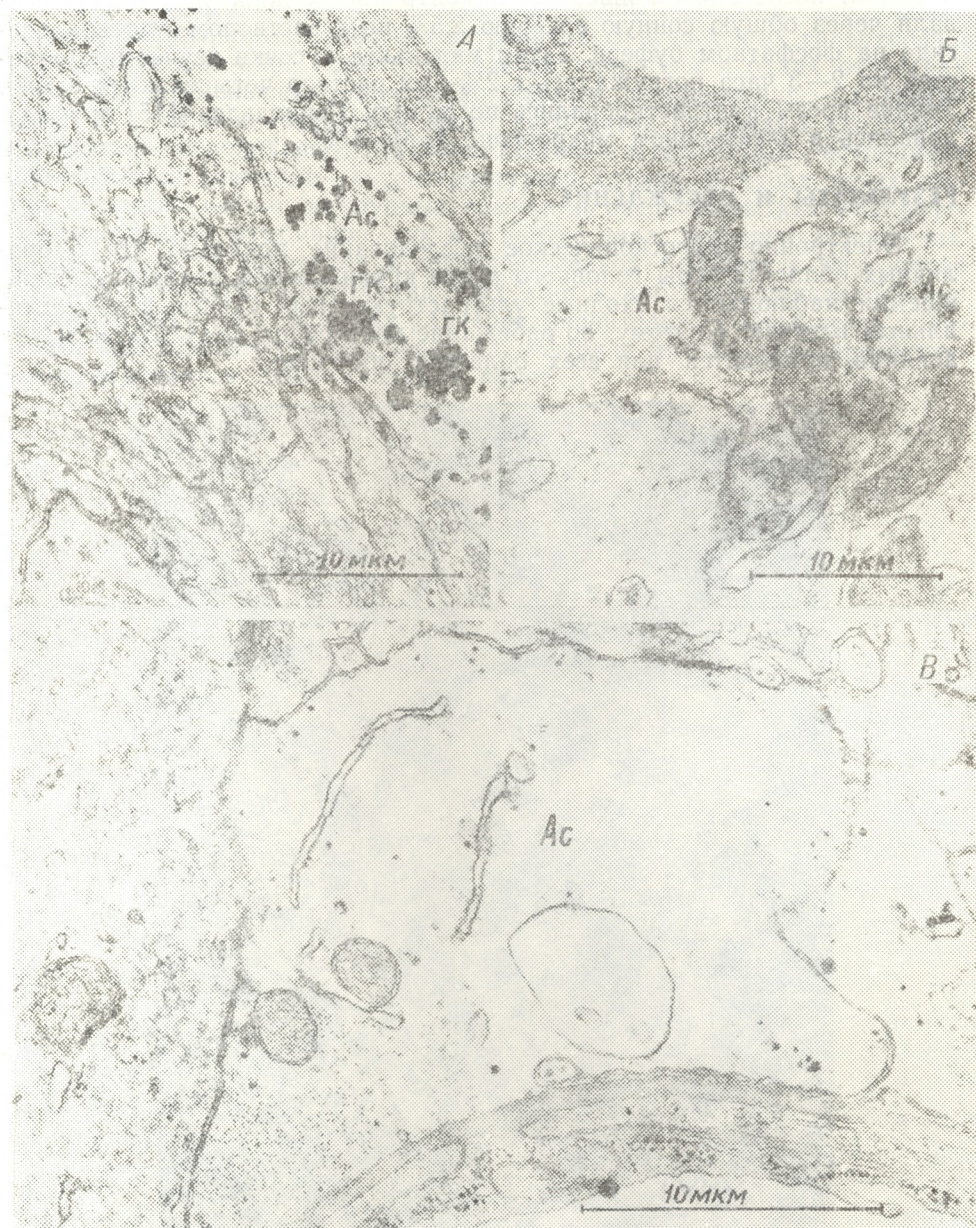


Рис. 1 А, Б. Слуховая кора. 3-минутная ишемия. Ас—периваскулярный отросток астроцита, гк — частицы гликогена. Ув. 40 000; В—моторная кора. 7-минутная ишемия. Ас — набухший периваскулярный отросток астроцита. Ув. 55 000

Контролем служили кролики, находившиеся в таких же условиях (вскрытие черепной коробки, препарирование кровеносных сосудов и

\* Опыты проводились в лаборатории физиологии и патологии мозгового кровообращения Института физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР.

т. д.), что и подопытные, за исключением перетяжки сонных артерий и понижения давления. Головной мозг экспериментальных (через 3-, 7- и 15-мин после начала ишемии) и контрольных животных перфузировали через общую сонную артерию 2,5%-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере. Затем маленькие кусочки изучаемых областей на 2—3 часа погружались в 2%-ный раствор четырехоксида осмия. Тонкие срезы контрастировались по методу Рейнольдса [15] и исследовались в электронном микроскопе JEM—100С.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Электронно-микроскопическое исследование показало, что в различных областях коры головного мозга кроликов при кратковременной ишемии наблюдаются сходные ультраструктурные сдвиги в нейроглиальных клетках. Поэтому, во избежание повторения, результаты исследования приводятся для всех областей обобщенно.

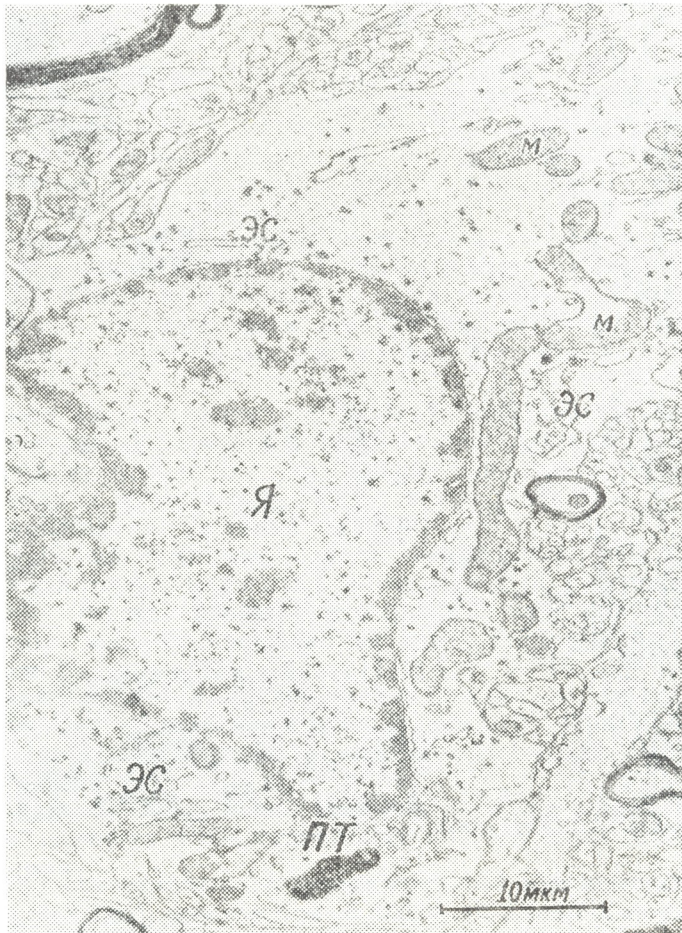


Рис. 2. Слуховая кора. 15-минутная ишемия. Набухший астроцит: Я — ядро, м — митохондрия, пл — плотное тело, эс — эндоплазматическая сеть. Ув. 25 000

Структурные сдвиги нейроглии в коре больших полушарий при ишемии характеризуются большой мозаичностью и гетерогенностью — наряду с заметно измененными участками коры встречаются такие об-

ласти, где практически не изменены структура и плотность отдельных образований, ширина межклеточных щелей и т. д.

При 3-минутной ишемии изменения, главным образом, наблюдаются в периваскулярных отростках астроцитов, отмечается их гипертрофия и резкое возрастание количества частиц гликогена в одних отростках (рис. 1А) и уменьшение, вплоть до полного исчезновения, — в других (рис. 1Б). Тела значительной части астроцитов сохраняют сходство с астроцитами контрольных кроликов. Однако в некоторых астроцитах наблюдаются заметные ультраструктурные сдвиги. В ядрах таких клеток хроматин собран в крупные глыбки и расположен как под внутренней ядерной мембраной, так и в центре ядра. Ядрышко хорошо выражено и часто находится в непосредственной близости к внутренней ядерной мембране. Цитоплазма этих клеток набухает, появляются пузырьки и вакуоли небольших размеров, значительно уменьшается количество цитоплазматических органелл. Матрикс митохондрий просветляется, отмечается дезорганизация крист.

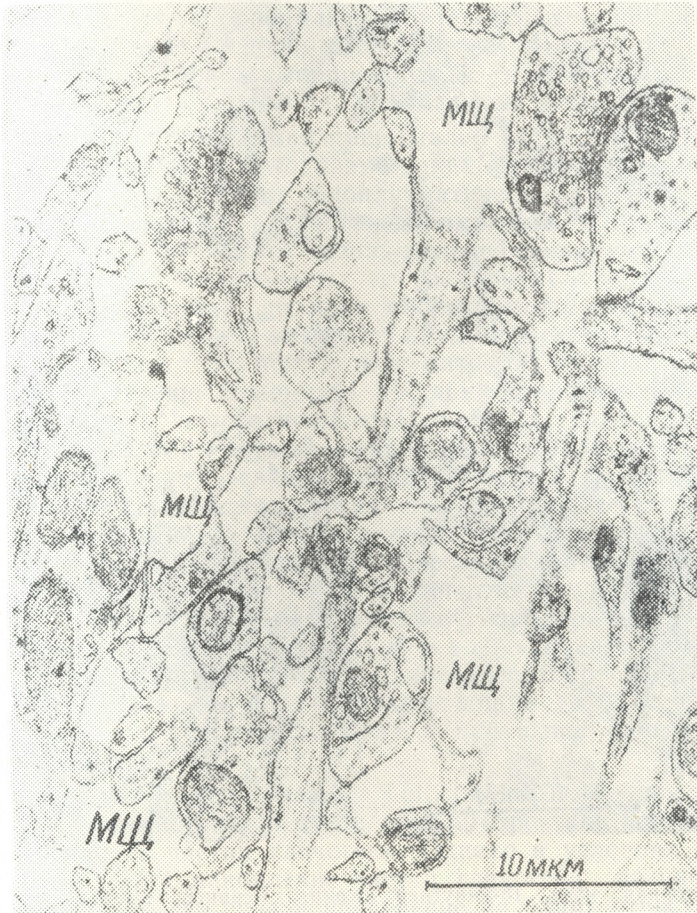


Рис. 3. Слуховая кора. 15-минутная ишемия. Расширение межклеточных щелей (МШ). Ув. 43000

При ишемии длительностью 3 минуты олигодендроциты и микроглиоциты в целом сохраняют большое сходство с таковыми контрольных животных.

Наиболее четкая и заметно выраженная реакция нейроглиальных клеток наблюдается при 7- и 15-минутной ишемии, хотя мозаичность структурных сдвигов продолжает сохраняться и, наряду с клетками, претерпевшими значительные ультраструктурные изменения, встречаются интактные клетки.

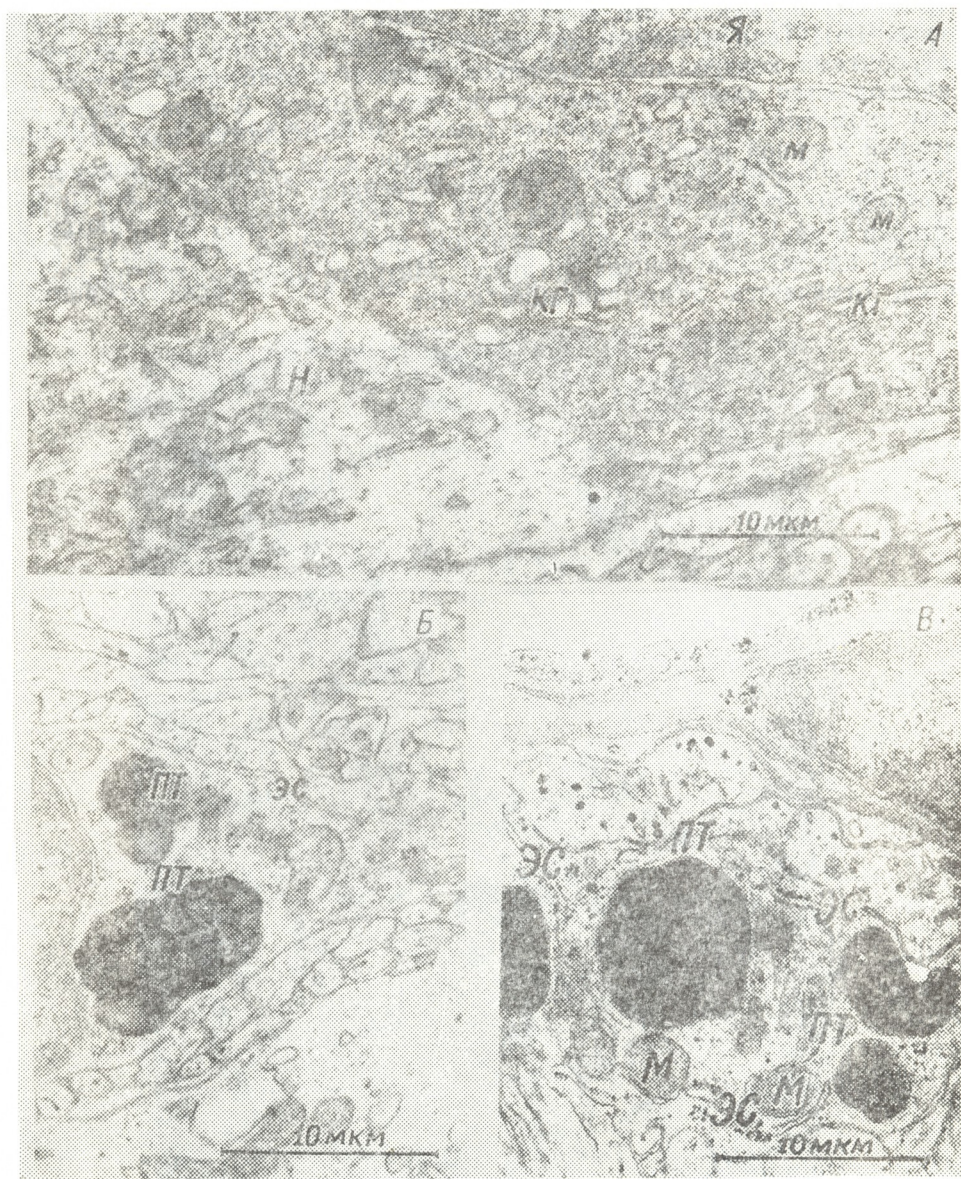


Рис. 4 А—моторная кора. 15-минутная ишемия. Перинеурональный олигодендроцит: Я — ядро, КГ — комплексе Гольджи, м — митохондрия, Н — нейрон. Ув. 40000; Б — слуховая кора. 15-минутная ишемия. Микроглиоцит: эс — цитоплазматическая сеть, пл — плотное тело. Ув. 40000; В—слуховая кора, 15-минутная ишемия. Участок цитоплазмы периваскулярного микроглиоцита. Ув. 40000

При 7-минутной ишемии периваскулярные отростки астроцитов резко набухают, матрикс просветляется, появляются участки, лишённые каких-либо органелл. Степень набухания отростков проявляется раз-

лично — в одних отростках она только начинается, тогда как в других очень резко выражена (рис. 1В). В some некоторых астроцитах наблюдаются такие же сдвиги, что и при 3-минутной ишемии. Различие состоит только в том, что возрастает число измененных клеток и реакция в каждой из них более резко выражена.

При ишемии длительностью 15 минут степень изменений в астроцитах нарастает. Резко набухают астроцитарные отростки. Увеличивается количество астроцитов с набухшей цитоплазмой (рис. 2). Матрикс таких клеток просветлен, эндоплазматическая сеть местами представлена расширенными профилями, много мелких пузырьков, митохондрии набухшие, комплекс Гольджи в одних клетках хорошо сохранен, а в других отсутствует. Ядерная мембрана образует инвагинации, что придает ядру самые разнообразные формы — дольчатую, лопастую, булавообразную. Сохраняется очаговое расположение хроматина. Наряду с участками ткани, где отмечается значительное набухание тел и отростков астроцитов, встречаются такие области, где заметно расширены межклеточные щели, причем объем экстрацеллюлярного пространства возрастает пропорционально длительности ишемии (рис. 3). Возможно, это явление вызвано сморщиванием как нервных, так и глиальных элементов. Из-за сморщивания, в свою очередь, возрастает плотность отдельных образований, в том числе и астроцитов.

При 7 и 15-минутной ишемии лишь малая часть олигодендроцитов несколько активизируется, в цитоплазме таких клеток увеличивается количество плотных тел, цистерн эндоплазматической сети, митохондрий, микротрубочек, отмечается разрастание комплекса Гольджи. Некоторые митохондрии подвергаются незначительной деструкции (рис. 4А).

Из всех видов нейроглиальных клеток при кратковременной ишемии наименее выраженная реакция наблюдается в микроглиоцитах. Даже 15-минутная ишемия вызывает лишь незначительное возрастание числа микроглиоцитов, при этом в цитоплазме некоторых из них наблюдается увеличение количества цистерн эндоплазматической сети, а также появление большого количества плотных тел (рис. 4Б, В).

Таким образом, при кратковременной циркуляторной гипоксии мозга наиболее выраженная реакция наблюдается в астроцитах, особенно в периваскулярных отростках, тогда как олигодендроциты и микроглиоциты в основном сохраняют сходство с таковыми контрольных животных. Наиболее резко выраженные и весьма характерные изменения в астроцитах, по всей вероятности, обусловлены структурной организацией этих клеток и их тесным контактом с капиллярами. Известно, что астроциты принимают активное участие в водно-солевом обмене и осуществляют транспорт метаболитов из кровеносного русла к нейронам [9, 17]. Следовательно астроциты, покрывающие до 85% поверхности капилляров, первыми реагируют на резкое нарушение кровообращения, особенно капиллярного.

В литературе имеются указания [11, 19, 20], что при различных экстремальных воздействиях в цитоплазме и отростках астроцитов имеет место накопление частиц гликогена. Однако в условиях кратковременной ишемии мозга накопление частиц гликогена не наблюдалось, видимо, происходило его перераспределение из одних отростков в другие. Следует также отметить, что, согласно данным литературы [21], при гипоксии в цитоплазме астроцитов наблюдается усиленный процесс фибриллообразования, а в условиях нашего эксперимента это явление обнаружить не удалось, наоборот отмечалось даже некоторое уменьшение количества глиофибрилл в измененных клетках.

Кратковременная циркуляторная гипоксия мозга не вызывала резких изменений в микроглиоцитах, тогда как реакция перицитов у этих

же экспериментальных животных была резко выражена [5]. При различных патологических процессах перициты и микроглиоциты активируются и принимают участие в фагоцитозе [8, 19, 20]. Однако в условиях нашего эксперимента на передний план выступает реакция перицитов, так как при циркуляторной гипоксии мозга в первую очередь страдают капилляры.

#### ლიტერატურა

1. Боголепов Н. Н. Ж. невропатол. и психиатр. им. С. С. Корсакова, **72**, 11, 1652—1655, 1972.
2. Боголепов Н. Н. В сб.: 3-й Всерос. съезд невропатологов и психиатров, Казань, 1974, 145—148.
3. Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии, «Наука», М., 1972.
4. Ройтбак А. И. ДАН СССР, **187**, 5, 1205—1208, 1969.
5. Цицишвили А. Ш. Изв. АН ГССР, сер. биол., **3**, 2, 141—148, 1977.
6. Arsenio-Nunes M. L., Hossmann K. A., Farkas-Bargeton E. Acta neuropath., **26**, 4, 329—344, 1973.
7. Domanska-Yanic K., Wideman Y., Lazarewicz Y., Mąjewska D. Neuropath. Pol., **12**, 4, 643—654, 1974.
8. Fernando D. S. Brain Res., **27**, 365—368, 1971.
9. Gerschenfeld H. M., Wald F., Zadunaisky Y. A., Robertis E. D. Neurology, **9**, 6, 412—425, 1959.
10. Hyden H. Rec. Adv. in Biol. Psychiatry, **6**, 31—54, 1964.
11. Maxwell D. S., Kruger L. J. Cell Biology, **25**, 2, 141—156, 1965.
12. Russel S. M., Brown A. W., Brierloy J. Brain Res., **20**, 2, 193—200, 1970.
13. Mchedlishvili G. I. Neuropath. Pol., **11**, 249—262, 1973.
14. Olsson V., Hossman K. A. Acta neuropath. (Berl.), **17**, 68—79, 1971.
15. Reynolds E. S. J. Cell Biology, **17**, 1, 208, 1963.
16. Roitbak A. I., Labakhua T. Sh. Neuropath. Pol., **12**, 4, 683—692, 1974.
17. Rubinstein L. J., Klatno J., Migue! J. J. Neuropathol. Exp. Neurol., **21**, 1, 116—145, 1962.
18. Svanidze I. K., Museridze D. P. Neuropath. Pol., **12**, 4, 635—642, 1974.
19. Vaughn I. E., Pease D. C. J. Comp. Neurol., **140**, 2, 207—226, 1970.
20. Wong-Rilley M. T. J. Comp. Neurol., **144**, 1, 61—92, 1972.
21. Yu M. G., Bakay L., Lee Y. C. Acta neuropath. (Berl.), **22**, 3, 235—244, 1972.

