

1979

BIOLOGICAL SERIES

ISSN—0321—1665
საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES
OF THE GEORGIAN SSR

ბიოლოგიის
სერია
СЕРИЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1979 N 3 • თბილისი • 3 მთავარი
T B I L I S I • T O M
V O L.

5

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 биокбернетика

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР



ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 5, № 3
Том

16319

ჟურნალი დაარსებულია 1975 წელს
Журнал основан в 1975 году
გამოდის წელიწადში 6-ჯერ
Выходит 6 раз в год

გამომცემლობა „მეცნიერება“
ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“

თბილისი
ТБИЛИСИ

• 1979

საბრძალბელო 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. კომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,
ნ. ძიძიშვილი, თ. ჭანიშვილი, შ. ჭანიშვილი, ნ. ჭავჭავაძე
პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

Л. К. Габуния, 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. Л. Лабадзе

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. Djavakishvili, S. V. Durmishidze,
N. N. Dzidzishvili, L. K. Gabunia, G. V. Kandelaki, N. N. Ketskhoveli,
P. A. Kometiani, B. E. Kurashvili, K. Sh. Nadareishvili, I. I. Tumanjanov,
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili
Executive Secretary S. R. Labadze

© Известия АН ГССР
Серия биологическая, 1979

СОДЕРЖАНИЕ — შიხაბარსი — CONTENTS

Т. К. Иоселiani, Д. Е. Джамаспишвили, Т. В. Гловели. Влияние <i>Locus coeruleus</i> на спонтанные и вызванные реакции нейронов зрительной коры	197
თ. იოსელიანი, დ. ჯამასპიშვილი, თ. გლოველი. <i>Locus coeruleus</i> -ის გავლენა მხედველობის ქერქის ნეირონების სპონტანურ და გამოწვეულ რეაქციებზე	
T. K. Ioseliani, D. E. Jambaspishvili, T. V. Gloveli. Influence of locus coeruleus on spontaneous activity and evoked responses of neurons in the visual cortex	
Р. А. Сванишвили. К изучению функционального состояния нервно-мышечного аппарата у спортсменов	204
რ. სვანიშვილი. სპორტსმენთა ნერვ-კუნთოვანი აპარატის ფუნქციური მდგომარეობის შესწავლისათვის	
R. A. Svanishvili. Study of the neuromuscular apparatus in sportsmen	
А. А. Унгиадзе, Д. Ш. Давитулиани. Изменения электрической активности поясной извилины, вызванные раздражением гиппокампа	211
ა. უნგიადე, დ. დავითულიანი. სარტყლისებრი ხვეულის ელექტრული აქტივობის ცვლილება ჰიპოკამპის გაღიზიანების საპასუხოდ	
A. A. Ungiadze, D. Sh. Davituliiani. Changes in electrical activity of cingulate gyrus elicited by hippocampal stimulation	
Г. М. Шенгелия, Л. Д. Чейшвили. Изучение формы и поверхности эритроцитов при некоторых экспериментальных гельминтозах с помощью растровой электронной микроскопии	218
გ. შენგელია, ლ. ქეიშვილი. ერიტროციტების ფორმისა და ზედაპირის შესწავლა ზოგიერთი ექსპერიმენტული ჰელმინთოზის დროს, რასტრული ელექტრონული მიკროსკოპით	
G. M. Shengelia, L. D. Cheishvili. Scanning electron microscopic study of the form and surface of erythrocytes in experimental helminthiasis	
Е. Г. Мхеидзе, Г. И. Кикнадзе, И. Л. Лазриев. Ультраструктурные особенности синапсов коры головного мозга крыс при повышенной двигательной активности	223
ე. მხეიძე, გ. კიკნაძე, ი. ლაზრიევი. ვირთაგვების თავის ტვინის ქერქის სინაფსების ულტრასტრუქტურული თავისებურებანი გაძლიერებული მოტორული აქტივობის დროს	
E. G. Mkhaidze, G. I. Kiknadze, I. L. Lazriev. The ultra-structural peculiarities of synapses of the rat cerebral cortex with enhanced motor activity	
А. К. Векуа, Н. С. Мамацашвили, Д. М. Тушабрамишвили. Некоторые итоги палеонтолого-палинологического изучения Бронзовой пещеры (Цухвати, Зап. Грузия)	231
ა. ვეკუა, ნ. მამაცაშვილი, დ. თუშაბრამიშვილი. ბრინჯაოს მღვიმის პალეონტოლოგიურ-პალინოლოგიური შესწავლის ზოგიერთი შედეგი (ცუხვათი, დას. საქართველო)	
A. K. Vekua, N. S. Mamatsashvili, D. M. Tushabramishvili. Some results on the paleontological and palynological studies of the bronzovaya cave (Tsutskhvati, Western Georgia)	
Д. Г. Цкипуришвили, В. В. Чавчанидзе, Н. П. Наумов, В. С. Лобачев. Статистико-вероятностное моделирование пространственной структуры популяции большой песчанки (<i>Rhombomys opimus</i>)	238
დ. ცკიპურიშვილი, ვ. ჭავჭავანიძე, ნ. ნაუმოვი, ვ. ლობახოვი. დიდი მუქეშის (<i>Rhombomys opimus</i>) პოპულაციის გავრცელებულობის სტატისტიკურ-ალბათური მოდელირება	
D. G. Tskipurishvili, U. U. Chavchanidze, N. P. Naumov, V. S. Lobachov. The statistical-probabilistic simulation of the spatial structure of the population of <i>Rhombomys opimus</i>	

И. Г. Чиракадзе, Т. Г. Чанишвили. Некоторые особенности вирулентных мутантов умеренных фагов *S. typhimurium*