ცირკულატორული ჰიპოქსიის (იშემიის) გავლენა თავის ტვინის ქერქის ნეიროგლიის ულტრასტრუქტურული ცვლილებების შესახებ

ა. ქამოვა, ი. სვანიძე, ი. ლაზრიძე, ა. ციციშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შეისწავლეთ ბოცვერის თავის ტვინის ქერქის ნეიროგლიის ულტრასტრუქტურული ცვლილებები 3,7 და 15 წთ ცირკულატორული ჰიპოქსიის (იშემიის) დროს. ნეიროგლიური უჯრედების ცვლილებები ატარებს მკვეთრად გამოხატულ კეროვან ხასიათს. ყველა სახის გლიური უჯრედებიდან შედარებით ლაბილური სტრუქტურებია ასტროციტები. 3-წუთიანი იშემიის დროს აღინიშნება ასტროციტების როგორც სომის, ისე მორჩების გაჭირვება, ამასთანავე ზოგი-

ერთ მორჩევი მკვლევარად იზრდება გლიოგენის მარცვლების რაოდენობა, ზოგიერთში კი მცირდება. 7- და 15-წუთიანი იშემიის დროს ასტროციტების ცვლილებები მატულობს. გაცილებით სუსტად არის გამოხატული ოლიგოდენდროციტებისა და მიკროგლიოციტების რეაქცია — იშვიათად აღინიშნება ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნების წაგრძელება და მათი რაოდენობის მომატება, უმნიშვნელოდ იზრდება მკვრივი სხეულებისა და სხვა ციტოპლაზმური ორგანოიდების რიცხვი.

## THE INFLUENCE OF THE CIRCULATORY HYPOXIA (ISCHEMIA) ON ULTRASTRUCTURE OF NEUROGLIA OF THE RABBIT

E. I. DZAMOEVA, I. K. SVANIDZE, I. L. LAZRIEV, A. Sh. TSITSISHVILI

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### Summary

The ultrastructure of neuroglia of the rabbit's cerebral cortex was studied in circulatory hypoxia (ischemia) of 3, 7 and 15 *min* duration.

Changes in neuroglial cells have an obvious focal character. Astrocytes are the most labile structures from all the types of glia. In 3 *min* ischemia swelling of the soma and processes of some astrocytes is observed and there is a sharp increase in the particles of glycogen in some processes and a decrease in others. In 7 and 15 *min* ischemia the changes in astrocytes enhance.

Reaction of oligodendrocytes and microgliaocytes is less pronounced and is displayed in somewhat lengthening and increase of the number of cisterns of endoplasmic reticulum, dense bodies and other cytoplasmic organelles.

УДК 611.815

ГИСТОЛОГИЯ

## О ПРЯМЫХ КОРКОВЫХ ПРОЕКЦИЯХ ПЕРЕДНИХ БУГРОВ ЧЕТВЕРОХОЛМИЯ У КОШЕК

Н. К. Тотибадзе, Р. А. Канделаки

*Институт физиологии им. И. С. Бериашвили АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 4.3.1977

Методом терминальной дегенерации (Наута-Гигаке в модификации Замбриджского) выявлены хорошо выраженные связи передних бугров четверохолмия (ПБЧ) со следующими участками коры: задняя сигмовидная извилина (поле 4), коронарная извилина (поле 4 в), передние части краевой и супрасильвиевой извилины (поля 1,5).

В меньшем количестве перерожденные волокна обнаружены в передней сигмовидной извилине (поле 6), прореальной извилине (поле 8), на медиальной поверхности прямой (поле 12) и поясной (поле 24) извилин.

В перечисленных участках дегенерация достигает средних слоев коры. В задних участках краевой и супрасильвиевой извилин (поля 17, 18, 19 и 21) перерожденные волокна обнаруживаются в белом веществе, достигая только VI слоя коры. Так же распределены перерожденные волокна в средних участках краевой извилины (поля 18 и 19), передних участках эктосильвиевой (поле 50) и сильвиевой (поле 52) извилин.

Хорошо известны сложные реакции, которые осуществляются ПБЧ млекопитающих [4, 9, 13, 14]. Для понимания физиологических механизмов реализации этих процессов большое значение имеет морфологическое исследование прямых эфферентных связей ПБЧ с разными структурами мозга. Установлены прямые связи ПБЧ с подкорковыми образованиями — таламическими ядрами, мезэнцефалическими структурами и со спинным мозгом [7, 8, 10].

Вопрос же колликуло-кортикальных прямых проекций подробно не изучался. Имеются указания В. М. Бехтерева [1] о существовании таких связей со зрительной корой; там же приведена схема Хеншена, на которой приведены проекции ПБЧ и, наконец, в работе Ю. В. Бирюкова [2] представлены сведения о колликулярных волокнах, проецирующихся в различные области коры. Но эти морфологические сведения не смогли изменить общепринятого представления о том, что ПБЧ не имеют прямых проекций к коре [4]. Однако электрофизиологические исследования, проведенные З. С. Ханаевой [5, 6], дали основание предполагать наличие прямых колликуло-кортикальных связей, охватывающих довольно обширные участки коры. В связи с этим, целью нашей работы было подробное морфологическое изучение распределения прямых колликуло-кортикальных волокон по отдельным областям и слоям коры.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на 4-х взрослых кошках, у 3-х из них стереотаксически, вертикально внедренным электродом, односторонне, электролитически (постоянный ток 0,7 мА в течение 40—60 с) поврежда-



лись ПБЧ. Величина и область повреждения у исследованных кошек были приблизительно одинаковыми, на основании чего они и были отобраны. Контролем служил мозг четвертой кошки, в который по тем же координатам до поверхности ПБЧ вводили электрод без пропускания повреждающего тока.

Материал обрабатывался методом Науга-Гигакс в модификации Замбржицкого [3]. Срезы ипсилатерального полушария толщиной в 25  $\mu$  получали на замораживающем микротоме. Обрабатывали каждый 5-й срез. Результаты исследования препаратов наносили на схематический рисунок мозга кошки с обозначением полей по атласу Рейносо-Суарес [12].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение опытного материала показало, что повреждение (диаметр повреждения 1,2 мм) охватывало все слои центральной части ПБЧ.

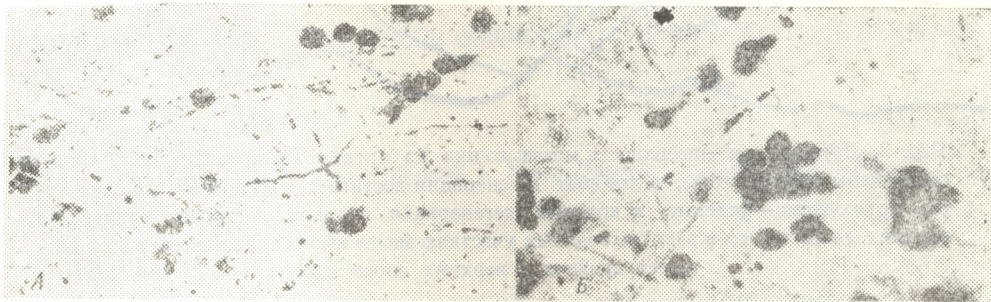


Рис. 1. Перерожденные волокна в третьем слое задней сигмовидной (а) и коронарной (б) извилин (поле 4 и 4в). Импрегнация по Науга-Замбржицкому (микрофото 5 $\times$ 40)

Кроме известных связей с подкорковыми образованиями, были обнаружены прямые связи ПБЧ с корой больших полушарий. Мы не учитывали те участки коры (от P2 до A4 электрод вводили на уровне A2),

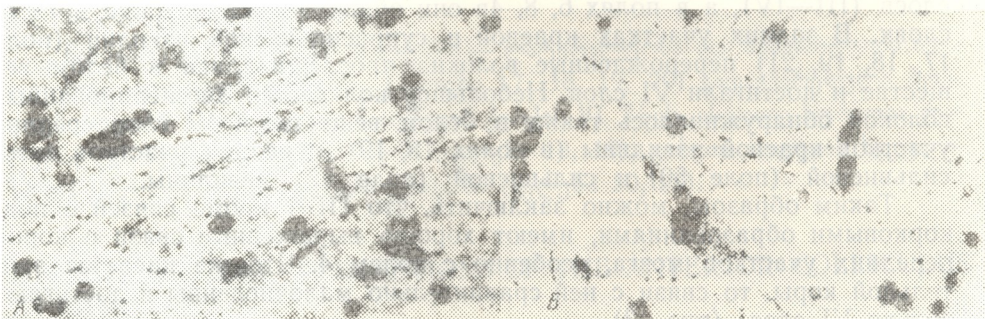


Рис. 2. Перерожденные волокна в шестом слое передних частей супрасильвиевой (а) извилины (поле 1), и во втором слое поясной (б) извилины (поле 12). Импрегнация по Науга-Замбржицкому (микрофото 5 $\times$ 40)

в которых дегенерация волокон хорошо была выявлена и в контрольном материале. Эти участки включают краевую и супрасильвиевую из-

вилины — переднюю часть поля 17, среднюю часть поля 18, верхнюю часть поля 21, заднюю часть поля 7. В препаратах других областей коры контрольного материала встречались лишь единичные фрагментированные волокна.

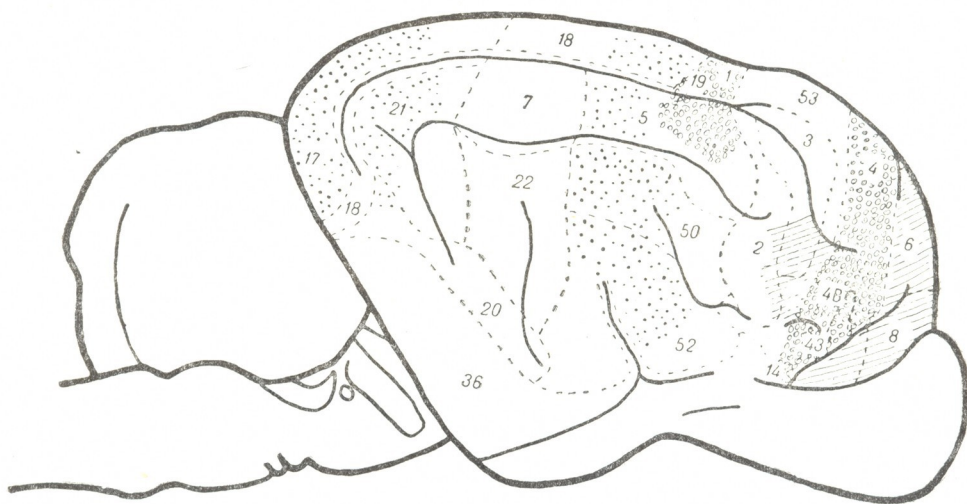


Рис. 3. Латеральная поверхность мозга кошки по атласу Рейносо-Суарес. Точками обозначены участки коры, в которых дегенерация достигает только шестого слоя коры, кружочками — участки, в которых дегенерация волокон достигает средних и верхних слоев коры; в заштрихованных участках менее выраженная дегенерация достигает средних и верхних слоев коры

В подопытном материале самое большое количество перерожденных волокон было выявлено в коре переднего полушария: в задней сигмовидной извилине (поле 4) (рис. 1а), в коронарной извилине (поле 4 в) (рис. 1б) и в передних частях краевой и супрасильвиевой извилин (поля 1,5) (рис. 2а). В меньшем количестве перерожденные волокна были обнаружены в передней сигмовидной извилине (поле 6) и прореальной извилине (поле 8), в медиальной части прямой (поле 12) (рис. 2б) и поясной извилин (поле 24).

В перечисленных участках коры дегенерация достигала средних слоев (III—IV), а в полях 6, 8, 4в они обнаруживались даже в I—II слоях. В задних участках краевой и супрасильвиевой извилин (поля 17, 18, 19, 21) перерожденные волокна прослеживались в белом веществе и достигали VI слоя. Небольшое количество дегенерированных волокон обнаруживалось также в белом веществе и VI слое средних участков краевой извилины (в полях 18, 19), передних участков эктосильвиевой (поле 50) и сильвиевой (поле 52) извилины.

Таким образом, можно заключить, что ПБЧ кроме связей с подкорковыми образованиями, имеют хорошо выраженные связи с корой передних участков мозга, особенно с полем 4. Что же касается зрительной коры, то связи с ней сравнительно малочисленны и достигают только VI слоя (рис. 3).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бехтерев В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга, 1 часть, Спб., 1896, 236, 259.
2. Бирючков Ю. В. Структура и функция нервной системы, «Медицина», М., 1965, 40.

3. Замбржицкий И. А. Булл. эксп. биол. и мед., 14, 119, 1963.
4. Карамян А. М., Белехова М. Г., Загорулько М. Т. Ж. эвол. биох. физиол., 8, 166—171, 1972.
5. Ханаева З. С. Сообщения АН ГССР, 73, 1, 177—180, 1974.
6. Ханаева З. С. Материалы-первой конференции молодых физиологов Закавказья, «Мецниереба», Тбилиси, 1977, 77—78.
7. Altman J., Carpenter M. B. J. Comp. Neurol., 116, 157—177, 1961.
8. Benevento L. A., Fallon J. H. J. Comp. Neurol., 160, 339—361, 1975.
9. Gordon B. J. Neurophysiol., 36, 157—178, 1973.
10. Harting J. K., Hall W. C., Diamond I. T., Martin G. F. J. Comp. Neurol., 148, 361—386, 1973.
11. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa, Canada, 1954.
12. Reinoso-Suarez F. Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental physiologische Untersuchungen. Herausgegeben von E. Merck A. G. Darmstadt, 1961.
13. Schneider G. E. Science, 163, 895—902, 1969.
14. Sprague G. M., Meikle T. H. Exp. Neurol., 11, 115—143, 1965.

## ოთხბოკრის წინა ბორცვების პირდაპირი ქერძული პროექციების შესახებ კატებში

ნ. კანდელაკი, რ. კანდელაკი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

### რ ე ზ ი უ მ ე

ტერმინალური დეგენერაციის მეთოდით (ნაუტას მეთოდი ზამბრჯიციკის მოდიფიკაციით) გამოვლინდა კატის თავის ტვინის ოთხბოკრის წინა ბორცვის კარგად გამოხატული კავშირები ქერქის შემდეგ უბნებთან: უკანა ჯვარედინ ხვეულთან (ველი 4), გვირგვინოვან ხვეულთან (ველი 4B), ლატერალურ და ზემო სილვის ხვეულების წინა ნაწილებთან (ველები 1,5). გადაგვარებული ბოჭკოების შედარებით მცირე რაოდენობა აღმოჩნდა წინა ჯვარედინ ხვეულში (ველი 6), პრორეალურ ხვეულში (ველი 8), სწორ და სარტყლის ხვეულებში (ველები 12, 24). აღნიშნულ უბნებში გადაგვარებული ბოჭკოები აღწევენ ქერქის შუა შრეებამდე (III—IV).

ნახევარსფეროს უკანა პოლუსში — ლატერალურსა და ზემოსილვის ხვეულების კაუდალურ უბნებში (ველები 17, 18, 19, 20) გადაგვარებული ბოჭკოები თეთრი ნივთიერებიდან აღწევენ ქერქის VI შრეს. ასეთივე სურათია ლატერალურ ხვეულის შუა ნაწილში (ველები 18, 19), გარეთა სილვის ხვეულისა და სილვის ხვეულის წინა უბნებში (ველები 50, 52).

## DIRECT CORTICAL PROJECTIONS OF THE ANTERIOR COLLICULUS IN CATS

N. K. TOTIBADZE, R. A. KANDELAKI

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

Using the terminal degeneration method of Nauta, as modified by Zambrzhinski, prominent connections have been revealed of the anterior colliculus.

lus with the following cortical areas: the posterior sigmoid gyrus (field 4), the coronal gyrus (field 4b), the anterior parts of the lateral and suprasylvian gyri (fields 1, 5). Less extent of degenerated fibres was seen in the anterior sigmoid gyrus (field 8), on the medial surface of the rectal gyrus (field 12) and cingulate gyrus (field 24). In the above-named regions degeneration extended to the middle cortical layers. In the posterior pole of the hemisphere, in the caudal areas of the lateral and suprasylvian gyri (in fields 17, 18, 19 and 21) degenerated fibres were observed in the white matter, reaching only VI layer of the cortex. Similar picture was seen in the middle areas of the lateral gyrus (fields 18, 19), in the anterior ectosylvian gyrus (field 50) and the anterior sylvian gyrus (field 52).

УДК 576.3+576.35

ЦИТОЛОГИЯ

## РОСТ-ТОРМОЗЯЩИЕ ФАКТОРЫ (КЕЙЛОНЫ) В ТКАНИ СЕРДЦА ВЗРОСЛЫХ КУР И КРЫС

Р. А. Лежава, Г. Д. Туманишвили, Л. А. Гогсадзе

*Институт экспериментальной морфологии им. А. Н. Нативили АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 25.11.1976

Введение в 11-дневные куриные зародыши экстракта желудочков сердца взрослой курицы или крысы вызывает подавление пролиферации клеток сердца зародышей-реципиентов. В то же время экстракты предсердий оказывают на пролиферацию клеток сердца куриных зародышей лишь слабое тормозящее действие. Предполагается, что ткань сердца взрослых птиц и млекопитающих содержит рост-тормозящий фактор (кейлон), действие которого лишено видовой специфичности. Рост-тормозящий фактор преимущественно локализован в желудочках.

Общеизвестно, что поврежденная сердечная мышца не восстанавливается, поврежденный участок рубцуется [1, 2, 4]. Обычно считают, что у взрослых млекопитающих синтез ДНК и пролиферация происходит лишь в клетках стромы сердца. Это одинаково относится к нормальной [24] и поврежденной [5] сердечной мышце, а также к миокарду в состоянии гипертрофии [9, 15, 19, 20, 23, 28].

Однако в последнее время появились указания на неоднородность популяции миоцитов сердца. Кроме того, обнаружено, что отсутствие способности к пролиферации характерно, главным образом, для желудочков млекопитающих [8, 26, 29], в то время как в мышечных клетках предсердий наблюдается взрыв митозов, наступающий в ответ на повреждение миокарда. Оживление митотической активности в предсердиях обнаружено при инфаркте желудочков [10] и после коарктации артерии [25]. Причиной различной пролиферативной способности клеток предсердий и желудочков считают разную морфологическую организацию этих отделов сердца. Подобное предположение основано на существовании различий в морфологии [6, 8, 17, 18, 21] и биохимии [27] миоцитов предсердий и желудочков.

Хотя далеко не все исследователи находят разницу в пролиферативных возможностях предсердий и желудочков [2, 12], данные о способности клеток предсердий отвечать на повреждение возникновением митозов, при отсутствии подобной реакции в желудочках, кажутся нам достаточно убедительными. Упомянутые различия могли бы быть объяснены на основании данных о внутриканевых рост-регулирующих факторах [11]. Разница в пролиферативной активности клеток предсердий и желудочков может отчасти быть следствием неравномерного распределения соответствующих факторов по отделам сердца. Настоящая работа посвящена проверке высказанного предположения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводились на 11-дневных куриных зародышах. В зародыши вводили экстракты предсердий и желудочков сердца взрослой курицы или крысы. Экстракты приготавливали следующим образом: разделяли предсердия и желудочки сердца курицы или крысы, соответствующую часть сердца растирали в фаянсовой ступке, к полученной кашнице добавляли 0,14 М NaCl (на 1 г веса ткани — 2 мл раствора) и выдерживали в течение часа при температуре +4°. После этого взвесь центрифугировали в течение 10 мин при факторе разделения 1000 г.

Зародыши разделяли на четыре группы (в каждой по пять зародышей). Первая группа служила контролем, зародышам второй группы вводили 0,14 М раствор NaCl, третьей группы — экстракт предсердий, четвертой — экстракт желудочков. Количество введенного экстракта в различных вариантах опытов было разным (0,02, 0,03 и 0,05 мл). При этом, в 1 мл экстракта содержалось около 20 мг белка. Раствор вводился микропипеткой через отверстие, проделанное в скорлупе и кожистой оболочке. Через 3, 6, 12, 18 и 24 ч после начала опыта сердце зародышей извлекали, фиксировали в растворе Карнуа в течение 1 ч, после чего заключали в парафин. Срезы (5μ) окрашивали гематоксилин-эозином.

Определялся митотический индекс (МИ) в ‰. Количество ядер и митозов просчитывали в 50 полях зрения с каждого блока. При этом просчитывали не менее 6000 клеток на зародыш.