ი. ჭირაკაძე, თ. ჭანიშვილი. *S. typhimurium*-ის ზომიერი ფაგების ლენტური მუტანტების ზოგიერთი თავისებურებანი

I. G. Chirakadze, T. G. Chanishvili. Some peculiarities of virulent mutants of *S. typhimurium* temperate phages

В. Л. Менабде. Мутагенные факторы наследственной изменчивости растений

ვ. მენაბდე. მენაბდის მემკვიდრული ცვალებადობის მუტაგენური ფაქტორები

V. L. Menabde. Mutagenic factors of hereditary variability of plants

Г. В. Цитланидзе, М. М. Заалишвили. О некоторых свойствах миозина В сердечной мышцы кролика

გ. წითლანიძე, მ. ზაალიშვილი. შინაური კურდღლის გულის კუნთის მიოზინ ბ-ს ზოგიერთი თვისების შესახებ

G. V. Tsitlanadze, M. M. Zaalishvili. Some properties of myosin B from rabbit cardiac muscle

В. Т. Бегияшвили, В. Г. Меладзе, Н. П. Митагвария. Математическое описание возможного принципа регуляции тонуса мозговых сосудов при изменениях внутрисосудистого давления

ვ. ბეგიაშვილი, ვ. მელაძე, ნ. მითაგვარია. სისხლძარღვშია წნევის ცვლილებების დროს თავის ტვინის სისხლძარღვთა ტონუსის რეგულაციის შესახებ პრინციპის მათემატიკური აღწერა

V. T. Begiashvili, V. G. Meladze, N. P. Mitagvaria. Mathematical description of a possible principles of cerebrovascular tone regulation during alteration of the intravascular pressure

Краткие сообщения
 მოკლე წერილები
 Short communications

О. Г. Батиашвили, Е. М. Шилакадзе, Г. В. Цинцадзе, А. Н. Нариманидзе, Г. М. Манвелидзе, К. С. Таргамадзе. Испытание противотуберкулезной активности некоторых координационных соединений кобальта, никеля, цинка с тубазидом и ларусаном в эксперименте на животных

ო. ბათიაშვილი, ე. შილაკაძე, გ. ცინცაძე, ა. ნარიმანიძე, გ. მანველიძე, ქ. თარგამაძე. ტუბაზიდთან და ლარუსანთან კობალტის, ნიკელისა და თუთიის ზოგიერთი კოორდინაციული ნაერთების ანტიტუბერკულოზური თვისებების გამოცდა ცხოველებზე ექსპერიმენტში

O. F. Batiashvili, E. M. Chilakadze, G. V. Tsintsadze, A. P. Narimanidze, G. M. Manvelidze, K. S. Targamadze. Antitubercular property testing on animals of some coordination compounds of cobalt, nickel and zinc with tubazidum and larusanum

Д. А. Прангишвили. Двухкомпонентная рибонуклеотидилтрансфераза *E. coli*: зависимость количества синтезированного полимера от времени синтеза

დ. ფრანგიშვილი. ორკომპონენტური რიბონუკლეოტიდილტრანსფერაზა *E. coli*-დან: სინთეზირებული პოლიმერის რაოდენობის დამოკიდებულება სინთეზის ხანგრძლივობაზე

D. A. Prangishvili. Two component ribonucleotidyl transferase from *E. coli*: dependence of the synthesized polymer quantity on the reaction time

С. Н. Цагарели. Количественная оценка отсроченных реакций

ს. ცაგარელი. დაყოვნებულ რეაქციათა რაოდენობრივი შეფასება.

S. N. Tsagareli. Quantitative estimation of delayed reactions

Хроника
 ქრონიკა.
 Chronicle

И. К. Мурванишвили. VII конгресс европейских микологов

ი. მურვანიშვილი. ევროპის მიკოლოგთა VII კონგრესი.

УДК 612.825.262

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ВЛИЯНИЕ *LOCUS COERULEUS* НА СПОНТАННЫЕ И ВЫЗВАННЫЕ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ КОРЫ

Т. К. Иоселиани, Д. Е. Джамаспишвили, Т. Б. Гловелли

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

Поступила в редакцию 20.6.1977

На ненаркотизированных обездвиженных кошках, в условиях острого опыта, исследовалось влияние раздражения *Locus coeruleus* (свое место — СМ) на спонтанные и вызванные разряды нейронов зрительной коры (поле 17). Было найдено, что зрительные нейроны, реагирующие на ритмическое раздражение СМ по характеру ответных реакций можно разделить на две группы. В нейронах одной группы, на фоне ритмического раздражения СМ, происходит подавление спонтанной активности, в то время как в нейронах другой группы раздражение СМ вызывает усиление как спонтанных, так и вызванных реакций. Исследование эффектов раздражения зрительного тракта и СМ на одних и тех же нейронах показало, что раздражение СМ оказывает угнетающее влияние на те нейроны, активность которых подавляется на фоне фотостимуляции. На нейроны, которые в ответ на фотостимуляцию генерируют вызванные спайковые разряды, активация СМ оказывает облегчающее влияние.

Locus coeruleus — самое крупное скопление моноаминергических нейронов в среднем мозге [2, 6] — в последнее время привлекает внимание многих исследователей. Интерес к этому ядру в значительной степени обусловлен теми морфологическими данными, согласно которым СМ устанавливает эфферентные связи со многими отделами центральной нервной системы [5, 7, 12]. По немногочисленным литературным данным СМ оказывает тормозящее влияние на пирамидные нейроны гиппокампа [15], а на релейные клетки наружного колленчатого тела может влиять облегчающе [13]. После работ Жуве и др. [9] считалось, что СМ, с активированием которого связывали дисинхронизацию электрической активности коры больших полушарий, контролирует фазу парадоксального сна. Однако недавние работы [8] не подтверждают столь существенную роль СМ в регуляции цикла сна и бодрствования.

Относительно функциональной связи СМ с новой корой известно немного. Диффузное содержание норадреналина во многих областях новой коры и наличие восходящих путей от СМ к новой коре [3, 4] наводит на мысль, что это ядро может оказывать определенное влияние на активность коры. В прилагаемой работе изложены результаты исследования эффектов раздражения СМ на нейронную активность первичной области зрительной коры. Особое внимание уделено выяснению характера того влияния, которое это ядро оказывает на функционально неоднородные нейроны данной области.

Опыты проводились на 12 ненаркотизированных кошках в условиях острого эксперимента. После операции прекращалась подача эфира, препараты обездвигивались мышечным релаксантом (диоксоний) и переводились на искусственное дыхание. Для раздражения СМ в головной мозг стереотаксически вживлялись биполярные константановые электроды. После опыта головной мозг фиксировался в 10%-ном растворе формалина и на его фронтальных срезах определялась локализация неизолированных кончиков раздражающих электродов. Ответные разряды нейронов зрительной коры вызывались раздражением глаза ритмическими световыми вспышками. Во всех опытах раздражались оба глаза при фиксированных атропином (1%) зрачках (частота варьировалась от 2 до 10 в с). Спонтанные и вызванные спайковые разряды отводились внеклеточными стеклянными микрокапиллярами, заполненными 1,5М цитратом натрия. Суммарные потенциалы коры отводились серебряными макроэлектродами, униполярно от поверхности зрительной области. Биопотенциалы регистрировались на фотопленке, с экрана двухлучевого осциллоскопа Амплиор-II (Альвар). СМ раздражалось прямоугольными электрическими стимулами, подаваемыми от стимулятора (Физиовар-ТР, Альвар), с изолирующими трансформаторами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было исследовано 180 нейронов поля 17. При погружении микроэлектрода в глубь зрительной коры наряду с «молчащими» нейронами регистрировались нейроны с разными уровнями спонтанной активности. Нейроны поля 17 отличались друг от друга и ответными реакциями, возникавшими при раздражении глаза. Одни нейроны (20%) оказывались «индифферентными» и их спонтанная активность оставалась почти без изменения в течение всего периода фотостимуляции. Эти нейроны, по всей вероятности, принадлежат к группе «А» по классификации Юнга [10]. Наряду с этими «индифферентными» нейронами микроэлектрод часто регистрировал активность таких нейронов, которые определенным образом реагировали на раздражение глаза. В одних нейронах (28%) вспышка света вызывала кратковременное подавление, а в других — усиление их спонтанной активности. Но чаще всего встречались нейроны, которые генерировали вызванные разряды разной сложности.

После установления типов вызванных реакций нейронов в ответ на модальностноспецифическое раздражение на 96 нейронах были исследованы эффекты раздражения СМ. На рис. 1 представлен случай, когда ритмическое раздражение СМ приводило к усилению спонтанной активности регистрируемого нейрона (рис. 1а). После выключения раздражения восстанавливался достимуляционный уровень спонтанной активности (рис. 1б). Наряду с подобными нейронами встречались и такие, активность которых подавлялась на фоне ритмического раздражения СМ (рис. 1в, г). Подавление спонтанной активности, как и ее последующее восстановление после прекращения раздражения СМ, происходило не сразу, а через некоторое время после включения и выключения раздражения.

Исходя из того, что зрительные нейроны по разному реагировали не только на электрическое раздражение СМ, но также и на фотостимуляцию, в последующих опытах, с целью уточнения характера влияния СМ на функционально неоднородные нейроны, эффекты фотостимуляции и электрического раздражения СМ исследовались на одних

и тех же нейронах. На рис. 2 представлен один из таких опытов. Регистрируемый нейрон на фоне фотостимуляции генерировал грубые разряды (рис. 2а), которым, при одиночных раздражениях, предшествовали кратковременные паузы молчания. От поверхности зрительной

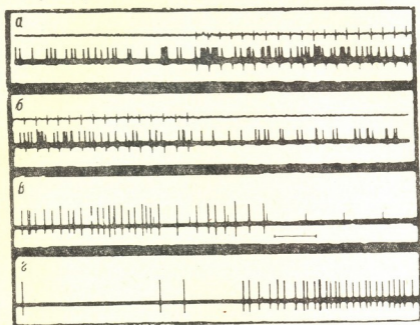


Рис. 1. Эффекты электрического раздражения СМ. Регистрируется спонтанная активность двух нейронов до, на фоне и после раздражения СМ (момент раздражения обозначается артефактом). Параметры раздражения СМ— 9 Гц, 4 В (а, б) и 2,5 Гц, 3 В (в, г); время — 400 мс

коры отводились первичные суммарные ответы. На записи видно, что из-за относительно высокой частоты фотостимуляции (10 в с) регист-

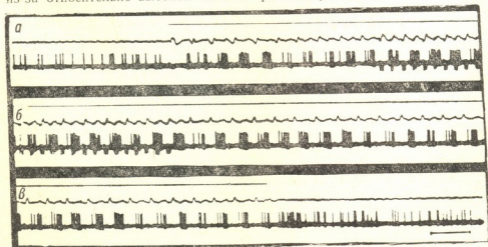


Рис. 2. Влияние СМ на вызванные разряды нейрона. Регистрируется: нейронная активность (нижняя запись) и суммарные потенциалы (верхняя запись); фотостимуляция (частота 10 Гц) отмечается сплошной линией, а раздражение СМ (по 4 стимула частотой 75 Гц, 3 В)— артефактами; время — 400 мс