Был проведен также опыт с применением колхицина, в котором исследовалось действие желудочков сердца взрослой курицы на пролиферативную активность клеток сердца куриных зародышей. Водный раствор колхицина вводили в яйцо через воздушную камеру с таким расчетом, чтобы общее количество колхицина на зародыш было равно 10 мкг (0,05 мл раствора). Раствор колхицина в зародыши вводили за 3 ч до фиксации. Раствор колхицина приготавливали непосредственно перед началом опыта и хранили обернутым в черную бумагу в течение 24 ч в холодильнике [см. 16]. Митотический индекс в опытах с колхицином [МИ<sub>к</sub>] определяли, просчитывая по 100 полей зрения на каждый зародыш, что составляло не менее 12000 клеток.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

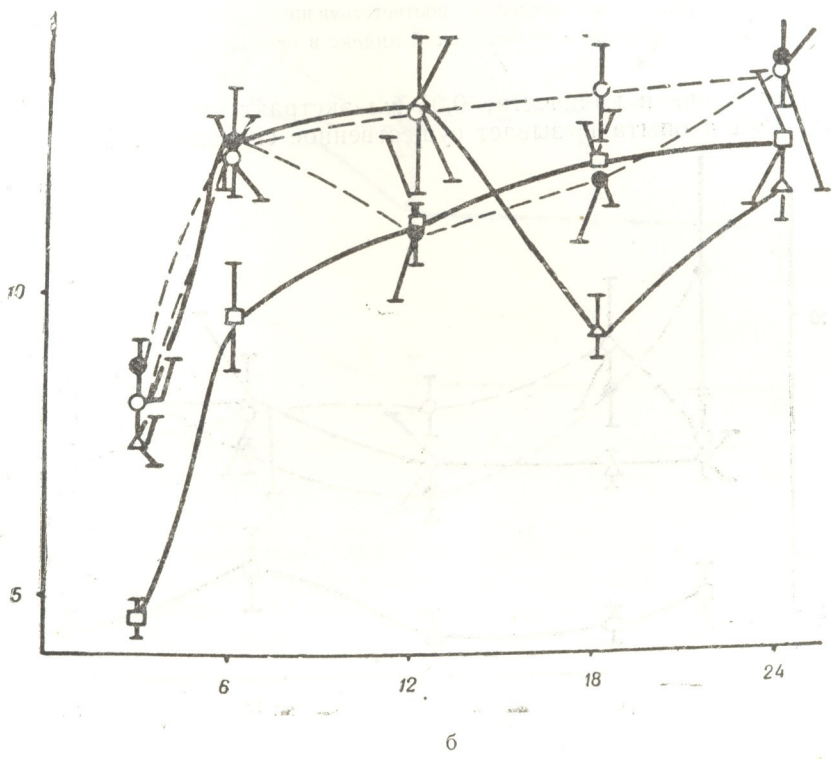
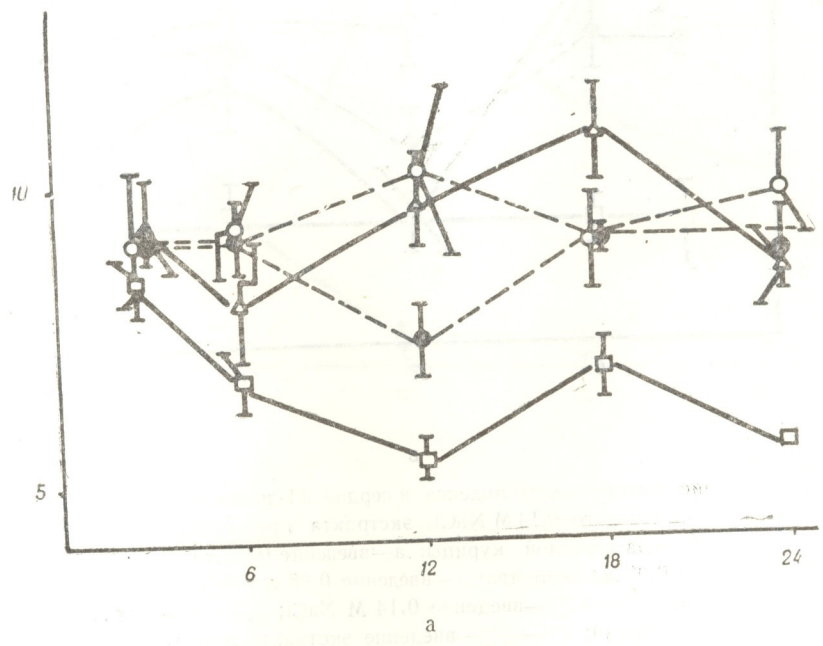
Введение в зародыши раствора поваренной соли само по себе в некоторой степени влияет на митотическую активность в ткани сердца зародышей. Поэтому для большей точности результаты, полученные в опытах с применением экстрактов предсердий и желудочков, обычно сопоставлялись с результатами опытов с использованием 0,14 М раствора NaCl.

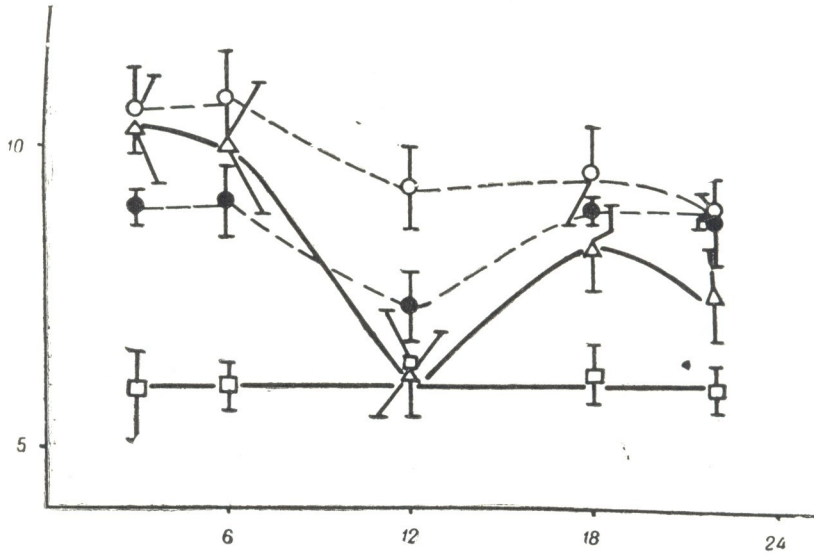
При введении в количестве 0,02 мл экстракт предсердий взрослой курицы не вызывал сколько-нибудь существенных изменений. В то же время, экстракт желудочков тормозил пролиферацию клеток сердца зародыша в течение всего опыта (рис. 1а). Введение в этом же количестве экстрактов сердца крысы показало, что при этом экстракт желудочков, подобно экстракту желудочка сердца курицы, подавляет пролиферацию, экстракт предсердий же практически не влияет на МИ в сердце куриного зародыша (рис. 2а).

Введение экстрактов сердца курицы в количестве 0,03 мл дало менее четкие результаты, хотя торможение пролиферативной активности и здесь налицо. Возможно, это объясняется несколько более высоким МИ в контроле, чем в других опытах. Некоторое подавление пролиферации в этом случае вызывает и экстракт предсердий, снижающий МИ



на 18-й ч введения (рис. 16). Вместе с тем 0,03 мл экстракта желудочков крысы заметно тормозит пролиферацию клеток в сердце зародышей-реципиентов: МИ оказывается пониженным в течение всего опыта. И в этом случае экстракт предсердий так же проявляет рост-тормозящие свойства, подавляя митотическую активность в первые два срока опыта (рис. 26).





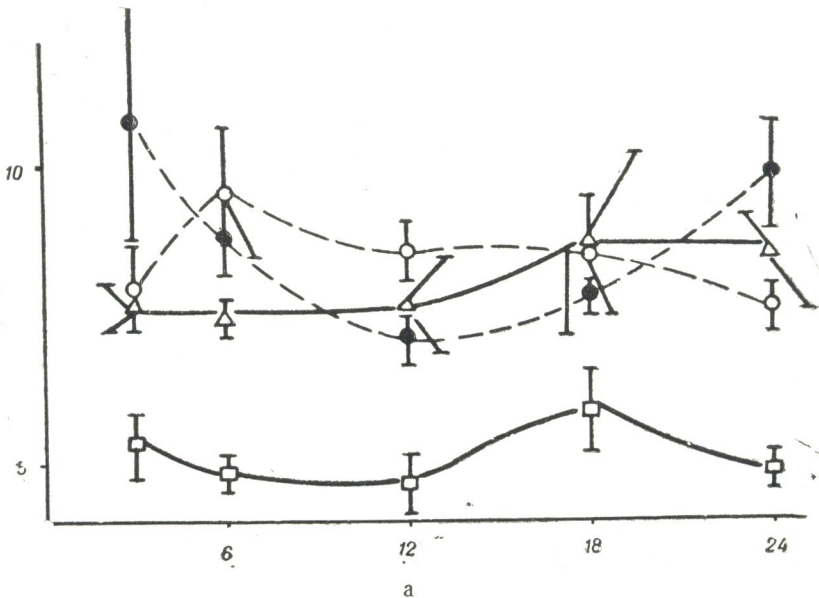
В

Рис. 1. Изменение митотического индекса в сердце 11-дневного куриного зародыша вследствие введения в него 0,14 М NaCl, экстракта предсердий зрелой курицы и экстракта желудочков зрелой курицы: а—введение 0,02 мл вещества; б—введение 0,03 мл вещества; в—введение 0,05 мл вещества.

· — · — · — контроль; ○ — ○ — введение 0,14 М NaCl; △ — △ — введение экстракта предсердий; □ — □ — введение экстракта желудочков

По оси абсцисс—время после введения соответствующего раствора в часах, по оси ординат—митотический индекс в промиллях

При введении в количестве 0,05 мл экстракт предсердия курицы лишь на 12-й ч опыта вызывает существенное снижение МИ, не влияя



а



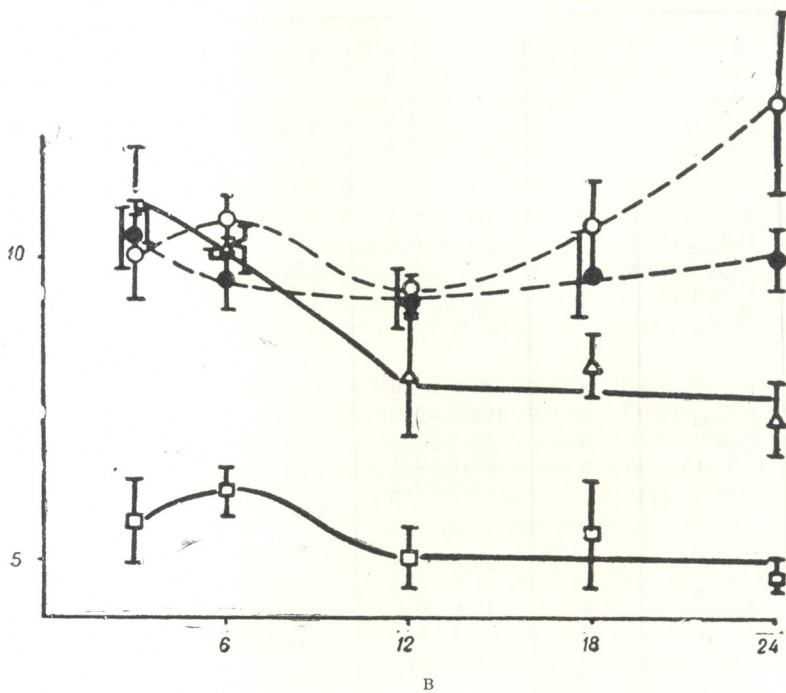
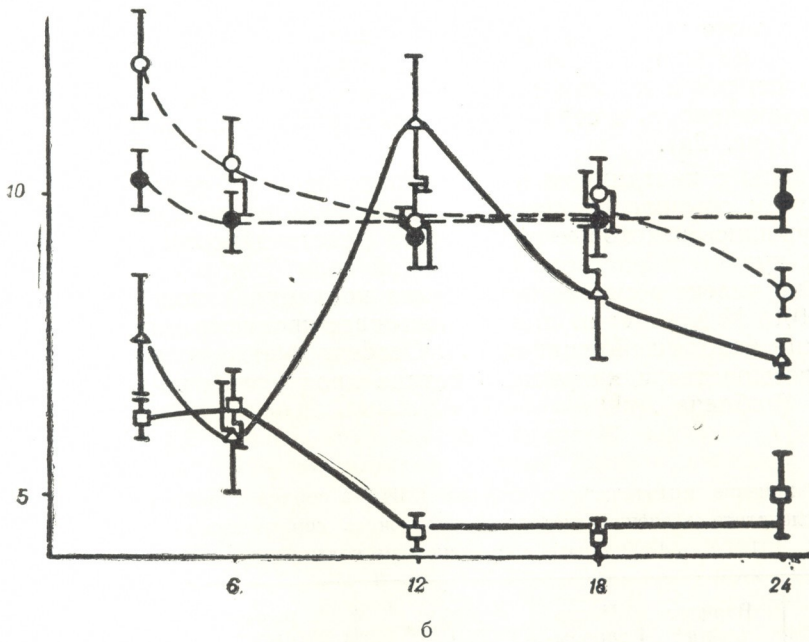


Рис. 2. Изменение митотического индекса в сердце 11-дневного куриного зародыша вследствие введения в него 0,14 М NaCl, экстракта предсердий и желудочков взрослой крысы: а—введение 0,02 мл вещества; б—введение 0,03 мл вещества; в—введение 0,05 мл вещества. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

на эту величину в остальные сроки. Экстракт желудочков курицы и в этом случае вызывает четкое торможение пролиферации клеток сердца куриного зародыша в течение всего опыта (рис. 1в).

Столь же четкое снижение МИ в сердце куриного зародыша дает 0,05 мл экстракта желудочков крысы. Это же количество экстракта предсердий в данном варианте опыта несколько подавляет митотическую активность в сердце куриного зародыша на 18-й и 24-й и введения (рис. 2в).

Опыты с колхицином в целом подтвердили результаты, полученные путем обычного подсчета МИ. Однако при применении колхицина обнаружилось некоторые особенности действия экстрактов желудочков сердца курицы и раствора поваренной соли. Так, подсчет МИ<sub>к</sub> (митотический индекс в случае применения колхицина) показал, что в среде 0,14 М NaCl само по себе повышает пролиферативную активность в сердце зародышей-реципиентов. Особенно четко повышение МИ<sub>к</sub> под влиянием раствора хлористого натрия проявляется во второй половине опыта (таблица).

Т а б л и ц а

Изменение митотического индекса (МИ<sub>к</sub>) в сердце куриного зародыша вследствие введения экстракта желудочков сердца взрослой курицы в опыте с применением колхицина

Срок опыта, ч	Вариант опыта*	Число зародышей	МИ <sub>к</sub> %	Разность НХ—Э	Разность К—НХ и К—Э
3	К	3	20,6±1,9	+5,7 (Недост.)	+1,2 (Недост.)
	НХ <sub>0,02</sub>	3	19,4±6,8		+6,9 (p<0,05)
	Э <sub>0,02</sub>	5	13,7±2,0	+9,4 (p<0,02)	-4,0 (Недост.)
	НХ <sub>0,05</sub>	4	24,0±2,0		+6,0 (p>0,05)
	Э <sub>0,05</sub>	5	14,6±2,5		
6	К	3	20,4±3,3	+5,5 (p>0,05)	-2,4 (Недост.)
	НХ <sub>0,02</sub>	4	22,8±0,4		+3,1 (Недост.)
	Э <sub>0,02</sub>	4	17,3±2,8	+8,5 (p<0,001)	-4,3 (Недост.)
	НХ <sub>0,05</sub>	4	24,7±0,5		+4,2 (Недост.)
	Э <sub>0,05</sub>	4	16,2±0,7		
12	К	4	28,2±3,2	+10 (p<0,05)	-0,3 (Недост.)
	НХ <sub>0,02</sub>	4	28,5±2,8		+9,7 (p<0,05)
	Э <sub>0,02</sub>	4	18,5±2,2	+14 (p<0,01)	-0,5 (Недост.)
	НХ <sub>0,05</sub>	4	28,7±2,5		+14,0 (p<<0,02)
	Э <sub>0,05</sub>	4	14,2±2,2		
18	К	5	25,0±1,0	+28,5 (p<<0,001)	-16 (p<0,001)
	НХ <sub>0,02</sub>	5	41,5±2,8		+12 (p<0,001)
	Э <sub>0,02</sub>	4	13,0±0,6	+28,4 (p<<0,001)	-14,4 (p<0,001)
	НХ <sub>0,05</sub>	4	39,4±1,6		+14,0 (p<0,001)
	Э <sub>0,05</sub>	5	11,0±1,0		
24	К	4	25,8±1,1	+19,8 (p<0,01)	-8,5 (p<0,05)
	НХ <sub>0,02</sub>	4	34,3±3,2		+11,3 (p<0,02)
	Э <sub>0,02</sub>	4	14,5±3,2	+26,9 (p<p,001)	-13,7 (p<0,01)
	НХ <sub>0,05</sub>	5	39,5±2,9		+13,2 (p<0,001)
	Э <sub>0,05</sub>	4	12,6±0,7		

\* К—контроль; НХ<sub>0,02</sub>—введение 0,02 мл 0,14 М NaCl. НХ<sub>0,05</sub>—введение 0,05 мл 0,14 М NaCl; Э<sub>0,02</sub>—введение 0,02 мл экстракта желудочков; Э<sub>0,05</sub>—введение 0,05 мл экстракта желудочков

В опытах с колхицином в достаточной мере проявилась зависимость действия экстракта от его количества. С самого начала опыта понижение  $MI_k$  в случае введения в зародыш 0,05 мл экстракта выражено сильнее, чем при воздействии 0,02 мл экстракта (таблица).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты подтверждают предположение о существовании в сердце взрослых птиц и млекопитающих веществ, принимающих участие в сохранении митотического гомеостаза внутри ткани. Нам удалось обнаружить в ткани сердца лишь рост-тормозящее вещество, относящееся, по-видимому, к кейлонам [13, 14]. Рост-тормозящий фактор неравномерно распределен в ткани сердца. Его содержание в желудочках значительно выше, чем в предсердиях. Действительно, экстракт предсердий, если и понижает митотический индекс, то лишь в некоторые сроки опыта. По всей вероятности, экстракт содержит различные кейлоны, действующие на разные фазы клеточного цикла [3]. Тормозящее действие экстракта на митотическую активность проявляется уже на 3-й ч после введения, что свидетельствует о том, что рост-тормозящий фактор экстракта вызывает задержку клеток в фазе  $G_2$  цикла, как это наблюдалось в некоторых других случаях [22, 30]. Подавление пролиферации клеток сердца куриных зародышей через более длительное время после введения экстракта желудочка свидетельствует о действии соответствующих факторов и на другие фазы клеточного цикла. Более того, в поздние сроки опыта рост-тормозящее действие экстракта желудочков выражено значительно более четко.

Хотя в большей части опытов нам не удалось наблюдать скольнибудь четкую корреляцию между количеством и действием экстракта, подобная корреляция была замечена в опытах с колхицином, в которых 0,05 мл экстракта желудочков сердца курицы неизменно давали более значительный эффект, чем 0,02 мл того же экстракта. Несколько более слабое действие экстракта желудочков сердца как курицы, так и крысы, при его введении в количестве 0,03 мл в настоящее время не находит объяснений и требует дальнейших исследований.

Действие обнаруженного нами фактора (или группы факторов) не проявляет видовой специфичности, что характерно для всех известных кейлонов.

Интересно, что хлористый натрий сам по себе вызывает оживление пролиферации клеток сердца куриного зародыша. Поскольку особенно явно действие хлористого натрия проявляется на 18-й ч после введения, надо полагать, что основным местом приложения его действия является  $G_1$  и S фазы клеточного цикла. Однако следует учесть и то, что почти во всех случаях раствор NaCl вызывает увеличение средних значений  $MI_k$  (см. таблицу). Это позволяет предположить, что недостоверность различий, полученных в некоторые сроки опыта, скорее представляет собой следствие технических погрешностей, чем фактического положения вещей.

Проведенные исследования дают основание считать, что неравномерное распределение рост-тормозящего фактора (факторов) по отделам сердца птиц и млекопитающих может служить одной из причин неодинаковых пролиферативных возможностей миоцитов желудочков и предсердий.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Г а л а н к и н В. Н. В кн.: Возрастные закономерности регенерации и клеточного деления, «Наука», М., 1974, 10—15.
2. Г а л а н к и н В. Н. Арх. патол., 37, 34—44, 1975.

3. Окулов В. Б., Кейтлинский С. А. Цитология, 17, 1294—1299, 1975.
4. Полежаев Л. В., Ахабадзе Л. В., Музлаева Н. А., Явич М. П. Стимуляция регенерации мышцы сердца, «Наука», М., 1965.
5. Румянцев П. П. Тр. VII Всесоюзн. съезда анат., гистол. и эмбриол. Тбилиси, 1969, 335—337.
6. Румянцев П. П. Арх. анат., гистол., эмбрыол., 62, 115—121, 1972.
7. Румянцев П. П. Кровообращение, 5, 27—41, 1972.
8. Румянцев П. П. В кн.: Регуляторные механизмы регенерации, «Медицина», М., 1973, 35—50.
9. Румянцев П. П., Алехина Г. А., Меерсон Ф. З. Цитология, 9, 311—317, 1967.
10. Румянцев П. П., Миракян В. О. Цитология, 10, 1276—1285, 1968.
11. Туманишвили Г. Д. Некоторые вопросы регуляции роста живых тканей, «Медицина», Тбилиси, 1965.
12. Ходжаева Д. Ю. Кардиология, 14, 94—98, 1974.
13. Bullough W. S. The evolution of differentiation, Acad. Press, New York and London, 1967.
14. Bullough W. S., Laurence E. B. In: Control of cellular growth in adult organisms, Ed. H. Teir and T. Rytömaa, Acad. Press, London and New York, 28—40, 1967.
15. Edwards J. L., Klein R. E. Am. J. Pathol, 38, 437—451, 1961.
16. Eigsti D. H., Dustin P. Colchicine in agriculture, medicine, biology and chemistry, Ames (Iowa), 1955.
17. Forssman W. G., Giaradia L. J. Cell Biol., 44, 1—19, 1970.
18. Jamieson J. D., Palade G. E. J. Cell Biol., 23, 151—172, 1964.
19. Jungqvist A., Urge G. Acta pathol. microbiol. Scand., Section A, 81, 233—240, 1973.
20. Mandache E., Urge G., Appelgren L. E., Jungqvist A. Virchows arch., Abt. B. 12, 112—122, 1973.
21. McNutt N. S., Fawcett D. W. J. Cell. Biol., 42, 46—67, 1969.
22. Menzies R. A., Kerrigan J. M. Exptl. Cell Res., 86, 430—433, 1974.
23. Norman J. D., Foster M. A. Fed. Proc., 22, 194, 1963.
24. Petersen R. O., Baserga R. Exptl. Cell Res., 40, 340—352, 1965.
25. Romyantsev P. P. Experientia, 26, 773—774, 1970.
26. Romyantsev P. P. Virchows arch., Abt. B., 15, 355—385, 1974.
27. Thomas R. A., Ruleier, Berner R. N. J. Mol. Cell cardiol., 7, 115—123, 1975.
28. Walker B. E., Adrian E. K. Cardiologia, 49, 319—328, 1966.
29. Zak R. Circulation Res., 35, suppl. II, 17—26, 1974.
30. Yamaguchi T., Hiroba T., Kinjo Y., Manaka K. Exptl. Cell Res. 89, 247—254, 1974.