рируемый нейрон не воспроизводил ритм светового раздражения и поэтому каждый четный стимул оставался без соответствующего эффекта (рис. 2а). Когда же каждой световой вспышке предшествовало групповое раздражение СМ короткими сериями ритмических стимулов (по 4 стимула частотой 75 Гц, 3 В), эффекты светового раздражения облегчались: усиливались групповые разряды регистрируемого нейрона и нарастала амплитуда корковых потенциалов. Однако частота возникновения групповых разрядов нейрона не менялась (рис. 2б). После выключения раздражения СМ корковые ответы и вызванные разряды нейрона постепенно вновь ослабевали (рис. 2в). С усилением электрического раздражения СМ нарастало его облегчающее влияние на зри-

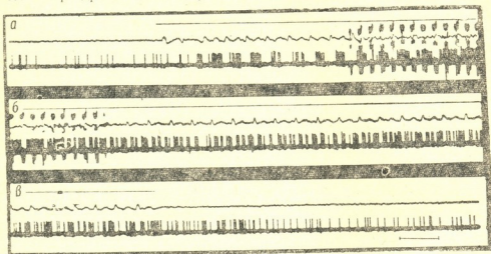


Рис. 3. Влияние СМ на вызванные разряды нейрона (обозначения те же, что на рис. 3); фотостимуляция—10 Гц; раздражение СМ—по 4 стимула частотой 75 Гц, 5 В; время—400 мс

тельный нейрон. Так, на рис. 3а-в приведен один из таких случаев. На осциллограмме «а» приводится спонтанная активность нейрона и его вызванные разряды в ответ на ритмическое световое раздражение. Добавление электрического раздражения СМ большей интенсивности

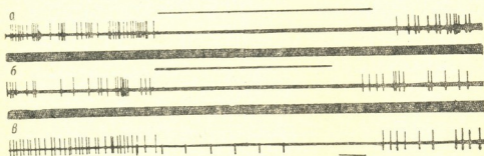


Рис. 4. Эффекты раздражения СМ и фотостимуляции на активность одного и того же нейрона. Сплошные линии над осциллограммами «а» и «б»— фотостимуляция (2, 5 Гц), артефакты на «в»— раздражение СМ (2,5 Гц, 4 В); время—400 мс

(по 4 стимула частотой 75 Гц, 5 В) значительно усиливало ответные реакции нейрона (рис. 3а,б). Более того, нейрон облегчался настолько, что начинал генерировать групповые разряды уже на каждую вспышку.

Облегченное состояние нейрона сохранялось довольно долго после прекращения стимуляции СМ (рис. 3б,в).

Иное влияние оказывало СМ на те нейроны зрительной коры, активность которых подавлялась во время фотостимуляции. На фоне умеренного ритмического раздражения СМ частота спонтанных разрядов снижалась, а при достаточно сильном раздражении СМ происходило их полное блокирование. На рис. 4 приводится один из опытов с регистрацией активности подобных нейронов. На осциллограммах «а» и «б» показано торможение одного и того же нейрона на фоне ритмической фотостимуляции (2,5 Гц). На осциллограмме «в» видно, что спонтанная активность нейрона несколько повышена в результате нескольких применений световой стимуляции. Раздражение СМ (2,5 Гц, 4 В) вызывало полное подавление спонтанной активности нейрона, хотя оно наступало не сразу, а с некоторым латентным периодом (рис. 4в). Восстановление спонтанной активности, после прекращения раздражения СМ, также происходило через некоторое время после прекращения раздражения, что свидетельствует о тормозном последствии данного раздражения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Микроэлектродное исследование реакций нейронов зрительной коры показало, что нейроны данной области по-разному реагируют на раздражение СМ: на фоне ритмического раздражения СМ в одних нейронах усиливается спонтанная активность, в то время как в других происходит снижение частоты или полное подавление спонтанных разрядов. Действие СМ на зрительные нейроны не ограничивается периодом раздражения, а проявляется некоторое время даже после прекращения раздражения.

Исследование эффектов электрического раздражения СМ и ритмической фотостимуляции на одних и тех же нейронах показало, что нейроны, которые тормозятся в ответ на модальностьспецифическое раздражение, тормозятся и на фоне раздражения СМ. Нейроны функциональной группы, генерирующей вызванные разряды в ответ на модальностьспецифическое раздражение, облегчаются во время раздражения СМ.

Исходя из литературных данных, согласно которым между СМ и наружным коленчатым телом существует функциональная связь [13], можно полагать, что СМ может влиять на активность нейронов зрительной коры через модулирование активности релейных клеток НКТ. В настоящих экспериментах не исследовались эффекты раздражения СМ на геникулярные нейроны и потому трудно судить о той удельной роли, которую играют изменения геникуло-кортикальной афферентации в вышеописанных реакциях зрительных нейронов. Однако наличие норадренергических терминалей в коре [4] и прямых церулео-кортикальных путей [14], с одной стороны, и двойное (облегчающее и тормозящее) действие непосредственной (микроэлектрофоретической) аппликации норадреналина на зрительные нейроны [1, 11], с другой стороны, позволяют полагать, что изменение спонтанных и вызванных реакций зрительных нейронов, наблюдаемые на фоне раздражения СМ, должны осуществляться, по крайней мере частично, на уровне коры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кожечкин С. Н. В кн.: Физиологические механизмы памяти, Пушино-на-Оке, 1973, 89—97.