## მოზრდილი ქათმისა და ვირთავის გულის ქსოვილის ზრდის რეგულირებადი ფაქტორები (კეილონები)

რ. ლეშავა, ბ. თუშანიშვილი, ლ. გოგასძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ა. ნათიშვილის სახელობის  
ექსპერიმენტული მორფოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ქათმის 11-დღიან ჩანასახებში მოზრდილი ქათმის ან ვირთავის გულის პარკუჭის ექსტრაქტის შეყვანა იწვევს ჩანასახის გულის ქსოვილის უჯრედთა პროლიფერაციის შეკავებას. ამავე დროს, წინაგულეების ექსტრაქტი მხოლოდ

ოდნავ აკავებს უჯრედების პროლიფერაციას. ნაგარაუდევია, რომ მოზრდილი ფრინველებისა და ძუძუმწოვარ ცხოველების გულის ქსოვილი შეიცავს ზრდის შემკავებელ ფაქტორს (კეილონს), რომლის მოქმედება სახეობრივ სპეციფიკურობას მოკლებულია. ზრდის შემკავებელი ფაქტორი უპირატესად პარკუჭებშია ლოკალიზებული.

## GROWTH INHIBITING FACTORS (CALONES) IN THE HEART TISSUE OF ADULT HENS AND RATS

R. A. LEZHAVA, G. D. TUMANISHVILI, L. A. GOGSADZE

A. N. Natishvili Institute of Experimental Morphology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### Summary

Injection of the extract of ventricles of either hen or rat into 11-day chick embryos inhibits the cell proliferation in the embryo heart tissue. At the same time under the action of auricle extract cell divisions only slightly decrease. It is assumed, that tissue of mammalian and avian heart contains growth inhibiting factors (calone). The action of the factor is not species-specific. The growth factor is mainly located in the ventricles.

УДК 577.153.3

БИОХИМИЯ

## УЧАСТИЕ ЦИКЛИЧЕСКОЙ АМР В ДЕЙСТВИИ НЕЙРОТРАНСМИТТЕРОВ НА $\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ -АТФазу СИНАПТИЧЕСКИХ МЕМБРАН

З. П. Кометиани, Т. Я. Джаришвили, Л. Г. Цакадзе, Д. Г. Микеладзе

*Институт физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 6.10.1976

Циклическая АМР при концентрации, обуславливающей резкое увеличение фосфорилирования мембранных белков, не влияет на чувствительную к нейротрансмиттерам  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность фракции синаптических мембран. Экзогенная протеинкиназа увеличивает активность  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы и  $\text{Mg}^{++}$ -АТФазы, независимо от действия нейротрансмиттеров. Делается вывод, что в эффекте нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу не участвуют процессы, зависящие от циклической АРМ.

$\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазная система, локализованная в возбудимых мембранах, чувствительна к нейротрансмиттерам [1—4]. Этот эффект отчетливо проявляется в фракциях синаптических мембран, что указывает на новую роль  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы в синаптической передаче. Поэтому, расшифровка механизма действия нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу приобретает немаловажное значение. Существует предположение, что этот эффект может осуществляться посредством процессов, зависящих от циклических нуклеотидов (цАМР и цГМР) [6]. Однако некоторые данные противоречат этой гипотезе [4]. В данной работе предпринята попытка выяснить роль цАМР зависимой протеинкиназы в эффекте нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу мембран синаптосомального происхождения.

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По ранее описанной методике [3, 4] фракцию грубых митохондрий головного мозга крыс подвергали осмотическому шоку и получали субфракцию синаптических мембран между слоями 0,8—1,8 М сахарозы. Частично очищенные препараты протеинкиназы были получены из супернатанта после осаждения микросом и супернатанта и после осаждения синаптических мембран [7, 8]. Препараты протеинкиназы диализовали в трис-НСI буфере (рН 7,4) при температуре 4°C в течение 12 часов. Препараты, полученные из разных источников, мало отличались по активности и по изучаемому эффекту. Активность протеинкиназы, определяемая по методу Миджамото [6], была порядка

4050 *ед/мг* белка. В стандартных условиях определения  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы препараты протеинкиназы обладали оубаиннечувствительной АТФазной активностью ( $0,86 \pm 0,07$  *мкмоль Рн/час, мг* белка). Эта активность была соизмерима со стандартным отклонением АТФазной активности синаптических мембран, и, следовательно, не учитывалась при расчетах  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности.

Количественное содержание белка и АТФазную активность измеряли по ранее описанной методике [3]. Использовалась стандартная реакционная среда, содержащая 105 *мМ*  $\text{NaCl}$ , 20 *мМ*  $\text{KCl}$ , 2,5 *мМ*  $\text{MgCl}_2$ , 2,5 *мМ* АТФ и 25 *мМ* трис- $\text{HCl}$  (рН 7,8). Активность  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы определяли используя 0,2 *мМ* оубаин. До добавления АТФ среду преинкубировали 10 *мин* при 37°C. Все данные обработаны статистически, с использованием распределения Стьюдента. Число параллельных опытов составляло 4—6.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По Грингарду [6] участие цАМР в эффекте нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу включает следующую последовательность реакций: нейротрансмиттер через соответствующий рецептор активирует аденилциклазу; образовавшийся цАМР активирует протеинкиназу, которая со своей стороны фосфорилирует мембранные белки; фосфорилирование же этих компонентов влияет на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность. Эта гипотеза основывается на том факте, что субстрат протеинкиназы был найден в микросомальных и синаптосомальных мембранах, обладающих также  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активностью [5, 6]. Из этой схемы следует, что если  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФаза чувствительна к нейротрансмиттерам, то ее активность должна также изменяться при воздействии цАМР. Эффективной концентрацией цАМР нужно считать  $10^{-6}$  М, обуславливающей почти двукратное увеличение фосфорилирования мембранных белков. Однако, как сообщалось ранее [4], цАМР при данной концентрации не вызывала достоверное изменение  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности микросом головного мозга крыс.

Аналогично, цАМР при концентрации  $10^{-5}$  и  $10^{-4}$  М не изменяет достоверно  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность фракции синаптических мембран, тогда как  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФаза подвергается воздействию норэпинефрина (табл. 1). Данные, приведенные в табл. 1, являются веским доказательством того, что в механизме воздействия норэпинефрина на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу синаптических мембран не участвует цАМР-зависимая эндогенная протеинкиназа. По-видимому, этот вывод распространяется и на другие нейротрансмиттеры, так как  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазная активность этой фракции изменяется при добавлении других нейротрансмиттеров [2—4].

Нужно отметить, что несмотря на отсутствие экзогенной протеинкиназы,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазная активность изменяется при воздействии нейротрансмиттеров. Следовательно, исключается участие цАМР зави-

симой экзогенной протеинкиназы в эффекте нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу.

Однако, как видно из рис. 1, добавление экзогенной протеинкиназы в реакционную среду в присутствии 0,13 мМ цАМР достоверно увели-

Т а б л и ц а 1  
Влияние цАМР на АТФазную активность синаптических мембран

Реакционная среда	Активность, мкмоль P/мг, белок, час	
	$\text{Mg}^{++}$ -АТФаза	$\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ -АТФаза
—	$21,3 \pm 0,5$	$30,43 \pm 0,79$
+0,01 мМ цАМР	$21,2 \pm 0,5$	$29,07 \pm 0,57$
+0,1 мМ цАМР	$21,9 \pm 0,2$	$31,45 \pm 1,02$
+1 мМ норэпинефрин	$21,0 \pm 0,6$	$19,73 \pm 0,57$
+1 мМ норэпинефрин +0,1 мМ цАМР	$20,08 \pm 0,2$	$19,62 \pm 0,59$

чивает  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную и  $\text{Mg}^{++}$ -АТФазную активность, синаптических мембран. Были использованы препараты протеинкиназы, полученные из двух источников, однако по эффективности они оказались

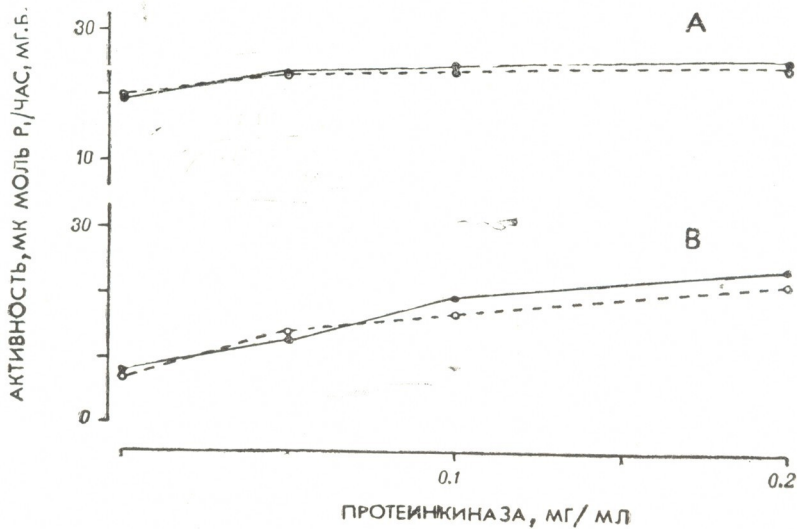


Рис. 1. Зависимость  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной (А) и  $\text{Mg}^{++}$ -АТФазной (В) активностей фракции синаптических мембран от экзогенной протеинкиназы. Протеинкиназа получена из супернатанта микросом (сплошная линия) и из супернатанта синапсом после осмотического шока (прерывистая линия). Реакционная среда содержала 0,13 мМ цАМР

одинаковыми. Отсутствие различия в действии протеинкиназ различного происхождения наблюдалось во всех других экспериментах. С увеличением содержания протеинкиназы монотонно увеличивается АТФазная активность. Насыщение наступает при концентрации 0,1—0,2 мг/мл.



Наличие цАМР не обязательно для воздействия протеинкиназы на АТФазную активность, так как в отсутствии цАМР протеинкиназа также активирует АТФазы синаптических мембран (рис. 2 и 3). Однако в отсутствии цАМР активирующий эффект протеинкиназы на  $Mg^{++}$ -АТФазу уменьшается, а на  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазу увеличивается. Эти изменения настолько незначительны, что в нашем случае нельзя говорить достоверно о существовании цАМР активируемой экзогенной протеинкиназы. На рис. 1 и 2 также показано, что добавление в реакционную среду 0,4 мМ ЭГТА (этиленгликольтетрауксусная кислота) незначительно уменьшает активирующий эффект протеинкиназы на  $Mg^{++}$ -АТФазу и полностью снимает эффект на  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазу.

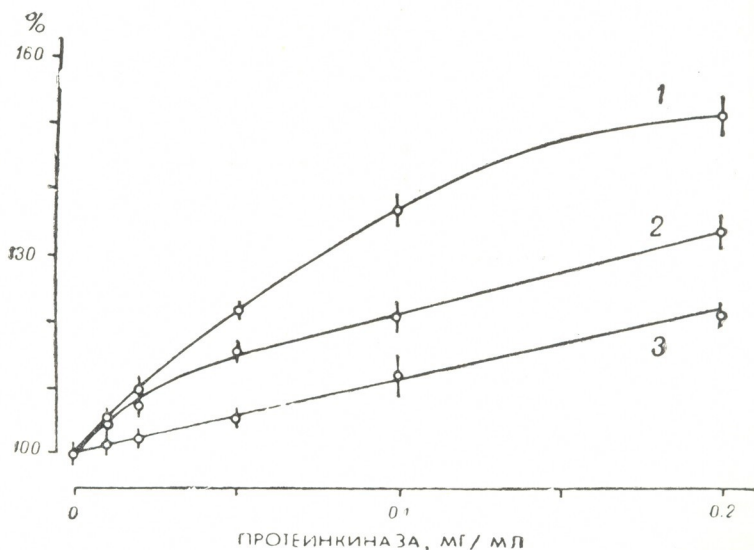


Рис. 2. Изменение  $Mg^{++}$ -АТФазной активности от концентрации экзогенной протеинкиназы, полученной из супернатанта микросом. Изменение активности выражено в % при наличии 0,13 мМ цАМР (кривая 1) и 0,4 мМ ЭГТА (кривая 3). Контроль — кривая 2

Этот факт имеет особое значение. Во-первых, в определенных условиях ЭГТА также снимает эффект нейротрансмиттеров на  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазу. Во-вторых, действие ЭГТА трудно объяснить связыванием свободных ионов кальция. Ионы Са являются ингибитором для  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазы и при их связывании нужно всегда ожидать увеличение, а не уменьшение  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазной активности.

Таким образом, исходя из вышесказанного, можно считать, что фосфорилирование мембранных белков может влиять на  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазную систему. Этот вывод подтверждается литературными данными [5, 6], из которых следует, что в синаптических мембранах, наряду с  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТФазой, локализован специфический субстрат, который может фосфорилироваться эндогенной и экзогенной протеинкиназой. Однако необходимо отметить два важных вывода, выдвинутые этими авторами. Во-первых, продукты цАМР зависимого фосфорилирования не были чувствительны к гидроксиламину и, во-вторых, уровень цАМР стимулируемого фосфорилирования мембранных белков не

влиял на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность. Эти данные и факт незаметного влияния цАМР на активационный эффект протеинкиназы на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу (рис. 2 и 3) указывает на то, что цАМР зависимое фосфорилирование может не оказывать влияния на работу  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной системы.

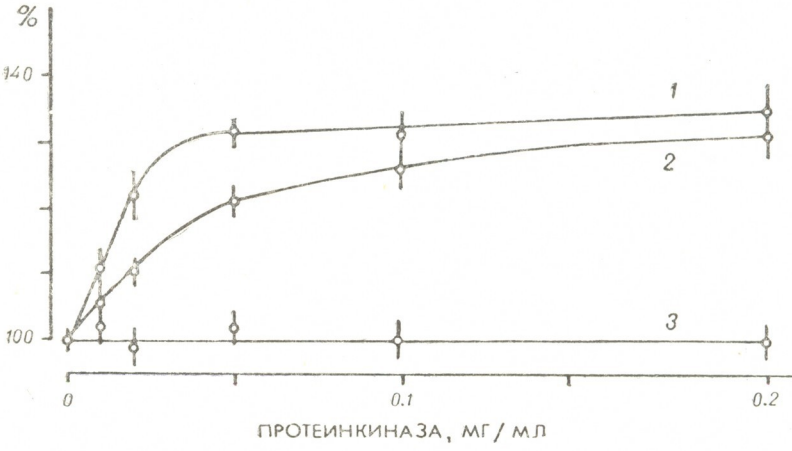


Рис. 3. Изменения  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности от концентрации экзогенной протеинкиназы. Изменение активности выражено в % при наличии 0,13 мМ цАМР (кривая 2) и 0,4 мМ ЭГТА (кривая — 3). Контроль — кривая 1

Действие нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу имеет сложный характер [2, 4]. При больших концентрациях нейротрансмиттеры ингибируют  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу, а при малых — активируют. Исключения составляет  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы некоторых субсинаптических фракций, ингибируемые малыми концентрациями ацетилхолина. Поэтому эффект нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу синаптических мембран нужно характеризовать двумя концентрациями нейротрансмиттера, низкой и высокой.

Основываясь на ранее опубликованных данных [2, 3, 4], для полной характеристики эффекта нейротрансмиттеров были выбраны следующие концентрации (мМ): для ацетилхолина 0,5 и 5, 5-гидрокситриптамина — 0,3 и 3 и норэпинефрина — 0,05 и 1. Нейротрансмиттеры данных концентраций вызывали изменения  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности синаптических мембран. Эти данные в табл. 2 выражены в виде процентных изменений. Добавление 0,05 мг/мл протеинкиназы в реакционную среду достоверно не изменяло эффекты нейротрансмиттеров. Аналогично, наличие нейротрансмиттеров в реакционной среде не влияло на увеличение  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности, обусловленное действием протеинкиназы. Протеинкиназа (0,05 мг/мл) увеличивала  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность на  $16 \pm 2\%$ . Добавление нейротрансмиттеров также не вызывало достоверного изменения этой величины. Нужно отметить, что нами были повторены эти эксперименты в присутствии 0,1 мМ цАМР и достоверного изменения результатов мы не наблюдали.

Таким образом, с одной стороны,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазная активность изменяется под воздействием нейротрансмиттеров и экзогенной протеинкиназы, а с другой — имеют место два факта: цАМР вызывает резкое возрастание степени фосфорилирования мембранных белков, но не влияет на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность этих же мембран; экзогенная протеинкиназа и нейротрансмиттеры действуют на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу независимо друг от друга, т. е. наличие одного из них не влияет на величину воздействия другого.

Таблица 2  
Влияние экзогенной протеинкиназы на эффект нейротрансмиттеров на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу синаптических мембран\*

Реакционная среда	$\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ -АТФазная активность в %					
	+ Ацетилхолин		+ 5-гидрокситриптамин		+ норэпинефрин	
	0,5 мМ	5 мМ	0,3 мМ	3 мМ	0,05 мМ	1 мМ
Контроль	86,64±1,20	69,63±3,74	106,2±2,2	49,73±2,51	116,5±3,25	66,4±3,4
+0,05 мг/мл протеинкиназа	83,74±1,31	74,45±3,44	103,2±1,8	53,88±2,33	110,1±3,75	65,4±2,3
Достоверность различия	P>0,10	P>0,10	P>0,10	P>0,10	P>0,10	P>0,10

\* За 100% принята величина  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазной активности в отсутствие нейротрансмиттеров независимо от наличия протеинкиназы, количество параллельных опытов—6.

Исходя из вышесказанного, можно заключить:

1) цАМР зависимые процессы не участвуют в механизме воздействия нейротрансмиттеров (ацетилхолин, норэпинефрин, 5-гидрокситриптамин и дофамин) на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазу нативных синаптических мембран.

2) Экзогенная протеинкиназа действует на  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазную активность, однако этот эффект не взаимосвязан с эффектом нейротрансмиттеров.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Джариашвили Т. Я., Кометиани З. П. Изв. АН ГССР, сер. биол., **1**, 504—507, 1975.
2. Кометиани З. П. Вопросы биохимии нервной и мышечной систем, «Мецниереба», Тбилиси, 1975, 1039—1046.
3. Кометиани З. П., Джариашвили Т. Я., Цакадзе Л. Г. Биохимия, **40**, 1039—1046, 1075.
4. Кометиани З. П., Джариашвили Т. Я. Изв. АН ГССР, сер. биол., **1**, 190—196, 1975.
5. Down F., Schwartz A. J. Mol. Cell. Cardiology, **7**, 483—497, 1975.
6. Greengard P. Nature, **260**, 101—108, 1976.
7. Johnson E. M., Маeno H., Greengard P. J. Biol. Chem., **246**, 7731—7748, 1971.
8. Migamoto E., Куо J. F., Greengard P. J. Biol. Chem., **244**, 6395—7005, 1969.
5. Серия биологическая, т. 3, № 5

ციკლიური ამფ-ის მონაწილეობა სინაფსური მემბრანების  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ატფაზაზე ნეიროტრანსმიტერების მოქმედებაში

ზ. კომეთიანი, თ. ჯარიანვილი, ლ. წაქაძე, დ. მიქელაძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

$10^{-4}$ — $10^{-5}$  M ციკლიური ამფ არ ახდენს გავლენას სინაფსური მემბრანის ნეიროტრანსმიტერების მიმართ მგრძნობიარე  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ატფაზის აქტივობაზე. ეგზოგენური პროტეინკინაზა ზრდის  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ატფაზის და  $\text{Mg}^{++}$ -ატფაზის აქტივობას ნეიროტრანსმიტერების მოქმედებისაგან დამოუკიდებლად. ცდების შედეგად დავასკვნით, რომ ნეიროტრანსმიტერების ეფექტი  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ატფაზის მიმართ ხარაა განპირობებული ციკლიური ამფ-ისაგან დამოკიდებული პროცესებით.