2. Dahlstrom A., Fuxe K. Acta Physiol. Scand. **62**, (Suppl.), 232, 1—55, 1964.
 3. Fuxe K. Acta Physiol. Scand. **64** (Suppl.), 247, 39—85, 1965.
 4. Fuxe K., Hamberger B., Hokfelt. Brain Res., **8**, 125—131, 1968.
 5. Jakobovitz D. M., Palkovitz M. J. Comp. Neurol., **157**, 13—28, 1974.
 6. Jones B. E., Moore R. Y. J. Comp. Neurol., **157**, 43—52, 1974.
 7. Jones B. E., Moore R. Y. Brain Res., **127**, 23—53, 1977.
 8. Jones B. E., Harper S. T., Halaris A. E. Brain Res., **124**, 473—496, 1977.
 9. Jouvet M. Pharmacol. and Future Man, **4**, 103—107, 1973.
 10. Jung R., Baumgartner G. Pflügers Arch. ges. Physiol., **261**, 434—456, 1965.
 11. Krnievic K. Intern. Rev. Neurobiol., **7**, 41—98, 1964.
 12. Llamas A., Reimoso-Suarez, Martinez E. Brain Res., **68**, 331—336, 1975.
 13. Nakai Y., Takaory S. Brain Res., **71**, 47—60, 1974.
 14. Nakamura S., J. Physiol., **267**, 641—658, 1977.
 15. Segal M., Bloom F. E. Brain Res., **72**, 99—114, 1974.

LOCUS COERULEUS-ის გავლენა მხედველობის ქერქის ნეირონების სპონტანურ და გავიწვეულ რეაქციებზე

თ. იოსელიანი, დ. ჯამასპიშვილი, თ. გლოველი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

მწვავე ექსპერიმენტის პირობებში, უნარკოზო გაუმოძრაებელ კატეზზე, შესწავლილ იქნა *Locus coeruleus*-ის (ლურჯი ადგილის) გალიზიანების გავლენა მხედველობის ქერქის (მე-17 ველი) ნეირონების სპონტანურ და გამოწვეულ განმუხტებებზე. აღმოჩნდა, რომ ლურჯი ადგილის რიტმულ გალიზიანებაზე მორეაგირე ნეირონები, თავიანთი საპასუხო რეაქციების მიხედვით, შეიძლება ორ ჯგუფად დაიყოს. ერთი ჯგუფის ნეირონები ლურჯი ადგილის რიტმულ გალიზიანებას სპონტანური აქტივობის დათრგუნვით უპასუხებენ, ხოლო მეორე ჯგუფის ნეირონებში აღნიშნული გალიზიანება იწვევს როგორც სპონტანური, ისე გამოწვეული რეაქციების გაძლიერებას. ლურჯი ადგილის ელექტრული გალიზიანებისა და ფოტოსტიმულაციის ეფექტების ერთსა და იმავე ნეირონებზე შესწავლით გამოირკვა, რომ ლურჯი ადგილის გალიზიანება და მთრგუნველად მოქმედებს იმ ნეირონების აქტივობაზე, რომლებიც კავდებიან ფოტოსტიმულაციის გავლენით, ხოლო გამაადვილებლად მოქმედებს იმ ნეირონებზე, რომლებიც ფოტოსტიმულაციას გამოწვეული სპაიკური განმუხტებებით უპასუხებენ.

INFLUENCE OF LOCUS COERULEUS ON SPONTANEOUS ACTIVITY AND EVOKED RESPONSES OF NEURONS IN THE VISUAL CORTEX

T. K. IOSELIANI, D. E. JAMASPISHVILI, T. B. GLOVELI

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

S u m m a r y

Influence of stimulation of locus coeruleus (LC) on spontaneous and evoked discharges of neurons in the visual cortex (field 17) has been studied in acu-



te experiments on unanaesthetized immobilized cats. According to their responsiveness to LC stimulation the visual neurons may be divided into two groups: during rhythmic LC stimulation the neurons of one group undergo inhibition, while the other group becomes facilitated. Testing the effects of both photic stimulation and LC electrical stimulation on the same neurons has shown that the latter exerts a suppressing influence on the neurons which are inhibited in response to photic stimulation and a fascilitatory influence on those which generate evoked spike discharges in response to photic stimulation.

УДК 612.766.1

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

К ИЗУЧЕНИЮ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО АППАРАТА У СПОРТСМЕНОВ

Р. А. Сванишвили

Тбилисский государственный медицинский институт

Поступила в редакцию 12.10.1977

В статье рассмотрены вопросы, относящиеся к комплексному изучению функционального состояния нервно-мышечного аппарата у различных групп спортсменов. Особое внимание уделено трактовке отдельных физиологических параметров нервно-мышечного аппарата, полученных при хронаксиметрических и миотонометрических исследованиях с целью оценки функционального статуса мышечной системы у систематически тренирующихся спортсменов.

В физиологии спорта и в спортивной медицине при лабораторном исследовании спортсменов большое внимание уделяется комплексному изучению функционального состояния нервно-мышечного аппарата.

Установлено, что под влиянием тренировок в определенной степени изменяется как электровозбудимость [13, 2, 8, 6, 7, 3], так и тонус [12, 14, 5, 9, 6] скелетной мускулатуры, на основе чего происходит значительное улучшение функционального состояния мышечной системы.

Несмотря на то, что при исследовании нервно-мышечного аппарата электромиографический метод является основным определяющим функциональное состояние данной двигательной системы, все же из-за сравнительно сложной методики его не всегда удается использовать, особенно во время исследования большого числа спортсменов.

К более доступным методам можно отнести хронаксиметрию и миотонометрию, которые до сегодняшнего дня остаются распространенными методами функциональной оценки нервно-мышечного аппарата при массовом врачебно-спортивном обследовании спортсменов. Однако следует отметить, что, несмотря на существующие исследования в этой области, ряд вопросов, касающихся оценки функционального статуса скелетной мускулатуры, особенно у различных групп спортсменов, пока все еще остается не изученным окончательно.

В задачу работы входило сравнительное изучение отдельных параметров нервно-мышечного аппарата при функциональном исследовании спортсменов различной спортивной квалификации, специализации и направленности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Совместно с А. К. Зондзе нами были обследованы 231 человек, из них 211 спортсменов и 20 физкультурников (мужчин) в возрасте 19—28 лет. Среди исследуемых были спортсмены высокой (мастера спорта, перворазрядники — 134 человека) квалификации и спортсмены массовых разрядов (второй, третий разряд — 77 человек). По спор-

тивной специализации они подразделялись следующим образом: гимнасты — 25, борцы — 18, штангисты — 16, боксеры — 13, велосиподисты (гонщики) — 26, гребцы — 11, пловцы — 26, лыжники (бегуны) — 30, баскетболисты — 14 и футболисты — 32 человека.

Хронаксия определялась по общепринятой методике с помощью прибора ЦЕЭ-01, а тонус — электромиотонометром ЭТ-3. Тонус мышц исследовался в состоянии покоя (полного расслабления) и при максимальном напряжении.

Хронаксиметрические и миотонометрические исследования проводились на правой двуглавой мышце плеча, общих сгибателях и разгибателях пальцев руки, на большеберцовой и икроножной мышцах голени.

Все исследования проводились в лабораторных условиях утром, после предварительного отдыха. У определенной группы спортсменов (58 человек) функциональное исследование нервно-мышечного аппарата проводилось в динамике — в начале и в конце учебно-тренировочного периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что четкая разница в отношении величин хронаксиметрических параметров мышц наблюдается в основном между спортсменами и физкультурниками. Так, например, если реобаза у спортсменов была равна: в мышцах общих сгибателей пальцев руки — $56 \pm 0,62$; общих разгибателей пальцев руки — $73 \pm 0,75$; большеберцовой — $90 \pm 0,60$, икроножной мышцы — $92,1 \pm 0,62 В$, то среди физкультурников, то есть менее тренированных лиц, данный параметр оказался равным: в мышцах общих разгибателей пальцев руки — $76,6 \pm 2,24$; большеберцовой — $108,44 \pm 3,27$ и икроножной мышцы — $102,66 \pm 3,19 В$. Меньшая величина порога электровозбудимости — реобаза, как известно, указывает на высокое функциональное состояние нервно-мышечного аппарата, свойственное тренированным спортсменам [2, 9, 6, 3]. Низкие величины хронаксии, по сравнению с данными, принятыми для здоровых, но нетренированных лиц, были получены у спортсменов. Между спортсменами высокой и низкой квалификации нам не удалось установить достоверную разницу величин указанного параметра (табл. 1).

Таблица 1

Показатели реобазы и хронаксии скелетной мускулатуры у спортсменов различной квалификации (М—м)

Исследуемый контингент	Общие сгибатели пальцев руки		Общие разгибатели пальцев руки		Большеберцовая мышца голени		Икроножная мышца голени	
	реобаза	хронаксия	реобаза	хронаксия	реобаза	хронаксия	реобаза	хронаксия
Спортсмены высокой квалификации	$55,5 \pm 1,06$	$0,13 \pm 0,088$	$70,9 \pm 1,53$	$0,22 \pm 0,005$	$85,8 \pm 0,75$	$0,22 \pm 0,004$	$89,6 \pm 0,83$	$0,29 \pm 0,04$
Спортсмены сравнительно низкой квалификации	$56,2 \pm 1,88$	$0,10 \pm 0,008$	$74,8 \pm 1,69$	$0,16 \pm 0,008$	$95,4 \pm 1,63$	$0,24 \pm 0,02$	$95 \pm 2,09$	$0,31 \pm 0,009$

При рассмотрении хронаксиметрического показателя у спортсменов — представителей различных видов спорта, а также среди

двух групп спортсменов, имеющих разную направленность в тренировочном процессе — тренирующихся «на выносливость» и в скоростно-силовых видах спорта, нам не удалось также установить достоверную разницу в величинах этого параметра.

Анализ нашего материала позволил установить, что зависимость между показателями реобазы и хронаксии, с одной стороны, и квалификацией спортсменов, с другой, как это утверждают некоторые авторы [13, 10, 7], не всегда наблюдается. По нашим данным нередко при сравнительно высоких величинах реобазы у спортсменов наблюдается меньшая величина хронаксии и наоборот.

Среди спортсменов высокой и сравнительно низкой квалификации отмечается почти одинаковое соотношение показателей хронаксии между мышцами антагонистами. У квалифицированных спортсменов соотношение хронаксии между общими разгибателями и сгибателями пальцев руки было равно 1,7:1, а у менее квалифицированных — 1,6:1. Соотношение хронаксии между задней и передней группами мышц голени равнялось: у первых — 1,3:1, а у вторых — 1,2:1.

Таким образом, на основании наших исследований можно заключить, что метод хронаксиметрии имеет ограниченные возможности, заключающиеся в основном в способности дифференцировать состояние нервно-мышечного аппарата у спортсменов и лиц, не занимающихся спортом.

По данным микроэлектротонетрии тонус мышц у спортсменов в состоянии покоя в условных единицах был равен: двуглавой мышцы правой руки — $75 \pm 0,48$; общих сгибателей пальцев руки — $78 \pm 0,36$; общих разгибателей пальцев руки — $76 \pm 0,67$; большеберцовой мышцы голени — $85 \pm 0,35$ и икроножной мышцы голени — $75 \pm 0,44$.