## PARTICIPATION OF CYCLIC AMP IN EFFECTS OF NEUROTRANSMITTERS ON SYNAPTIC MEMBRANE $\text{Na}^+$ , $\text{K}^+$ -ATPase

Z. P. KOMETIANI, T. J. JARIASHVILI, L. G. TSAKADZE, D. G. MIKELADZE

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

$10^{-4}$  —  $10^{-5}$  M cyclic AMP has no effect on the synaptic membrane  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase activity, which is sensitive to neurotransmitters. Independent of the effect of neurotransmitters, exogenous protein kinase increases  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase and  $\text{Mg}^{++}$ -ATPase activities. It is concluded that the effect of neurotransmitters on synaptic membrane  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase is not due to cyclic AMP dependent processes.

УДК 581.9+576.312.37:582.675(479)

БОТАНИКА

## ХОРОЛОГИЯ И КАРИОТИП ВИДА *ACONITELLA HOHENACKERI* (BOISS.) SOJAK

Р. И. Гагнидзе, О. И. Захарьева

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград

Поступила в редакцию 24.1.1977

Рассматривается хорология вида переднеазиатского элемента кавказской флоры—*Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják [=*Aconitopsis hohenackeri* (Boiss.) Kem.—Nath.], распространенного в фитохорионах Южного Закавказья, Северной Анатолии и Северного Ирана: Эрзушетский, Триалетский округа Восточнокавказской провинции; Анатолийская и Атропатенская подпровинции Иранской провинции, Гирканская провинция. Впервые изучен карิโอтип данного вида. По числу хромосом ( $2n=12$ ) и их морфологии *Aconitella hohenackeri* существенно отличается от близкородственных с ним представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitum* L., *Delphinium* L. Высказывается предположение о происхождении рода *Aconitella* Spach [=*Aconitopsis* Kem.—Nath.].

Название *Aconitella* Spach считается приоритетным для переднеазиатского рода *Aconitopsis* Kem.—Nath. [19]. Род *Aconitopsis* был выделен Л. М. Кемулариа-Натадзе [6] из р. *Consolida* (DC.) S. F. Gray. Ею подробно описаны характерные морфологические признаки р. *Aconitopsis*, выяснено его систематическое положение и происхождение, уточнены видовой состав и географическое распространение, экология видов. Основой для установления данного рода послужили виды р. *Consolida* с улиткообразно-закрученным шпорцем и шлемовидным верхним непарным чашелистиком. По исследованиям Л. М. Кемулариа-Натадзе [6, 7], р. *Aconitopsis* насчитывает в своем составе 8 видов и, с одной стороны, совмещает некоторые признаки родов *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*, с другой—отличается от них рядом внешнеморфологических признаков, экологией и ареалом распространения.

Род *Aconitopsis* особенно близок к роду *Consolida* «лепестковидно окрашенным, развитым сростнолистным нектарником, гинецеем, состоящим из одного плодолистика, отсутствием стаминодиев и однолетними представителями». Однако хорошо отличается от него «шлемовидным чашелистиком, пятилопастным шлемовидным, вверх стоячим, двугубым нектарником, на верхушке улиткообразно-завороченным шпорцем» [6].

Самостоятельность р. *Aconitopsis* была принята кавказскими исследователями и до настоящего времени в специальной ботанической литературе

данный род приводился под названием *Aconitopsis*. Сообщение о правомочности названия *Aconitella*, предложенного Спашем [20], который обосновал свой род только на одном виде — *Delphinium aconiti* L., впервые появилось в Index Kewensis (XIII:2) лишь в 1966 году [19]. В 1969 году, как уже было отмечено выше, чешский номенклатурист Сойяк [19] напомнил о забытом, правильном названии этого рода и к восьми видам, приводимым Л. М. Кемулариа-Натадзе, добавил еще две новые номенклатурные комбинации.

Род *Aconitella* является переднеазиатским, (Передняя Азия нами понимается по Арманд, Добрынину, Ефремову и др. [1], исключая хребты Малого Кавказа [3]), распространенным от Балканского полуострова до Центральной Азии (рис. 1).

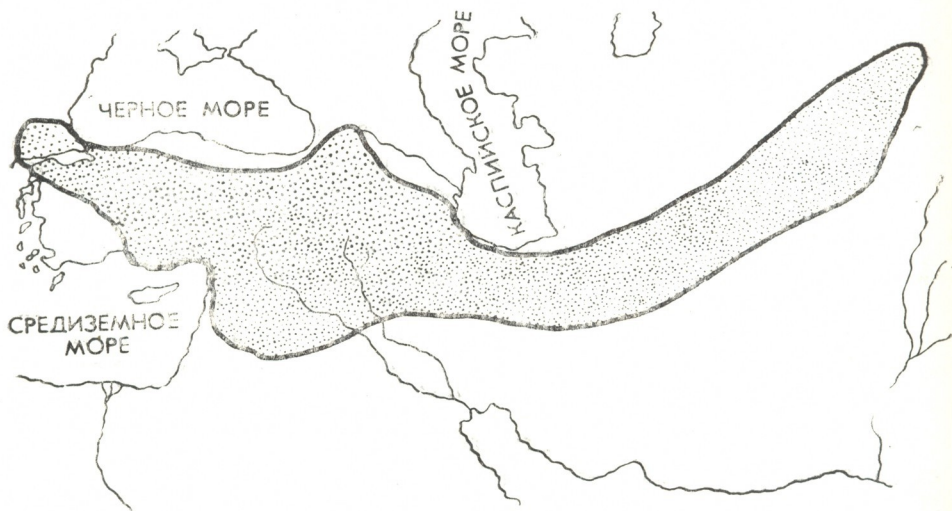


Рис. 1. Общий ареал рода *Aconitella* Spach (= *Aconitopsis* Kem.—Nath.)

Род насчитывает 10 видов. На территории Советского Союза произрастают 2 вида—*Aconitella barbata* (Bunge) Soják, *A. hohenackeri* (Boiss.) Soják.

На Кавказе встречается лишь один—*Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják, 1969, in Folia Geobot. Phytotax., 4.4: 448.—*Delphinium hohenackeri* Boiss., 1867, Fl. Or., 1:85; N. Busch, 1901—1903, Fl. cauc. crit., 3,3:39; Chowdhuri, Davis, Hossain, 1958, in Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 22,4:415.—*Consolida hohenackeri* (Boiss.) Grossh., 1930, Фл. Кавк., 1-ое изд., 2:101; Davis, 1965, Fl. Turkey, 1:124; Munz, 1967, in Journ. Arn. Arbor., 48,2:169.—*Aconitopsis hohenackeri* (Boiss.) Kem.—Nath., в Тр. Тбил. бот. инст., 7:127; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк., 2-ое изд., 4:23.

Ареал *Aconitella hohenackeri* охватывает фитохорионы Северной Анатолии, Южного Закавказья и Северного Ирана: Анатолийскую и Атропатенскую подпровинции Армено-Иранской [9] или Иранской [2, 3] провинции; Эрзушетский, Триалетский округа Восточнокавказской провинции; Гирканскую провинцию, (рис. 2). Произрастает на сухих каменистых и щебнистых экотопах в нагорноксерофильной расти-

тельности и полупустыне на высотах 800—1900 м н. у. м. [4, 6, 7, 12, 13, 14, 18].

Кариологически р. *Aconitella* до настоящего времени почти не изучен. О. И. Захарьева и И. Б. Астанова [5] установили число хромосом  $2n=16$  у центральноазиатского вида *Aconitella barbata* из Южного Таджикистана с хребта Арук-Тау. Этот вид приводился авторами под названием *Delphinium barbatum* Bunge.



Рис. 2. Ареал-картограмма вида *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják (= *Aconitopsis hohenackeri*) (Boiss.) Kem.—Nath.) по Davis, 1965; Гроссгейму, 1950 с дополнениями

Кариотип вида *A. hohenackeri* впервые изучен нами на кавказском материале. Семена для исследования кариотипа были собраны в 1973 году в Южной Грузии во время флористической экспедиции Института ботаники АН ГССР (Месхети, Накалакеви, Абано, 8.VIII.1973, Гагнидзе; Месхети, Аспиндза, окр. Саро, сухие склоны, 9.VIII.1973, Гагнидзе) (ТБИ).

***Aconitella hohenackeri*** (Boiss.) Soják  $2n=12$ . № 186. Transcaucasia australis. Meschethi, Nakalakevi, Abano. 8.VIII. 1973, Gagnidze. № 187. Meschethi, Aspindza. In vicinitate Saro, in decliv. siccis. 9.VIII. 1973. Gagnidze (ТБИ). Areadiagnosis: AS. ANTER: *transcauc. austr-as. min-atrop*;  $m^2$ ,  $m^3$  (800—1800), 1, HDesrt, semiar m.  $k_2$ .

Условные обозначения, примененные в ареалдиагнозе:

AS. ANTER—переднеазиатский географический элемент;

*transcauc. austr-as. min-atrop*—к ж-окавказско-малсазийско-атрогатенская группа ареалов;

$m^2$ ,  $m^3$ —средне- и верхнегорный высотные пояса растительности;

—россыпи; осыпи;

НDesgt — полупустыня;

*semiar* т.  $k_2$  = семиаридный меридионально-континентальный отдел типов ареалов по экологической шкале Мейзеля и др. [17], Йегера [15].

Кариологическое изучение проведено на метафазных пластинках из кончиков корней молодых проростков, выращенных в горшках с землей в оранжерее. Обычной цитологической методикой приготавливались «давленные» препараты (с предварительной обработкой 0,25% -ным водным раствором колхицина в течение 2-х часов, фиксацией по Батталия 5:1:1 и окраской по Фельгену).



Рис. 3. Микрофотография метафазной пластинки и соматические хромосомы *Aconitella hohenackeri* (Boiss). Soják

Измерения хромосом проведены на микрофотографиях выбранных 10-ти метафазных пластинок с примерно одинаковой степенью спирализации (рис. 3). Результаты измерений представлены на табл. 1; на их основании построена идиограмма кариотипа (рис. 4).

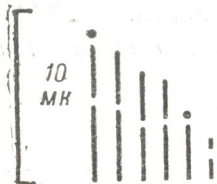


Рис. 4. Идиограмма кариотипа *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják

Соматическое число хромосом  $2n=12$ ,  $x=6$ .

Кариотип *A. hohenackeri* характеризуется шестью парами хромосом. I пара — самые длинные субметацентрические, почти равнопле-



чие хромосомы с маленьким спутником на коротком плече; II, III, и IV пары — субметацентрические, почти равноплечие хромосомы, постепенно убывающие по длине; V пара — телоцентрические спутничные хромосомы среднего размера; VI — самые маленькие акроцентрические хромосомы (по своим параметрам и центромерному индексу эти хромосомы находятся на границе между субмета- и акроцентрическими хромосомами, однако по степени асимметрии в сравнении с I, II, III и IV парами мы относим их к акроцентрическим). Суммарная длина всех хромосом диплоидного набора — 27,6 мк.

Таблица 1  
Параметры кариотипа *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják

Пары хромосом	Длина хромосом в мк			Центромерный индекс	Положение центромеры
	короткое плечо	длинное плечо	общая $\pm n$		
I	2,89	4,03	6,92 $\pm$ 0,16	41,7	sm, sat
II	2,77	3,57	6,34 $\pm$ 0,15	43,6	sm
III	2,38	2,83	5,21 $\pm$ 0,12	45,6	sm
IV	2,24	2,55	4,79 $\pm$ 0,10	46,7	sm
V	0	2,69	2,69 $\pm$ 0,12	—	t, sat
VI	0,45	1,23	1,68 $\pm$ 0,14	26,7	st

Установленное нами число хромосом  $2n=12$ ,  $x=6$  является новым: до сих пор оно не было отмечено ни для одного из близкородственных родов *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*, для которых характерно  $2n=16,32$ ,  $x=8$ . В отношении *Aconitella barbata* с  $2n=16$  следует отметить, что, как указывает Л. М. Кемулариа-Натадзе [6, 7] и Соják [19], по своим внешне-морфологическим признакам (таким, как непарный гягичленный, шлемовидный околоцветник, двугубый, пятилопастной, не улиткообразно-закрученный, а со слабо изогнутым шпорцем нектарник) этот вид занимает промежуточное положение между родами *Aconitella* (*-Aconitopsis*) и *Consolida*; все кариологически изученные виды последнего рода также имеют  $2n=16$ . Пока не известны хромосомные числа у остальных видов р. *Aconitella*; нельзя полностью исключить возможность образования видов данного рода на базе двух основных чисел  $x=6$  и  $x=8$ , как это нередко встречается у других растений.

По соотношению размеров и степени асимметрии хромосом, исследованный вид существенно отличается от представителей вышеперечисленных родов. Сравнение его кариотипа с идиограммами кариотипов, приведенных в работах Г. А. Левитского [8] для родов *Delphinium* и *Aconitum*, Луиса с соавторами [16] для р. *Delphinium* и В. И. Трифоновой [10, 11] для р. *Consolida*, показывает, что в то время как диплоидные представители этих родов, обладающих в общем довольно сходными кариотипами, имеют в наборе только две пары самых крупных мета- или субметацентрических хромосом (остальные хромосомы у них акроцентрические), у *A. hohenackeri* — четыре пары таких хромосом, длина которых постепенно уменьшается от 6,9 до 4,7 мк. В кариотипах этих родов нет телоцентрических спутничных хромосом, таких как V пара у *A. hohenackeri*, хотя похожие на них акроцентрические спутничные хромосомы среднего разме-

ра в количестве одной или двух пар встречается в роде *Consolida* и *Delphinium*. I пара самых длинных хромосом со спутниками у изученного нами вида идентична I-й паре таких же хромосом р. *Consolida*, что указывает на существование определенной связи между этими двумя родами, несмотря на различие в числе хромосом.

О возможном происхождении р. *Aconitella* (= *Aconitopsis*) высказано два предположения: Л. М. Кемулариа-Натадзе [6] считает, что он мог возникнуть из р. *Aconitum* (Sect. *Lycototum*); Сойяк [19] склоняется к тому, что данный род и род *Consolida* возникли параллельно от одного предка, которым была какая-то древняя группа р. *Delphinium*. Кариологическое изучение только одного вида не достаточно для суждения о филогении рода. Но, если принять любую из двух гипотез, то проведенное исследование показывает, что при возникновении этого рода должны были произойти хромосомные перестройки, связанные с уменьшением числа центромер, которые привели к уменьшению основного числа от  $x=8$  до  $x=6$ . Эти перестройки сопровождались изменением морфологии хромосом в сторону увеличения их симметричности. Иное число измененных хромосом должно было способствовать изоляции и обособлению вновь возникшего рода от исходного и других родственных родов.

Для конкретизации этих представлений и выяснения вопросов филогении р. *Aconitella* необходимо его дальнейшее сравнительно-кариологическое изучение в полном объеме.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арманд Д. А., Добрынин Б. Ф., Ефремов Ю. К., Зимин Л. Я., Музаев Э. М., Спрыгина Л. И. Зарубежная Азия. Физическая география. Учебно-пед. изд-во Мин. просвещ. РСФСР, М., 1956.
2. Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа, «Мецниереба», Тбилиси, 1974.
3. Гагнидзе Р. И., Иванишвили М. А. Изв. АН ГССР, сер. биол., 1, 5—6, 373—390, 1975.
4. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, 4, Изд. АН СССР, М.—Л., 1950.
5. Захарьева О. И., Астанова С. Б. ДАН Тадж. ССР, 11, 11, 72—75, 1968.
6. Кемулариа-Натадзе Л. М. Тр. Тбил. бот. ин-та, 7, 115—134, 1939.
7. Кемулариа-Натадзе Л. М. Раналиевые на Кавказе и их таксономия, «Мецниереба», Тбилиси, 1966.
8. Левитский Г. А. Тр. по прикл. бот., генет., селекц., 27, 1, 187—240, 1931.
9. Тахтаджян А. Л. Ан. А. Федоров. Флора Еревана, «Наука», Л., 1972, 7—36.
10. Трифонова В. И. Бот. журн., 58, 4, 505—517, 1973.
11. Трифонова В. И. Бот. журн., 59, 3, 394—398, 1974.
12. Busch N. Flora caucasica critica, 3, 3, 39—47, 1901—1903.
13. Chowdhuri P. K., Davis P. H., Hossain M. Notes Roy. Bot. Gard. Edinb., 22, 4, 403—426, 1958.
14. Davis P. H. Flora of Turkey, I. Univ. Press, Edinburgh, 1965.
15. Jäger E. Feddes Repert., 79, Heft 3—5, 157—335, 1968.
16. Lewis H., Epling C., Mehlquist J. A. L., Wusckoff C. I. Ann. Missouri Bot. Gard., 38, 101—117, 1951.
17. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Gustav Fischer Verlag, Jena, 1965, Text 1.
18. Munz Ph. A. J. Arn. Arbor. Harvard Univ., 48, 2, 159—202, 1967.
19. Soják J. Folia Geobot. Phytotax., 4, 4, 447—449, 1969.
20. Spach M. É. Histoire Naturelle des Végétaux, 7. Librairie Encyclopédique de Robert, Paris, 1839.

## სახეობა *ACONITELLA HOHENACKERI* (BOISS.) SOJAK-ის ხოროლოგია და კარიოტიპი

რ. ბაზნიძე, ო. ზახარიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი  
სსრ კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის ვ. ლ. კომაროვის სახელობის  
ბოტანიკის ინსტიტუტი, ლენინგრადი

რ ე ზ ი უ მ ე

განხილულია სახეობა *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják [= *Aconitopsis hohenackeri* (Boiss.) Kem.—Nath.]-ის ხოროლოგია. იგი წინააზიის ელემენტის სახეობაა და გავრცელებულია სამხრეთ ამიერკავკასიის, ჩრდილოეთ ანატოლიისა და ჩრდილოეთ ირანის ფიტოხორიონებში: აღმოსავლეთ ამიერკავკასიის პროვინციის თრიალეთისა და ერუშეთის ოლქებში: ირანის პროვინციის ანატოლიისა და ატროპატენის ქვეპროვინციებში. პირველადაა შესწავლილი *Aconitella hohenackeri*-ის კარიოტიპი მესხეთის მასალაზე. ქრომოსომთა რიცხვით ( $2n=12$ ) და მორფოლოგიით *A. hohenackeri* მკვეთრად განსხვავდება გვარების *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitum* L., *Delphinium* L. ამ სახეობასთან ახლომონათესავე წარმომადგენლებისაგან. გამოთქმულია მოსაზრება გვარ *Aconitella* Spach (= *Aconitopsis* Kem.—Nath.)-ს წარმოშობის შესახებ. ქრომოსომთა ძირითადი რიცხვის შემცირებით გვარი *Aconitella* გამოცალკევდა სხვა, ახლომონათესავე გვარებისაგან.

## CHOROLOGY AND CARYOTYPE OF SPECIES *ACONITELLA HOHENACKERI* (BOISS.) SOJAK

R. I. GAGNIDZE, O. I. ZAKHARYEVA

Institute of Botany, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR  
The V. L. Komarov Botanical Institute, Academy of Sciences of the USSR, Leningrad

S u m m a r y

Chorology of the Front Asian species *Aconitella hohenackeri* (Boiss.) Soják [= *Aconitopsis hohenackeri* (Boiss.) Kem.—Nath.] is examined. The caryotype of this species has been studied for the first time. According to chromosome number ( $2n=12$ ) and their morphology *Aconitella hohenackeri* essentially differs from the closely related representatives of genera *Consolida* (D. C.) S. F. Gray, *Aconitum* L., *Delphinium* L. Supposition is made as to the origin of the genus *Aconitella* Spach (= *Aconitopsis* Kem.—Nath.).

УДК 561

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

## ОБ ИСТОРИИ ФОРМИРОВАНИЯ БУКОВЫХ ЛЕСОВ КОЛХИДЫ

И. И. Шатилова

*Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 17.6.1976

О происхождении буковых лесов Кавказа имеются многочисленные гипотезы. По мнению одних исследователей очагом их зарождения были смешанные леса нижней полосы гор; по мнению других внедрение бука на Кавказе осуществлялось путем его насаждения на высокогорных участках рельефа.

Накопившийся до настоящего времени палеоботанический материал показал, что формирование буковых лесов можно связать с горообразовательными процессами, имевшими место на Кавказе в плиоцен-плейстоценовое время. В результате возвышения рельефа появились местообитания, условия которых были оптимальными для роста и возобновления буксовых древостоев. Постепенно овладев средней полосой гор, бук выработал новый, нехарактерный для ранних отрезков плиоцена, монодоминантный тип сообщитания, образование которого на территории Колхиды можно приурочить к началу четвертичного времени.

Вопрос о формировании и распространении буковых лесов неоднократно затрагивался исследователями современной растительности Кавказа [12, 1, 16, 17, 13, 14, 2, 7]. Было высказано несколько гипотез: одни более правильные, другие менее, но в основном все были построены на разрозненных палеоботанических данных.

В настоящее время по ископаемым флорам Западной Грузии накопился богатый фактический материал. Возможность послышного анализа разрезов позволила проследить почти непрерывную историю развития флоры и растительности Колхиды на протяжении позднего кайнозоя — времени, когда вся природа Кавказа претерпевала крупные изменения, приведшие в конечном итоге к образованию современных биогеоценозов.