Те же показатели среди физкультурников были следующими: на двуглавой мышце правой руки — $65,7 \pm 2,15$; на общих разгибателях пальцев правой руки — $67,7 \pm 1,98$; на большеберцовой мышце голени — $85,5 \pm 1,72$ и на икроножной мышце голени — $69,4 \pm 1,7$.

Вышеприведенные данные показывают, что тонус мышц у лиц, систематически уделяющих значительное время занятиям спортом, имеет более высокие показатели, чем тонус мышц физкультурников, причем это обнаруживается не только на какой-либо одной локальной группе мышц, а является характерным для мышечной системы в целом, что соответствует и литературным данным [11, 12, 14, 4, 6].

Ввиду того, что при изучении тонуса мышц важное значение имеет исследование данного параметра не только в состоянии покоя (максимального расслабления), но также и во время сокращения (максимального напряжения), как это отмечается в литературе [1], нами рассчитывалась разница между этими показателями, указывающая на диапазон изменений тонуса скелетной мускулатуры (табл. 2).

Как видно из таблицы, четкой разницы между группами спортсменов высокой и сравнительно низкой квалификации по показателям тонуса в покое и при напряжении не обнаруживается. В то же время разность между этими показателями дает совершенно отчетливую картину. Здесь обнаружилось превалирование разности у спортсменов высокой квалификации: по общим сгибателям пальцев — на 24,1%, по общим разгибателям пальцев — на 15,3%, по большеберцовой мышце голени — на 16,4% и по икроножной мышце — на 18,5%. В отношении же спортсменов сравнительно низкой квалификации в той же последовательности эта разность была равной 13,8%, 8,9%, 7,2% и 11,8%.

Отчетливая разница в показателях тонуса мышц в покое и при напряжении была отмечена между спортсменами двух групп — преимущественно тренирующихся в скоростно-силовых видах спорта и «на



ИСТИСЭИ
ЭИЭАИИИИИИИИ

Показатели тонуса скелетной мускулатуры у спортсменов различной квалификации (M+m)

Исследуемый контингент	Общие сгибатели пальцев руки				Общие разгибатели пальцев руки				Большеберцовая мышца голени				Икроножная мышца голени			
	в по- кое	при нап- ряжении	раз- ность	разность в %	в по- кое	при нап- ряжении	раз- ность	разность в %	в по- кое	при нап- ряжении	разность	разность в %	в по- кое	при нап- ряжении	раз- ность	разность в %
Спортсмены высокой квали- фикации	74,1 ± 0,52	92,0 ± 0,41	15,2 ± 0,53	24,1	75,4 ± 0,53	87,5 ± 0,38	15,8 ± 0,33	15,3	82,9 ± 0,40	93,2 ± 0,17	11,0 ± 0,38	16,4	72,8 ± 0,49	86,4 ± 0,34	15,4 ± 0,49	18,5
Спортсмены сравнительно низкой квали- фикации	79± 0,47	90± 0,40	11,5 ± 0,23	13,8	79,8 ± 0,52	86,6 ± 0,37	10,4 ± 0,53	8,9	89,3 ± 0,28	95,8 ± 0,38	6,6 ± 0,35	7,2	79,1 ± 0,38	88,4 ± 0,38	9,0 ± 0,40	11,8

выносливость» (табл. 3), что оказалось статистически достоверным ($P < 0,001-0,01$).

Сравнительно высокий тонус мышц у спортсменов скоростно-силовой группы в основном можно объяснить более частым применением упражнений с качественной проработкой мускулатуры в процессе тренировочных занятий, способствующих повышению тонуса скелетной мускулатуры.

Таблица 3

Показатели тонуса скелетной мускулатуры у спортсменов, преимущественно тренирующихся скоростно-силовыми видами спорта и на «выносливость» ($M \pm m$)

Группа мышц	Спортсмены, тренирующиеся в скоростно-силовых видах спорта		Спортсмены, тренирующиеся «на выносливость»	
	в покое	при напряжении	в покое	при напряжении
Общие сгибатели пальцев руки	80,0±0,67	91,8±0,29	74,6±0,84	86,9±0,39
Общие разгибатели пальцев руки	80,5±0,62	91,2±0,34	72,4±0,72	84,4±0,36
Большеберцовая мышца голени	89,6±0,32	96,5±0,14	82,8±0,41	92,4±0,21
Икроножная мышца голени	80,5±0,42	91,1±0,29	72,1±0,62	85,5±0,31

Исходя из вышеизложенного, следует полагать, что при изучении тонуса скелетной мускулатуры у спортсменов в основном нужно принимать во внимание как величину разности тонуса между покоем и напряжением, так и направленность тренировочного процесса.

Динамические наблюдения за изменением тонуса в течение двух лет позволили установить значительное улучшение функционального состояния мышечной системы у спортсменов в отличие от физкультурников. Так например, тонус двуглавой мышцы как в покое (до начала тренировки он был равным 67,1±0,94, а в конце тренировочного периода — 77,2±0,34), так и при напряжении (до тренировки — 80,4±1,12, в конце — 88,9±0,34) достоверно увеличился ($P < 0,001$) у систематически тренирующихся спортсменов, тогда как среди физкультурников, менее активно занимающихся физическими упражнениями, за этот же период не были выявлены достоверные положительные сдвиги.

Таким образом, во врачебно-спортивной практике хронометрические и миотометрические исследования в основном позволяют установить разницу в функциональном состоянии нервно-мышечного аппарата между спортсменами, проходящими специализированную подготовку, и физкультурниками, которые значительно уступают спортсменам в объеме занятий физическими упражнениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беритов И. С. Общая физиология мышечной и нервной системы, «Медицина», М., I, 1959.
2. Васильева В. В. Учен. записки ГДОЛИФК им. П. Ф. Лесгафта, 3, 54—60, 1949.
3. Вэй-Цхун-Вэнь. Теория и практика физкультуры, 4, 42—45, 1962.
4. Гандельсман А. Б. Теория и практика физкультуры, 6, 132—135, 1954.