В раннем и среднем плиоцене, по данным И. Ш. Рамишвили [11], в Западной Грузии произрастала богатая и разнообразная растительность. В состав флоры все еще входили термофильные вечнозеленые растения, унаследованные главным образом, от более древних миоценовых и палеогеновых флор, теплоумеренные растения, составлявшие наиболее многочисленную группу флоры, и растения умеренного климата.

Основными растительными сообществами в раннем плиоцене были смешанные леса, в которых не выделялись какие-либо доминирующие породы. Наиболее богатой и разнообразной была растительность понта и ранних отрезков киммерия. В это время еще существовали лавровые леса, потерявшие свое значение самостоятельной формации лишь к концу среднего плиоцена.

Куяльницкая и раннегурийская флора была беднее киммерийской, хотя растительные ценозы все еще сохраняли полидоминантную структуру. По существу это были обедненные дериваты позднекиммерийских лесов, продолжавшие обитать на территории Западной Грузии до конца гурийского времени. Характерной чертой этих группировок было наличие богатого травянисто-папоротникового покрова.

Растительность, аналогичная куяльницкой, сохранялась и в ранние отрезки гурийского века. Изменения произошли, главным образом, к концу этого времени, когда на территории Западной Грузии широко распространились мезофильные олигодоминантные и монодоминантные группировки. Заняв верхнюю и среднюю зоны горных лесов, они вытеснили светлые полидоминантные сообщества, распространение которых ограничилось, главным образом, нижней полосой гор.

На протяжении плиоцена развитие растительности Западной Грузии шло от полидоминантных лесов понта и киммерия к монодоминантным лесам, сформировавшимся к началу чаудинского века. Этот процесс протекал постепенно, на фоне общих палеогеографических изменений, имевших место на Кавказе в конце неогена.

Среди исследователей большие споры вызывает вопрос об уровне горных систем Кавказа в позднем плиоцене. По мнению одной группы геологов в это время происходило разрушение горных сооружений, образовавшихся в ранние отрезки неогена [6, 9, 18]. Другие считают, что такое предположение не подтверждается фактами стратиграфического, морфологического и палеогеографического характера [8]. Как одно из доказательств в пользу высокогорного рельефа Кавказа в позднеплиоценовое время приводятся палеоботанические данные, указывающие на существование хорошо выраженной зональности растительного покрова.

Действительно, если пересмотреть списки позднеплиоценовой флоры, то в ее составе можно увидеть формы совершенно различной экологии, входившие, по-видимому, в состав ассоциаций, произраставших на различных вертикальных уровнях.

Хвойные породы образовывали группировки, занимавшие, главным образом, верхнюю зону гор, а широколиственные — среднюю и нижнюю. Их составляли породы, из которых лишь половина сохранилась на территории Кавказа до наших дней. Широколиственные леса отличались богатым древостоем, основную массу которого образовывали представители ореховых и буковых. Примесь к ним были вечнозеленые формы.

В целом широколиственные леса позднего плиоцена можно охарактеризовать как светлую полидоминантную формацию. В ее состав входили породы, объединявшиеся в ассоциации, облик и структура которых менялась в зависимости от местообитания. Западная Грузия и сейчас отличается большим разнообразием экотопов, обусловленных рельефом, влияющим на распределение растительности не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлениях. Однако, если принять гипотезу о существовании в позднем плиоцене низкого малорасчлененного рельефа, то мозаичность растительного покрова, возможно, была не столь ярко выражена, как ныне. С другой стороны, вероятно, характером рельефа частично можно объяснить отсутствие в позднем плиоцене широколиственных горных лесов, состоявших из одной или двух пород. Они появились на территории Западной Грузии лишь к концу плиоцена, что, по-видимому, было вызвано увеличением воздушной влажности в связи с изменениями в характере рельефа.

В конце плиоцена, по данным большинства исследователей, на Кавказе начались новые орогенетические процессы, превратившие

Большой и Малый Кавказ в мощные горные сооружения. Такие колебания земной коры в горных странах сопровождаются в первую очередь значительными изменениями климата, который оказывает влияние на весь природный комплекс, в том числе и на растительный покров [14]. Тектонические движения конца плиоцена послужили, вероятно, толчком к широкой экспансии мезофильных растений: тсуги, пихты, некоторых таксодиевых, ореха и бука. Заняв высокогорные участки рельефа, они выработали новые, нехарактерные для плиоцена, монодоминантные сообщества, появлением которых знаменуется начало нового плейстоценового этапа в развитии растительности Западной Грузии.

О происхождении монодоминантных лесов, в частности буковых имеют различные точки зрения. Автором одной из них является Е. И. Синская [12], по мнению которой на Кавказе сперва существовали лишь смешанные полидоминантные сообщества, после чего началась эпоха выделения консорциаций — сведения числа доминантов первого яруса до одного — продолжающаяся и в настоящее время. В основу своей идеи Е. И. Синская положила, вероятно, представление о климаксе, разработанное Ф. Клементсом. «Климакс наступает тогда, — писал он, — когда оккупирование территории и противодействие доминантов полностью исключает инвазию других доминантов», а это, по его мнению, возможно тогда, когда число доминантов сокращено до одного [19]. Если признать такую точку зрения правильной, то, следуя Е. И. Синской, можно заключить, что смешанные леса Западной Грузии еще не достигли стадии климакса, наступившей для формации монодоминантных лесов.

Гипотезу Е. И. Синской в настоящее время поддерживает В. Мишич [10], изучивший буковые леса Балканского полуострова. Он также считает, что начальной стадией монодоминантного букового леса были полидоминантные сообщества, и современные бучины с богатым подлеском являются более древней ассоциацией, чем мертвопокровные формации.

Автором второй гипотезы о происхождении буковых лесов является В. Б. Сочава [13], по мнению которого внедрение бука в растительный покров Кавказа осуществлялось путем поселения его в высокогорных лесах, где с течением времени он, захватив пространства на приподнимавшихся участках пенеплена, оказался на положении эдификатора. Изучив буковые леса, В. Б. Сочава пришел к заключению, что вечнозеленый подлесок (особенно рододендрон и лавровишня) и буковый древостой являются антагонистами. Значительное развитие вечнозеленых пород парализует возобновление бука. Аналогичный вывод был сделан В. Г. Долухановым [3], по словам которого в лесах с богатым подлеском для развития мезофильных пород складываются чрезвычайно суровые условия, препятствующие формированию сомкнутых монодоминантных древостоев, даже при наличии весьма благоприятной почвенно-климатической обстановки. В связи с этим мертвопокровные буковые леса рассматриваются им как стержневая, наиболее жизнеспособная формация.

Точка зрения В. Б. Сочава подтверждается данными палеоботаники. Проследив историю развития лесов Западной Грузии, можно отметить, что их эволюция шла в сторону постепенного увеличения роли вначале листопадных теплоумеренных, а затем умеренных мезофильных элементов.

В начале позднего плиоцена на территории Западной Грузии, как уже отмечалось, основными сообществами были светлые леса с богатым папоротниковым покровом. Монодоминантных мезофильных древостоев еще не было и, вероятно, условия того времени не способство-

вали их появлению. Формирование лесов этого типа в среде смешанных биоценозов было почти невозможным. Полидоминантность лесных сообществ вызвана в одних случаях тем, что ни одна из древесных пород в данной обстановке не может изменить условия местообитания настолько, чтоб препятствовать развитию остальных компонентов; или же благодаря тому, что изменения внешней среды, возникшие при участии одних пород, начинают способствовать развитию других растений [3]. Смешанные фитоценозы, вероятно, примитивнее монодоминантных, внутри которых, благодаря тесной взаимосвязанности между компонентами, создается устойчивая внутренняя среда, препятствующая проникновению и развитию в ее недрах других растений. Монодоминантный тип сообщества возник в Западной Грузии в конце плиоцена; он выработался в процессе длительной совместной эволюции отдельных растений, их ценозов и условий местообитания, которые на протяжении позднего кайнозоя также подвергались постепенным изменениям.

По-видимому, абиотические условия кьяльницкого времени (рельеф, климат, почва) способствовали широкому расселению на территории Западной Грузии светлых смешанных биоценозов. Сходные условия продолжали сохраняться и в ранние отрезки гурийского века, к концу которого облик широколиственных лесов заметно меняется. Широкое распространение приобретают олиго- и монодоминантные древостои из бука и ореха, с обедненным травянисто-папоротниковым покровом. Их формирование шло, вероятно, путем завоевания мезофильными породами новых экологических ниш, появившихся в результате возвышения рельефа, начавшегося в конце плиоцена. Именно в верхних зонах могли возникнуть местообитания, условия которых были оптимальными для роста и возобновления мезофильных древостоев. Постепенно оккупировав верхнюю и среднюю зону гор, они вытеснили оттуда светлолюбивые более ксерофильные растения дубово-гикориевого комплекса, состав которых также изменился. Появление мощного биологического барьера, созданного мезофильными растениями, препятствовавшими расселению смешанных светлых биоценозов за пределы нижней зоны гор, должно было усилить конкуренцию между отдельными формами. Сократив ареалы своего распространения, часть из них полностью вымерла, а часть, как реликтовые элементы, сохранилась в смешанных лесах четвертичного времени, которые были уже значительно обеднены по сравнению с предковыми формациями кьяльника и гурийского века. Таким образом, к концу плиоцена растительность Западной Грузии приобретает новые признаки, унаследованные растительностью чауды. Формируются широколиственные монодоминантные древостои, которые занимают, главным образом, среднюю полосу гор. Площадь распространения смешанных лесов постепенно сокращается и они сохраняются преимущественно в нижнем горном поясе.

На протяжении ранней чауды прослеживается борьба между растениями, занимавшими сходные экологические ниши. Наиболее отчетливо это можно видеть на примере ореха и бука. Оказавшийся в условиях Западной Грузии более мощным эдификатором, бук в конце концов полностью вытеснил конкурировавшие с ним породы. Одним из факторов, давшим возможность буку выйти победителем в борьбе за существование, является, вероятно, выработанное у него, лучше чем у других растений, свойство преобразовывать свои биологические требования вместе с изменением среды леса. Эта приспособленность бука благоприятствует удержанию занятой им территории на протяжении

многих поколений, а также широкому распространению бучин в поясе оптимальных лесорастительных условий [2, 3].

В плейстоцене и голоцене буковые леса являлись преобладающей формацией средней полосы гор; поэтому можно предположить, что в течение всего этого времени здесь сохранялась более или менее стабильная среда, необходимая для нормального развития монодоминантных бучин. Различные по своей толерантности любые виды бука сигнализируют своим присутствием о наличии в соответствующих областях определенного комплекса физико-географических условий. Такими условиями являются: умеренность летнего тепла, четкая термическая дифференциация времен года, значительная общая сумма осадков [15].

Некоторая стабильность условий верхней и средней полосы гор Кавказа является, вероятно, одной из причин сохранения здесь в четвертичное время растений, полностью отсутствовавших во флоре Европы. Часть из них (таксодиевые) исчезла с территории Западной Грузии после среднего плейстоцена, а часть по сей день обитает в горных областях Колхиды. В основном это представители субальпийского полустелящегося мелколесья и колхидского вечнозеленого подлеска. Наибольшего расцвета и разнообразия эти растения достигают в поясе сурового, но более или менее ровного, климата, непосредственно не подвергаемого холодным континентальным влияниям. Вторгаясь на территорию Кавказа, холодные течения вызывают похолодания, главным образом, в нижних слоях атмосферы (1000—1500 м), сопрвождааясь в горах температурными инверсиями [4, 5].

В прошлом такие изменения климата, имевшие, вероятно, более резкий и продолжительный характер, могли быть одной из причин обратной смены мезофильных пород светлыми ксерофильными растениями. Однако эти смены протекали быстро, вызывая лишь временное отклонение в общем ходе эволюции лесов Западной Грузии.

Таким образом, эволюция широколиственных лесов Западной Грузии выражалась в постепенном переходе от полидоминантных к монодоминантным древостоям. Одновременно происходило вымирание элементов флоры. Отбор наиболее конкурентоспособных растений в той или иной обстановке приводил к подавлению одних форм другими. Появлялись новые доминанты, которые постепенно преобразовывали не только состав, но и структуру ценозов, вытесняя из них менее приспособленные формы; последние постепенно сокращали свои ареалы, а затем полностью вымирали. Вероятно, этот процесс до некоторой степени был связан с теми горообразовательными движениями, которые имели место на Кавказе в конце плиоцена и в начале четвертичного времени. Этот период характеризуется широкой экспансией умеренных мезофильных растений, среди которых наиболее распространенной породой был бук. Являясь мощным эдификатором, бук постепенно выработал новую монодоминантную структуру леса, появление которой на территории Колхиды можно приурочить к началу четвертичного времени.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Долуханов А. Г. Тр. Тбил. бот. ин-та, V, 1—86, 1938.
2. Долуханов А. Г. Тр. Тбил. бот. ин-та, XIII, 69—115, 1956.
3. Долуханов А. Г. Тр. Тбил. бот. ин-та, XIX, 71—125, 1958.
4. Долуханов А. Г. В сб.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии, 1973, 64—74.
5. Долуханов А. Г. В сб.: Растительный мир высокогорий и его освоение (Проблемы ботаники), XII, 1974, 27—34.



6. Кириллова И. В., Люстих Е. Н., Растворова В. А., Сорский А. А., Хайн В. Е. Анализ геотектонического развития и сейсмичность Кавказа, Изд. АН СССР, 1960.
7. Колаковский А. А. Тр. МОИП, III, 141—156, 1960.
8. Маруашвили Л. И. В сб.: Геоморфология Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1971, 544—553.
9. Милановский Е. Е. Новейшая тектоника Кавказа, «Недра», М., 1968, 441.
10. Мишич В. Тр. Тбил. ин-та леса, XXI, 116—126, 1974.
11. Рамишвили И. Ш., Шатилова И. И. В сб.: Палинология плиоцена и плейстоцена (Тр. III Межд. палинологической конференции), «Наука», М., 1973, 137.
12. Синская Е. И. Бот. ж. СССР, 18, 5, 370—406, 1933.
13. Сочава В. Б. Изв. АН СССР, сер. биол., 2, 224—236, 1949.
14. Сочава В. Б. Землеведение, Сб. МОИП, новая серия, III (XL), 32—45, 1950.
15. Толмачев А. И. Введение в географию растений, Изд. Ленинградского университета, 1974.
16. Тумаджанов И. И. Тр. Тбил. бот. ин-та, V, 105—196, 1938.
17. Тумаджанов И. И. Тр. Тбил. бот. ин-та, VII, 57—81, 1940.
18. Цагарели А. А., Астахов Н. Е. Геоморфология Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1971, 524—541.
19. Clements F. The Journal of Ecology, XXIV I, 261, 1936.

## კოლხეთის წიფლის ტყეების ფორმირების ისტორიის შესახებ

ი. შატილოვა

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

კავკასიაში წიფლის ტყეების წარმოშობის შესახებ მრავალი ჰიპოთეზა არსებობს. მკვლევართა ერთი ნაწილი მათი წარმოშობის კერად მთის ქვედა სარტყელის შერეულ ტყეებს მიიჩნევს, მეორე კი — მაღალმთიან ზოლს.

დღეისათვის არსებული პალეობოტანიკური მონაცემები მოწმობენ, რომ წიფლის ტყეების ფორმირება შეიძლება დაუკავშიროთ მათაწარმოშობის პროცესებს, რომელთაც ადგილი ჰქონიათ კავკასიაში პლიოცენისა და პლეისტოცენის დროს. საფიქრელია, რომ რელიეფის აღზევების შედეგად ჩნდებოდა ახალი ადგილსამყოფლები, სადაც წიფლის ტყეების ზრდისა და განახლებისათვის ოპტიმალური პირობები იქმნებოდა.

მეოთხეული პერიოდის დასაწყისში წიფლის მონოდომინანტური ტყეები უკვე დამახასიათებელ ფორმაციას წარმოადგენდა კოლხეთის მცენარეული საფარის მთის შუა სარტყელისათვის, რასაც ადასტურებს მრავალრიცხოვანი პალეობოტანიკური, განსაკუთრებით პალინოლოგიური მონაცემები.

## ON THE HISTORY OF THE ORIGIN OF THE BEECH FOREST IN COLCHIS

I. I. SHATILOVA

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

Summary

There exist many hypotheses concerning the origin of beech forest in the Caucasus. For example, some investigators believe that beech forest was



formed within the mixed forest of the lower mountain belt. Another opinion is that beech trees first occupied the higher mountains.

The paleobotanical evidence which has accumulated over the last several decades indicates that the formation of beech forest can be connected with the origin of Caucasus mountains during the Pliocene and Pleistocene. As a result of the rise of relief, a new ecological niche appeared which was optimum for the growth and development of beech forest. Beech trees gradually occupied the middle belt of the mountains and formed a monodominant forest there. The appearance of the beech forest dates back to the early Quaternary time.

УДК 576,859.9:575

ГЕНЕТИКА

## АНАЛИЗ ЦЕНТРОМЕРНОГО ГЕТЕРОХРОМАТИНА У ЛИЦ В ВОЗРАСТЕ ОТ 80 ДО 114 ЛЕТ

Т. А. Лежава

*Тбилисский государственный университет,  
ЦНИЛ Тбилисского государственного медицинского института*

Поступила в редакцию 21.1.1977

Проведен анализ хромосом 422 кариотипов культуры лейкоцитов периферической крови 19 клинически здоровых лиц в возрасте от 80 до 114 лет. Определилось, что у некоторых из них (6 из 19) без предварительной щелочной или термической обработки и окрашивания препаратов незабуференным голубым по Унна (рН 8,9) на первой хромосоме выявляется центромерный (структурный) гетерохроматин, который в ряде случаев определяет гетероморфизм гомологов и проявляет себя как независимый признак.

Новая элегантная техника молекулярной гибридизации выявила, что ДНК, состоящая из множества повторяющихся нуклеотидных последовательностей, локализована в центромерных и теломерных районах хромосом, т. е. в гетерохроматических районах [5, 14, 17, 20].

Выявляя центромерный гетерохроматин на человеческих хромосомах красителем Гимза, Арриджи и Ксу [4] обнаружили, что окрашиваемые зоны уменьшенной величины определяются в парацентрических районах во всех хромосомах, а большие темные глыбки-блоки в проксимальных районах длинного плеча хромосомных пар  $A_1$ ,  $C_9$  и  $E_{16}$  по номенклатуре Денверской группы [10] и у хромосомы  $Y$  на дистальной 2/3 части длинного плеча.

Идентичные результаты были получены во многих исследованиях, однако при дифференциальной окраске по Гимза предшествующим этапом являлась щелочная и термическая обработка с последующей ренатурацией ДНК [8, 12, 21].

В настоящей работе представлен анализ центромерного гетерохроматина на хромосомах (в основном на гомологичных хромосомах  $A_1$ ) без предварительной обработки хромосомных препаратов у людей в возрасте от 81 года до 114 лет.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В представленной работе исследование хромосом было проведено на 422 кариотипах 19 культур лейкоцитов периферической крови 19 клинически здоровых индивидуумов в возрасте от 80 до 114 лет.

Материал — венозную кровь — собирали во время летней экспедиции в районе Лентехи (Грузинская ССР). Контролем служили 100 кариотипов культур крови 5 индивидуумов в возрасте от 14 до 33 лет.

Культивирование лейкоцитов проводили по методу Мурхеда и др. [16] с незначительной модификацией [1]. Клеточную суспензию в

Таблица  
Интенсивно окрашиваемые околосоматические районы в одной или обеих гомологичных хромосомах в старческом возрасте

Число обследован- ных лиц	Пол	Возраст	Число проанали- зированных метафаз	Темноокрашиваемые районы на гомологичных хромосомах $A_1$		Г р у п п ы х р о м о с о м								
						$A_2$	$A_3$	С			$E_{16}$	F		G
				на одном из гомологов	на обоих гомологах			6-X -7	9	11		19— -20	21— 22—	
1	♂	81	24	4	5	—	—	—	—	—	—	1	—	—
2	♀	81	25	8	3	1	—	—	1	—	2	—	—	—
3	♂	83	35	10	12	3	1	1	5	—	6	1	—	—
4	♀	86	20	6	2	—	1	—	—	—	1	—	—	—
5	♂	88	26	8	5	1	—	1	—	1	3	—	—	1
6	♂	114	92	27	32	6	5	19	11	1	12	7	4	9

фиксаторе разбрызгивали на предметном стекле. Препараты готовили с поджиганием фиксатора. Клетки на предметном стекле окрашивали незабуференным голубым по Унна (рН красителя — 8,9). Через 10 месяцев повторно брали кровь у 114-летнего мужчины. Часть препаратов готовили поджиганием фиксатора, часть — без поджигания, методом высушивания на воздухе [2]. Окрашивали хромосомы также незабуференным голубым по Унна (рН красителя — 7,1). Некоторые препараты подвергали гидролизу.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Микроскопическое изучение морфологии метафазных хромосом 24 индивидуумов позволило установить, что у шести человек в возрасте от 81 года до 114 лет околоцентромерные участки некоторых хромосом выявляют избирательное окрашивание голубым по Унна (в возрасте от 13 до 34 лет подобное избирательное окрашивание хромосомных препаратов не обнаруживалось).

Кариологический анализ хромосом по интенсивности окрашивания центромерных зон представлен в приведенной таблице. Выяснилось, что краситель локализуется в тех же центромерных районах, что и при предварительной щелочной или термической обработке и окрашивании забуференным раствором Гимза. При сравнении с литературными данными нам не удалось обнаружить различия в распределении и в рисунке гетерохроматиновых районов. Это дает основание полагать, что при окраске голубым по Унна (рН красителя — 8,9) выявляется центромерный гетерохроматин.

Был обнаружен полиморфизм локализации красителя в гомологичных, групповых и межгрупповых аутосомальных хромосомах. Привлекала внимание обильная и высокая частота блоков центромерного гетерохроматина на гомологичных хромосомах  $A_1$  (см. таблицу и рис. 1). В некоторых метафазах хромосомы  $A_1$  при наличии гетерохроматиновых блоков выглядели незначительно разрыхленными. По размеру и частоте распределения центромерного гетерохроматина на гомологичных хромосомах  $A_1$  у всех 6 индивидуумов в некоторых метафазах выявлялся гетероморфизм (рис. 2).

Особый интерес представлял материал, взятый у 114-летнего мужчины. В нем на гомологичных хромосомах  $A_1$  выделялись темноокрашиваемые гетерохроматиновые районы, превышающие по размеру примерно в 1,5 раза такие же районы в материале других индивидуумов. Однако внутри гомологов гетерогенность часто отмечалась по размеру и частоте выявления гетерохроматических блоков (рис. 3). Для того, чтобы проверить, являются ли обнаруженные гетерохроматиновые блоки результатом денатурации с последующей ренатурацией ДНК (при поджигании фиксатора происходит денатурация ДНК [9]), через 16 месяцев у того же старика был взят материал для повторного исследования. Одну часть метафазных хромосом мы готовили методом поджигания фиксатора, другую без поджигания — сушкой на воздухе. Провели солянокислый гидролиз нескольких хромосомных препаратов. Окраску производили незабуференным голубым по Унна (рН красителя — 7,1).

Полученные результаты совпали с предыдущими: феномен гетерохроматиновых блоков 114-летнего мужчины в метафазах хромосом  $A_1$  имелся и тогда, когда денатурация ДНК не происходила. Однако при повторном опыте количество метафаз с обнаруженным центромерным гетерохроматином и степень окрашиваемости центромерных районов на гомологичных хромосомах  $A_1$  были ниже, чем в предыдущем

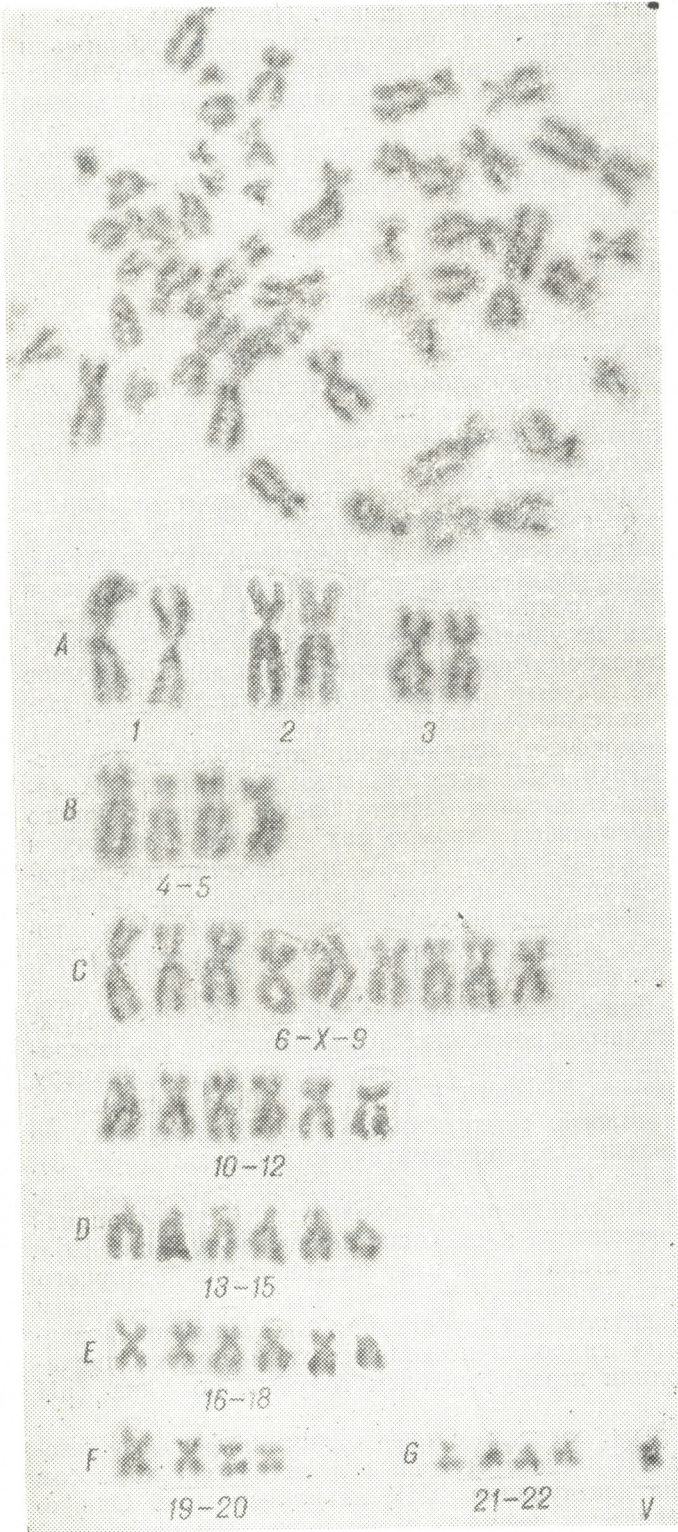


Рис. 1. Блоки центромерного гетерохроматина на гомологах первой хромосомы, полученные без предварительной обработки препаратов и окраски незабуференным голубым по Унна (картиотип культур лейкоцитов периферической крови 88 летнего старика). Об. 100х, ок. 6,3х

опыте. Дифференцированность выявления окрашенных зон центромерного гетерохроматина на одном или обоих гомологах хромосом  $A_1$  оставалась доминирующей.

Для выяснения вопроса, существует ли корреляция центромерных гетерохроматиновых блоков внутри гомологичных хромосом  $A_1$  114-летнего мужчины, мы задались целью проверить гипотезу, согласно которой появление темноокрашиваемых гетерохроматиновых участков на одном из гомологов не зависит от того, возникнет такое образование на другом или нет.

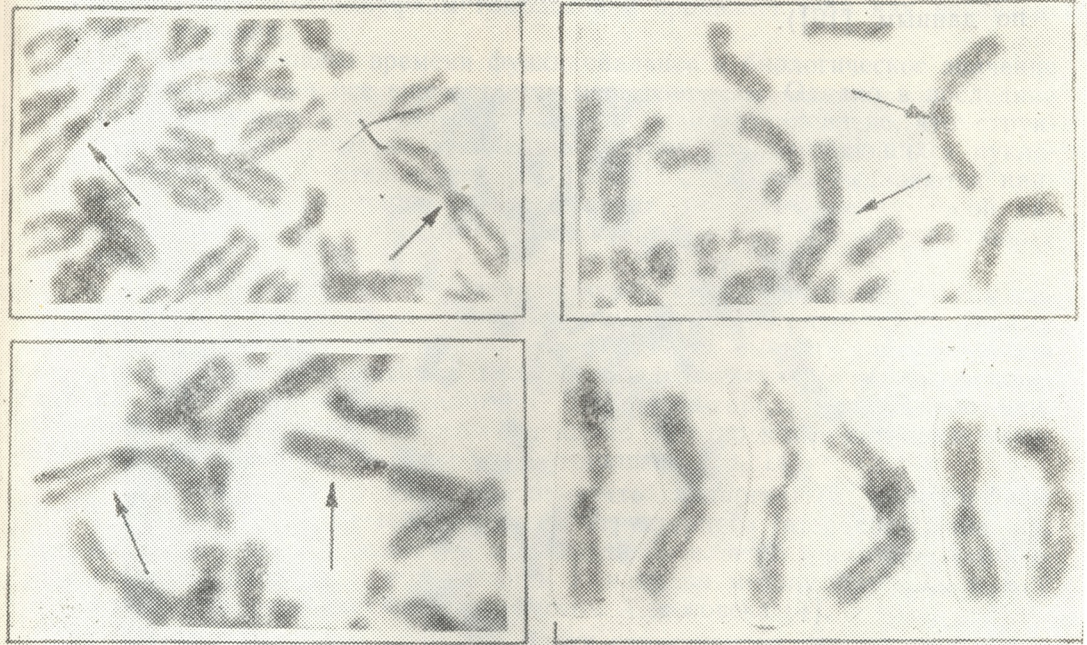


Рис. 2. Распределение центромерного гетерохроматина на гомологичных хромосомах  $A_1$  без предварительной обработки препаратов и окраски незабуференным голубым по Унна. Стрелками указаны гомологичные хромосомы  $A_1$  (культуры лейкоцитов периферической крови лиц старческого возраста). Об. 100х, ок. 6,3х

Статистической проверкой такой гипотезы может служить так называемая проверка независимости признаков, основанная на подсчете числа экспериментов, когда: присутствуют оба признака ( $n_{11}$ ), присутствует первый и отсутствует второй ( $n_{10}$ ), отсутствует первый и присутствует второй ( $n_{01}$ ) и, наконец, отсутствуют оба ( $n_{00}$ ). В нашем случае, например,  $n_{11}$  есть количество экспериментов, в которых оба гомолога имеют выявляемый центромерный гетерохроматин. Заметим, что поскольку при каждом эксперименте нумерация гомологов произвольна, то мы имеем не числа  $n_{10}$  и  $n_{01}$ , а только их сумму —  $n_{10} + n_{01}$ , т. е. количество экспериментов, где один из гомологов содержит темноокрашенный центромерный гетерохроматин, а другой нет. Если имеет место гипотеза независимости, то вероятность того, что оба признака присутствуют —  $P_{11} = p_1 \cdot p_2$ , и остальные вероятности  $P_{10}$ ,  $P_{01}$  и  $P_{00}$  соответственно равны  $p_1(1-p_2)$ ,  $(1-p_1)p_2$ ,  $(1-p_1)(1-p_2)$ , где  $p_1(p_2)$  есть вероятность того, что первый (второй) гомолог имеет темноокрашиваемый центромерный гетерохроматин. А так как, повторяем, нумерация гомологов произвольна, то достаточно

считать  $p_1=p_2=p$ . Для проверки нашей гипотезы мы использовали статистику:



$$T = \frac{(n_{11} - n\hat{p}^2)^2}{n\hat{p}^2} + \frac{(n_{10} + n_{01} - 2n\hat{p}(1 - \hat{p}))^2}{2n\hat{p}(1 - \hat{p})} + \frac{(n_{00} - n(1 - \hat{p})^2)^2}{n(1 - \hat{p})^2},$$

где  $n = n_{11} + n_{10} + n_{01} + n_{00}$ ,  $\hat{p}$  — оценка максимального правдоподобия неизвестной вероятности  $p$ . Распределение  $T$  при не слишком малых  $n_{ij}$ ,  $i, j = 0, 1$  близко к  $X^2$  — распределению с двумя степенями свободы (о качестве приближения наших значений можно судить, например, по данным [19]).

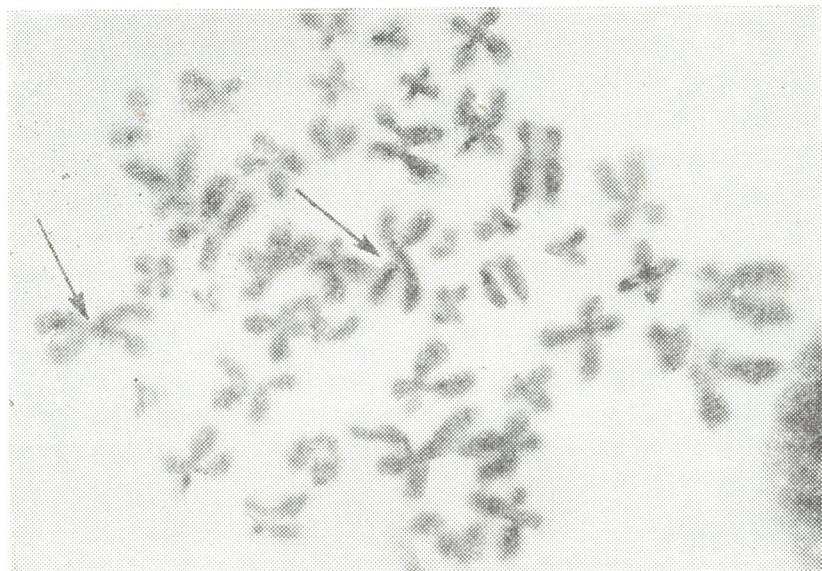


Рис. 3. Распределение гетерохроматиновых блоков на одном из гомологов хромосомы  $A_1$  без предварительной обработки препаратов и окраски незабуференным голубым по Унна. Стрелками указаны гомологичные хромосомы (культура лейкоцитов периферической крови 114 летнего старика). Об. 100х, ок. 6,3х

В первом опыте  $n_{11}=32$ ,  $n_{10}+n_{01}=27$ , а  $n_{00}=33$ , так что  $\hat{p} = (n_{10} + n_{01} + 2n_{11}) / 2n = 91/184$ , а статистика  $T \approx 16$ , поэтому гипотеза независимости, безусловно, должна быть отвергнута.

Во втором опыте  $n_{11}=7$ ,  $n_{10}+n_{01}=8$ ,  $n_{00}=31$  и  $\hat{p} = 22/92$ , а статистика  $T \approx 11$ , т. е. гипотеза независимости (даже при уровне 0,5%) опять должна быть отвергнута.

В третьем опыте (без поджигания препаратов)  $n_{11}=2$ ,  $n_{10}+n_{01}=9$ ,  $n_{00}=20$ , при этом  $\hat{p} = 13/62$ , а  $T \approx 0,6$ . В этом случае имеет место полное соответствие с гипотезой (напомним, что 0,6 — квантиль примерно уровня 0,44 для  $X^2_2$ ).

В первом и во втором опытах поджигание фиксатора вызывало денатурацию ДНК [9]. Соответственно в этих опытах полученные результаты для оценки независимости признаков не учитывались.

Таким образом, было обнаружено, что наличие гетерохроматиновых блоков на отдельных гомологичных хромосомах  $A_1$  долгожителя



114 лет без предварительной денатурации ДНК и при окраске незабуференным голубым по Унна является независимым признаком.

## ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящей работе заслуживает внимания тот факт, что у некоторых исследованных лиц (у 6 из 19) в старческом возрасте без предварительной обработки препаратов на первой хромосоме выявляется центромерный (структурный) гетерохроматин, который в ряде случаев определяет гетероморфизм гомологов и проявляет себя как независимый признак.

До настоящего времени функциональное и биологическое значение гетерохроматина все еще остается невыясненным. Однако в последние годы методами молекулярной биологии уже установлено, что структурный гетерохроматин эукариотов состоит из повторяющихся нуклеотидных последовательностей [11, 15, 22]. Среди них выделяются наиболее быстро реассоциирующая фракция, представляющая собой сателлитную ДНК, и промежуточная, куда входит ДНК рибосомальных генов [22].

Сателлитная ДНК составляет основу структурного гетерохроматина [15]. У человека она представлена четырьмя различными типами [18]. С помощью гибридизации *in situ* удалось выявить специфическую локализацию сателлитных ДНК на определенных хромосомах человека [6, 13]. Из них сателлитная ДНК-11 распределяется около центромерной области хромосом  $A_1$ , кроме того по массе сателлит выявляет характерный полиморфизм гомологов [13, 14].

В связи с этим интересно отметить аналогичный полиморфизм гомологов по распределению массы структурного гетерохроматина, наличие которого выявляется при предварительной термической обработке препаратов и окрашивании Гимзой по методу Арриджи и Ксу около центромерной области хромосом  $A_1$  человека [4].

Нами выявлены подобные блоки структурного гетерохроматина в центромерных районах хромосом  $A_1$ , определяющие полиморфизм гомологов. Однако в отличие от других исследований в нашем эксперименте блоки гетерохроматина выявлялись незабуференным красителем голубым по Унна и без предварительной денатурации ДНК (в контроле и у 13 лиц в возрасте от 80 до 110 лет центромерный гетерохроматин на хромосомах  $A_1$  не обнаруживался).

Интенсивность выявления структурного гетерохроматина зависит от функциональной организации данного района хромосомы, от состава и повторяемости нуклеотидных последовательностей, степени спирализации и комплекса ДНК-белок. В соответствии с этим происхождение гетероморфизма в гетерохроматиновых районах рядом исследователей объясняется как результат неравного кроссинговера в участках тандемно повторяющихся последовательностей ДНК [3, 7].

Наши данные свидетельствуют о том, что внутри гомологов хромосом  $A_1$  гетерогенность часто отмечалась по размеру и частоте выявления гетерохроматических белков. В ряде случаев гетерохроматиновые белки обнаруживались исключительно на одном из гомологов (рис. 3). Кроме того, наличие гетерохроматических блоков на отдельных хромосомах говорит о независимости признака. Поэтому мы полагаем, что выявление блоков центромерного гетерохроматина при старении, по-видимому, нельзя объяснить результатом неравного кроссинговера (индекс спирализации гомологичных хромосом не меняется). Весьма вероятно, что в этом случае определенную роль играет изменчивость повторяемости нуклеотидных последовательностей сател-

литной ДНК-11, которая определяет изменчивость функциональной организации центромерных участков гомологичных хромосом  $A_1$  на поздних этапах индивидуального развития организма. Экспериментальное подтверждение этой точки зрения было произведено Прешед и Катлер [18], которые показали повышение процента сателлитной ДНК в клетках печени мышей в зависимости от их возраста (7—8% в возрасте 10—300 дней, до 12—13% — в возрасте 300—600 дней). В настоящее время вышеприведенные факты с точки зрения функционального гетероморфизма трудно объяснимы, так как природа гетероцикличности и отношение гетероморфизма к функционированию хромосомы непонятны.

Таким образом, исходя из имеющихся данных, можно заключить, что при выявлении центромерного гетерохроматина (без предварительной обработки препаратов) группа лиц в возрасте от 80—114 лет дифференцируется на две подгруппы. В одной из них на хромосомных препаратах определяются обильные блоки центромерного гетерохроматина, выявляемые только при старении организма; в другой, как и в контроле, гетерохроматиновые блоки не определяются.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Лежава Т. А. Цитология, **10**, 241—248, 1968.
2. Лежава Т. А. В кн.: Долгожители, «Наукова думка», Киев, 1973, 251—255.
3. Прокофьева-Бельговская А. А. В кн.: Лекции по медицинской генетике, «Медицина», М., 1974, 7—176.
4. Arrighi F. E., Hsu T. C. Cytogenetics, **10**, 81—86, 1971.
5. Arrighi F. E., Saunders P. P., Saunders G. F., Hsu T. C. Experimentia, **27**, 8, 964—966, 1971.
6. Buhler E. M., Tsuchimoto T., Jurik L. P., Stalder G. R. Humangenetik, **26**, 4, 329—333, 1975.
7. Craig-Holmes A. P., Shaw M. W. Science, **174**, 702—704, 1971.
8. Comings D. E., Avelino E., Okada T. A., Wyandt H. E. Exp. Cell Res., **77**, 469—493, 1973.
9. De La Chapelle A., Schroder J., Selander R. Hereditas, **69**, 149—153, 1971.
10. Denver group. Lancet, **1**, 7133, 1063—1065, 1960.
11. Flamm W. G. Inter. Rev. Cytol., **32**, 1—51, 1972.
12. Gagne R., Tanguau R., Laberge C. Nature, **232**, 29—30, 1971.
13. Gosden J. R., Mitchell A. R., Bukland R. A., Clayton R. P., Evans H. J. Exp. Cell Res., **92**, 148—158, 1975.
14. Jones K. W., Corneo G. Nature, New Biology, **233**, 268—271, 1971.
15. Jones K. W. J. Med. Genet., **10**, 273—281, 1973.
16. Moorhead P. S., Nowell P. C., Mellman W. J., Battips D. M., Hungerford D. A. Exp. Cell Res., **20**, 3, 613—616, 1960.
17. Padue M. L., Gall J. G. Science, **168**, 1356—1358, 1970.
18. Prashad N., Cuttler R. G. Biochim. Biophys. Acta, **418**, 1—23, 1976.
19. Roscol J., Byars J. L. Amer. Stat. Ass., **66**, 336, 755—759, 1971.
20. Saunders G. F., Shirakawa S., Saunders P. O., Arrighi F. E., Hsu T. C. J. Mol. Biol., **63**, 323—324, 1972.
21. Sumner A. T., Evans H. J., Bukland R. A. Nature, **232**, 31—32, 1971.
22. Walker P. M. Nature, **229**, 306—308, 1972.

ცენტრომერული ჰეტეროქრომატინის ანალიზი 80—114 წლის  
ნოზოციტებში

თ. ლეჟავა

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი,  
თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტის ცსკლ

რ ე ზ ი უ მ ე

ჩატარდა 80—114 წლის 19 ჯანმრთელ მოხუცთა პერიფერიული სისხლის  
ლეიკოციტების კულტურის 422 კარიოტიპის ქრომოსომათა ანალიზი. გამოირ-  
კვა, რომ ზოგიერთი მოხუცისგან (19-დან 6) დამზადებულ პრეპარატებში (ტუ-  
ტოვანი ან თერმიული წინასწარი დამუშავების გარეშე, უნა-ლურჯით შეღებვი-  
სას) პირველ ქრომოსომებზე მქლავდება ჰეტეროქრომატული ბლოკები, რომ-  
ლებიც ზოგ შემთხვევაში ჰომოლოგთა ჰეტერომორფიზმის განმსაზღვრელნი  
არიან და დამოუკიდებლად გამოვლენის თვისებას ამჟღავნებენ.

ANALYSIS OF THE CENTROMERAL HETEROCHROMATIN OF  
PERSONS AGED FROM 80 TO 114

T. A. LEZHAVA

The Tbilisi State University, CSRL of the Tbilisi State Medical Institute, USSR

Summary

The analysis of chromosomes was made upon 422 karyotypes of cul-  
tures of leukocytes of peripheral blood of 19 clinically healthy persons aged  
from 80 to 114. It appeared that among some of them (6 from 19) without  
preliminary alkaline or thermal processing and colouring of the preparations  
with the not buffered Unna blue (pH—8.9) on the first  $A_1$  chromosome  
there appears a centromeral (structural) heterochromatin, which in a number  
of cases determines the heteromorphism of homologues and reveals itself as  
an independent character.

УДК 616—001—26

РАДИОБИОЛОГИЯ

## ВЛИЯНИЕ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА РАЗНОСТЬ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛОВ В ТОЩЕЙ КИШКЕ КРЫСЫ

М. А. Айвазишвили

НИИ медицинской радиологии МЗ ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 6.9.1976

Исследована зависимость величины разности электрических потенциалов (РЭП) в тощей кишке крысы от дозы ионизирующего излучения и от сроков, прошедших после облучения животных рентгеновскими лучами.

В опытах *in vitro* обнаружено вызванное действием ионизирующего излучения уменьшение РЭП между серозной и мукозной поверхностями тощей кишки. Уменьшение РЭП указывает на угнетение процесса переноса натрия через кишечную стенку. В зависимости от сроков, прошедших после облучения, эти изменения всасывания натрия могут объясняться нарушением транспортной функции эпителиальных клеток и (или) деструктивными изменениями слизистой оболочки кишечника, вызванными облучением.

Желудочно-кишечный тракт млекопитающих характеризуется высокой радиочувствительностью. Происходящие в нем под действием ионизирующего излучения биохимические сдвиги приводят к морфологическим нарушениям и изменениям процесса всасывания.

Нарушение абсорбции в кишечнике после облучения может быть связано как с изменениями в эпителиальных клетках, осуществляющих этот процесс, так и с изменением количества клеток на ворсинках.

Число эпителиальных клеток в кишечнике млекопитающих в разные сроки после облучения в дозах от нескольких сот рентген до нескольких килорентген было приблизительно оценено рядом исследователей [18, 20, 7, 9, 4]. Большинство из них придерживается мнения, что через сутки после облучения не наблюдается значительное изменение числа клеток на ворсинках кишечного эпителия. Деструктивные же изменения ворсинок (слущивание эпителия, язвы в слизистой оболочке) наблюдаются на 2—6-е сутки после облучения.

В то же время, через сутки после облучения в эпителиальных клетках наблюдаются биохимические сдвиги, такие как изменение содержания ДНК [2], замедление включения фосфора в нуклеиновые кислоты [19, 5], изменение потребления кислорода [21, 16].

Таким образом, обнаруженные в этот период изменения всасывания могут быть связаны только с функциональными нарушениями эпителиальных клеток, так как пока не наблюдается деструктивных изменений слизистой оболочки.

Исследование всасывания натрия в желудочно-кишечном тракте млекопитающих проводилось, в основном, двумя методами: изотопным и путем измерения электрических параметров, таких как ток короткого замыкания, разность электрических потенциалов между внешней (серозной) и внутренней (мукозной) сторонами кишечной стенки.

Курран [10] с помощью меченого  $\text{Na}^{24}$  вычислил чистый поток натрия как разность между прямым (из полости кишки в сторону серозной оболочки) и обратным (со стороны серозной оболочки в полость кишки) потоками. Ему удалось показать, что чистый перенос натрия осуществляется против электрохимического градиента и требует затрат метаболической энергии.

В опытах с использованием меченого  $\text{Na}^{22}$  [15] обнаружено уменьшение скорости всасывания натрия в кишечнике облученных дозой 650 *P* крыс через 1—3 суток после облучения. Угнетение всасывания натрия было наиболее выражено в верхних отделах желудочно-кишечного тракта и достигало максимума через 48 ч после облучения.

Однако, Д. Грозденский и Г. Иванченко [1], облучая крыс в тех же дозах, что и в [15], не обнаружили угнетения всасывания натрия в тонком кишечнике через двое суток после облучения.

Облучая область живота у крыс дозой 2500—3000 *P*, Курран и др. [11], используя меченый  $\text{Na}^{24}$ , отметили уменьшение чистых потоков в тонком кишечнике почти вдвое через 6 ч после облучения. Постепенно уменьшаясь, чистый поток натрия из плазмы крови в полость кишки оказывался максимальным к концу первых суток. Ослабление всасывания натрия в первые сутки после облучения авторы объясняют прямым действием ионизирующего излучения на эпителиальные клетки, считая, что к этому времени уменьшение их количества, связанное со сдвиганием ворсинок и подавлением миграции из крипт, незначительно.

Лушбаух с соавторами [17], облучая область живота крыс дозами 700—8000 *P*, не обнаружили убыли натрия в организме спустя сутки после воздействия в интервале доз 700—2100 *P* и выше. На основании этих наблюдений авторы пришли к иным, чем Курран с соавторами, выводам. Они считают, что увеличение потерь натрия организмом не является результатом прямого действия излучения на всасывательную функцию, а происходит вследствие значительного уменьшения числа эпителиальных клеток.

Воган с сотр. [22] не обнаружили изменений биоэлектрической активности эпителия слепой кишки крыс, облученных дозой 650 *P* в различные сроки после облучения (от двух часов до тринадцати дней). Эти данные косвенно указывают на отсутствие нарушения процесса всасывания натрия, поскольку, как показали Курран и Шварц [12], биоэлектрическая активность слизистой оболочки кишечника обуславливается активным переносом натрия из полости кишки в кровь.

Таким образом, изучение разными исследователями действия ионизирующего излучения на всасывание натрия в кишечнике млекопитающих дало различные результаты, что подчеркивает необходимость дальнейшего изучения этих вопросов.

В нашей работе исследовалось влияние ионизирующего излучения на разность электрических потенциалов (РЭП) между серозной и мукосальной поверхностями тощей кишки крыс. Как было отмечено выше, изменения в величине РЭП позволяют делать предположения о нарушениях чистого переноса натрия эпителиальными клетками через кишечную стенку.

В экспериментах нами использовались белые крысы линии Вистар, голодавшие перед опытом один день. Измерение РЭП проводилось по несколько модифицированной методике Берри и др. [8]. Поскольку в этой работе авторы обнаружили, что величины РЭП отличаются в разных отделах тонкого кишечника, мы во всех опытах исследовали только верхний его отдел — тощую кишку. В качестве препаратов нами использовались вывернутые мешочки длиной 5 см, сделанные из отрезков

тощей кишки крыс. Мешочки заполнялись через канюлю 3 мл раствора Рингера — Локка с 20 мМ глюкозой и погружались в 60 мл того же раствора, термостатируемого при 38°C.

РЭП между внутренним (серозным) и внешним (мукозным) растворами измерялась с помощью пары хлорсеребряных электродов, хлорированных перед каждым опытом. Регистрирующая система состояла из милливольтметра с входным сопротивлением 1000 Мом, усилителя постоянного тока и цифрового вольтметра. Время наблюдения составляло 30 мин.

Локальное облучение области живота подопытных животных проводилось на аппарате РУМ—11. Мощность дозы составляла 100 Р/мин при условиях: 200 кВ, 15 мА, фильтр — 0,5 мм Си, фокусное расстояние — 30 см.

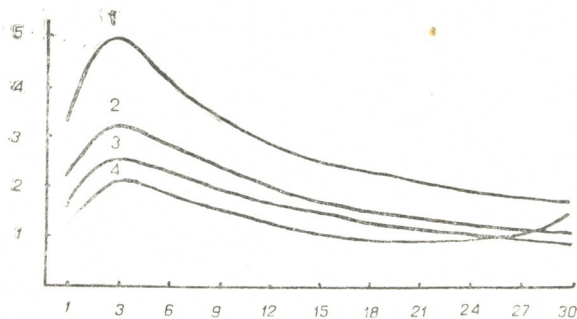


Рис. 1. График зависимости РЭП от дозы через 24 ч после облучения: 1—контроль, 2—облучение дозой 800 Р, 3—облучение дозой 1500 Р, 4—облучение дозой 2500 Р. Ось абсцисс—время в мин, ось ординат—РЭП в мВ (доверительные интервалы всех точек кривых лежат в пределах 0,4—1,0 мВ)

Всего в опытах было использовано 47 крыс.

В первой части нашей работы исследовались изменения РЭП во времени в тощей кишке облученных разными дозами животных через 24 ч после облучения. Этот срок был выбран нами в связи с тем, что к этому времени деструктивных изменений в слизистой оболочке кишечника еще не наблюдается, и изменения РЭП могут быть связаны лишь с функциональными нарушениями эпителиальных клеток.

Проведено 17 опытов с контрольными (необлученными) животными, 10 — с облученными дозой 800 Р, 10 — дозой 1500 Р, 8 — дозой 2500 Р. Полученные после статистической обработки данные представлены на рис. 1.

Как видно из этого рисунка, основные различия в РЭП наблюдаются в течение первых 10 мин, поэтому мы ограничимся рассмотрением изменений, происходящих в течение этого времени.

Контрольная кривая 1 достоверно отличается от кривой 4 в течение 9 мин наблюдения и от кривых 2 и 3 в течение 6 мин ( $p < 0,01$ ). Отличие кривых 2 и 3 от контрольной к 9-й мин уменьшается ( $0,01 < p < 0,05$ ). Различия кривых 3 и 4, 2 и 3 недостоверно ( $p > 0,05$ ). Кривые 2 и 4 отличаются достоверно лишь в течение 3 мин ( $p < 0,01$ ), а затем различие становится недостоверным ( $p > 0,05$ ).

Во второй части нашей работы исследовалось изменение РЭП во времени у животных, облученных дозой 1500 Р, через 4 (12 опытов), 48 (12 опытов) и 72 ч (12 опытов) после облучения. Полученные после статистической обработки кривые представлены на рис. 2.

Контрольная кривая 1 достоверно отличается от кривых 4 и 5 ( $p < 0,01$ ) в течение всего времени наблюдения. Кривые 1 и 2 не раз-

личаются достоверно ( $p > 0,05$ ) в течение 3 мин после начала опыта, а затем различие возрастает ( $0,01 < p < 0,05$ ). Кривые 1 и 3 различаются достоверно в течение 6 мин ( $p < 0,01$ ), различие между кривыми 4 и 5 недостоверно в течение всего времени наблюдения ( $p > 0,05$ ). Кривые 2 и 4, 2 и 5 достоверно отличаются в течение первых 6 мин ( $0,01 < p < 0,05$ ). Кривые 2 и 3 отличаются достоверно ( $0,01 < p < 0,05$ ) в течение 3 мин после начала опыта. Кривые 3 и 4, 3 и 5 достоверно различаются по прошествии 3 мин после начала наблюдения ( $0,01 < p < 0,05$ ).

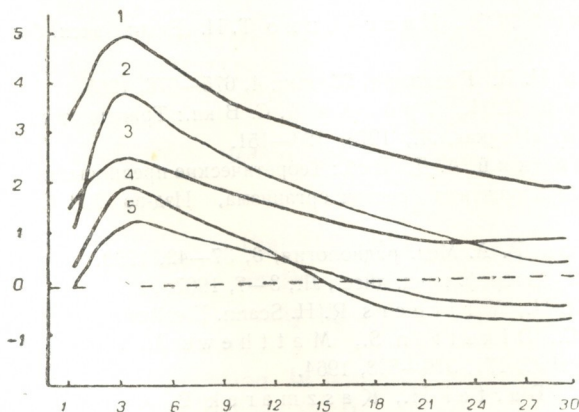


Рис. 2. График зависимости РЭП от времени, прошедшего после облучения животных дозой 1500 Р: 1—контроль, 2—через 4 ч, 3—через 24 ч, 4—через 48 ч, 5—через 72 ч. Ось абсцисс—время в мин, ось ординат—РЭП в мВ (доверительные интервалы всех точек кривых лежат в пределах 0,4—1,1 мВ)

Таким образом, в обеих сериях экспериментов нам удалось выявить изменения РЭП, вызванные воздействием ионизирующего излучения. Оказалось, что максимальное значение величины РЭП уменьшается как с увеличением дозы, так и с возрастанием пострadiaционного периода, причем потенциал серозного раствора выше потенциала мукозного.

Резкий спад кривых 4 и 5 на рис. 2 и изменение знака РЭП через 15—20 мин могут быть связаны с преобладанием обратного потока натрия над прямым, т. е. с движением натрия из серозного раствора в мукозный. Это наше предположение согласуется с уже рассмотренными выше данными [11] об изменении знака чистого переноса натрия на вторые-третьи сутки после облучения.

Поскольку в настоящее время четко установлена тесная связь между переносом натрия и сахаров из полости кишечника в плазму [3], интересно отметить, что в [14, 19, 23, 13] обнаружено сильное угнетение всасывания глюкозы в тонком кишечнике облученных различными дозами млекопитающих на третьи сутки после облучения.

Из рис. 1 видно, что кривые 2, 3 и 4 существенно отличаются от контрольной кривой 1 в области максимальных значений. Это позволяет нам подтвердить данные [11] о некотором ослаблении процесса всасывания натрия через 24 ч после облучения, причем для достижения максимального угнетения всасывания достаточно локального облучения области живота дозой 1500 Р (это следует из недостоверности различия кривых 3 и 4).

Таким образом, нами обнаружено ослабление транспорта натрия в тощей кишке крысы через 24 ч после облучения, что может быть связано, как было уже отмечено выше, лишь с нарушением транспор-

тной функции эпителиальных клеток. Более выраженное угнетение всасывания натрия на вторые-третьи сутки после облучения может быть объяснено функциональными нарушениями в эпителиальных клетках и (или) уменьшением числа эпителиальных клеток слизистой кишечника.

## ლიტერატურა

1. Гродзенский Д. Э., Иванченко Т. И. Бюлл. эксп. биол. и мед., **51**, 62—65, 1961.
2. Ермолаева Н. В. Биохимия, **25**, вып. 4, 675—678, 1965.
3. Никольский Н. Н., Трошин А. С. В кн.: Транспорт сахаров через клеточные мембраны, «Наука», Л., 1973, 123—151.
4. Стржижковский А. Д. В сб.: Теоретические предпосылки и модели процессов радиационного поражения систем организма, Изд-во АН СССР, Пущино, 1975, 50—57.
5. Шатерников В. А. Мед. радиология, **3**, 37—42, 1958.
6. Шутко А. Н. Автореф. канд. дисс., Л., 3—7, 1967.
7. Anderson J. H., Wriethers R. H. Scann. Electron. Microsc., **3**, 565—571, 1973.
8. Barry R. J. C., Dikstein S., Matthews J., Smyth D. H., Wright E. M. J. Physiol., **171**, 316—338, 1964.
9. Cieciora L., Bartel H., Kaszmarek B. Ann. Med. Sec. Pol. Acad. Sci., **20**, 63—64, 1975.
10. Curran P. F. J. Gen. Physiol., **43**, part 1, 1137—1148, 1960.
11. Curran P. F., Webster E. W., Howsepian I. A. Rad. Res., **13**, 369—380, 1960.
12. Curran P. F., Schwartz C. F. J. Gen. Physiol., **43**, 555—571, 1960.
13. Detric L. E., Latta H., Urham H. C. McCandless R. Rad. Res., **19**, 447—461, 1963.
14. Dickson H. M. Am. J. Physiol., **182**, 477—478, 1955.
15. Goodner C. J., Moore T. E., Bowers J. L., Armstrong W. D. Am. J. Physiol., **183**, 475—484, 1955.
16. Kay R. E., Entenman C. J. Biol. Chem., **234**, 1634—1640, 1959.
17. Lushbauch C. C., Sutton J., Richmond C. R. Rad. Res., **13**, 814—824, 1960.
18. Montagna W., Wilson J. W. J. Nat. Cancer Inst., **15**, 1703—1735, 1955.
19. Moss W. T. Am. J. Roentgenol., **78**, 850—854, 1957.
20. Quastler H., Hempton J. C. Rad. Res., **17**, 914—931, 1962.
21. Szönyi S., Varteresz W. Nature (London), **179**, 51—52, 1957.
22. Vaughan B. E., Cummins J. T. Rad. Res., **23**, 405—411, 1964.
23. Zehnder H. Radiol. Clin., **29**, 127—137, 1960.

მაიონიზებელი დასხივების გავლენა ელექტრული პოტენციალების სხვაობაზე ვირთავების მლივ ნაწლავში

მ. აივაიშვილი

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს სამედიცინო რადიოლოგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ვირთავის მლივ ნაწლავზე ჩატარებულ *in vitro* ცდებში აღინიშნება სეროზული და მუკოზური ზედაპირის ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის შემ-



ცირება, გამოწვეული რენტგენული დასხივებით. შემცირება მიგვანიშნებს, რომ ნაწლავის კედელში ნატრიუმის გადატანის პროცესი შენელებულია. ნატრიუმის შეწოვის ეს ცვლილება, რაც გამოსხივების შემდეგ განვილილ დროზე დამოკიდებული, შეიძლება აიხსნას ეპითელური უჯრედების ტრანსპორტული ფუნქციის დარღვევით ან ნაწლავის ლორწოვანი გარსის დესტრუქციული ცვლილებით, რასაც დასხივება იწვევს.

## THE INFLUENCE OF IONIZING IRRADIATION ON ELECTRICAL POTENTIAL DIFFERENCE IN THE RAT JEJUNUM

M. A. AIVAZISHVILI

Georgian Ministry of Health, Institute of Medical Radiology, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

The *in vitro* experiments show that electrical potential across the wall of the rat jejunum is diminished under the influence of ionizing irradiation. This decrease in potential difference may be attributed to the weakening of sodium transfer across the rat jejunum.

The changes in sodium absorption in jejunum, depending on the post-irradiation period, can be accounted for by the disturbance of the transport function of epithelial cells and/or the destruction of intestinal mucus.

## ХРОНИКА

### ПЕРВАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ МОЛОДЫХ ФИЗИОЛОГОВ ЗАКАВКАЗЬЯ

13—15 января по инициативе Отделения медицинских проблем АН ГССР, Института физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР и Грузинского физиологического общества в Тбилиси была проведена Первая конференция молодых физиологов Закавказья. Целью созыва молодых ученых — физиологов Армении, Азербайджана и Грузии — был взаимный обмен передовым опытом, накопленным за последние годы, налаживание тесных контактов для дальнейших совместных исследований в важнейших областях физиологии.

Конференция открыл вступительным словом председатель организационного комитета, президент Грузинского физиологического общества, академик-секретарь Отделения медицинских проблем, академик АН ГССР В. М. Окуджава.

На шести заседаниях было заслушано 35 докладов, посвященных вопросам корково-подкорковым взаимоотношений, выяснению механизмов мотивационного поведения, физиологии висцеральных систем, клеточной физиологии и др. Кроме чисто теоретических исследований, на конференции были представлены доклады, посвященные вопросам прикладной физиологии. Работы, представленные молодыми физиологами трех республик, были выполнены на современном методическом уровне с применением внутри- и внеклеточной регистрации потенциалов изолированных нервных клеток различных функциональных структур головного мозга, количественного анализа моно- и мультинейрональной активности в условиях свободного передвижения животных и др.

На заключительном заседании выступили директор Института физиологии им. И. С. Бериташвили АН ГССР, чл.-корр. АН ГССР, проф. Т. Н. Ониани, заместитель директора Института физиологии им. А. Караева АН Азерб. ССР, чл.-корр. АН Азерб. ССР, проф. Ш. К. Тагиев и ряд молодых физиологов. Выступившие единогласно отметили высокий уровень примененной методики и теоретической подготовки молодых специалистов республик Закавказья. Было подчеркнуто также, что традиционное проведение подобных конференций будет способствовать активной творческой деятельности молодежи и приобретению навыков критического мышления. По предложению членов редакционной коллегии журнала «Известия АН ГССР, серия биологическая» в журнале будут напечатаны лучшие работы, заслушанные на конференции молодых физиологов Закавказья. Делегация Азербайджанской ССР предложила следующую конференцию молодых физиологов Закавказья провести в г. Баку в 1979 году.

НАНЕИШВИЛИ Т. Л.

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В журнале печатаются не опубликованные в других изданиях, завершённые, оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утвержденным редколлекгией разделам биологии, обзорные статьи, написанные по заказу редколлекгии, а также краткие сообщения и рецензии. Периодически в журнале будут 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 и заключение экспертной комиссии в двух экземплярах. На первой странице слева приводятся индексы статьи (УДК) по таблицам Универсальной десятичной классификации, справа — раздел биологии, затем название статьи, инициалы и фамилии 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 фамилии 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 фамилии 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 (с надписанном конверте). Надписи на иллюстрациях должны быть выполнены карандашом. На обороте иллюстрации 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 спечатак. 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 12 отдельных оттисков.

6787229



Цена 70 коп.

76 204