5. Дариданова А. В., Корякина Л. Ф. Тез. конф. по вопросам физиологии спорта, Л., 1955, 41—43.
6. Зондзе А. К. Материалы к вопросу диагностической ценности неврологических показателей состояния тренированности спортсмена, Автореф. докт. диссертации, Тбилиси, 1959.
7. Ильина Л. И., Кузьмина В. П. Теория и практика физкультуры, 6, 463—467, 1961.
8. Косовская Э. Б., Корякина Л. Ф. Теория и практика физкультуры, 5, 576—583, 1952.
9. Крестовников А. Н. Очерки по физиологии физических упражнений, «Физкультура и спорт», М., 1951.
10. Крестовников А. Н., Бойченко И. П., Васильева В. В., Косовская Э. Б. Теория и практика физкультуры, 8, 565—570, 1951.
11. Раздольский И. И. В сб.: Врачебный контроль при занятиях физической культурой, М., 1937, 313—343.
12. Ткачева В. М. Ученые записки ГДОЛИФК им. П. Ф. Лесгафта, 4, 42—47, 1949.
13. Уфляяд Ю. М. Физиологический журнал СССР им. Сеченова 40, 1, 106—114, 1954.
14. Фанагорская Т. П. Клиническая медицина, 10, 28—34, 1951.

სპორტსმენთა ნერვ-კუნთოვანი აპარატის ფუნქციური მდგომარეობის შემსწავლისათვის

რ. სვანიშვილი

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

სპორტსმენთა ნერვ-კუნთოვანი აპარატის ფუნქციური მდგომარეობის შესასწავლად ჩატარდა მხრის ორთავა, ხელის თითების საერთო მომხრელებისა და გამშლელების, წვივის წინა და უკანა ჯგუფის კუნთების ქრონაქსიმეტრიული და ელექტრომიოტონომეტრიული გამოკვლევა.

აღმოჩნდა, რომ ხრონაქსიმეტრიული მონაცემების (რეობაზისა და ქრონაქსიის) მიხედვით ძირითადად შესაძლებელია გავარჯიშებული და არა გავარჯიშებული კუნთების ფუნქციური მდგომარეობის დადგენა. მაგრამ სხვადასხვა კვალიფიკაციის სპორტსმენთა შესწავლით გამოირკვა, რომ ყოველთვის არ ხერხდება გაწვრთნილ სპორტსმენთა შორის კუნთების ფუნქციური მდგომარეობის დიფერენცირება ქრონაქსიმეტრიული მონაცემების მიხედვით.

ელექტრომიოტონომეტრიული მეთოდით ჩონჩხის კუნთების ტონუსის გამოკვლევით გამოირკვა, რომ კუნთების ფუნქციურ მდგომარეობას ყველაზე უკეთ ასახავს კუნთის ტონუსი, რომელიც უნდა განისაზღვროს იმის მიხედვით, თუ როგორია სხვაობა კუნთის მაქსიმალური შეკუმშვისა და მოღუნებას შორის. კარგად გავარჯიშებულ სპორტსმენებს აღმოაჩნდათ კუნთების შეკუმშვისა და მოღუნების მაღალი ხარისხი (სხვაობა) ე. ი. ტონუსის მაღალი დონე.

მოზრდილ სპორტსმენთა ქრონაქსიმეტრიული და მიოტონომეტრიული მაჩვენებლები ცვალებადობს, მხოლოდ სისტემატური წვრთნის პროცესში.

2. Серия биологическая, т. 5, № 3.

R. A. SVANISHVILI

Medical Institute, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

For the purpose of studying the functional state of the neuromuscular apparatus electrochronaximetric and electromyotometric investigations have been carried out of such muscles as two-headed arm, common flexions and extensions of fingers, front and posterior groups of muscles of crura.

On the basis of the chronaximetric study (rheobases and chronaxy) the difference in the functional state of the neuromuscular apparatus can be found only among trained and untrained persons. This difference, however, cannot always be noted with regard to the sportsmen of different qualification.

The results of myotometric studies show that the functional state of the skeletal musculature is best of all revealed by the difference which can be obtained between the tension of muscles with great effort and no effort at all. The well trained sportsmen were shown to have a high index of compression and relaxation of muscles, i. e. high muscular tension.

Among adult sportsmen chronaximetric and myotometric indices are changed only in the process of regular trainings.

УДК 612.823

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ИЗМЕНЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЯСНОЙ ИЗВИЛИНЫ, ВЫЗВАННЫЕ РАЗДРАЖЕНИЕМ ГИППОКАМПА

А. А. Унгиадзе, Д. Ш. Давитулиани

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

Поступила в редакцию 3.11.1977

В условиях хронического эксперимента на кошках изучалось функциональное взаимоотношение поясной извилины и гиппокампа. Ритмическая пороговая стимуляция определенных участков гиппокампа вызывает состояние покоя и дремоты, а в электрической активности поясной извилины в это время возникает веретенообразная активность (ВА). Возникновение при стимуляции гиппокампа ВА в поясной извилине говорит о том, что в генезе этих эффектов принимают участие таламические ядра, являющиеся, как известно, пейсмекером ВА. В отношении поясной извилины таким пейсмекером, по всей видимости, являются передние таламические ядра, имеющие прямые дифференцированные проекции к различным полям поясной извилины. Такое заключение было подтверждено специальными опытами: электролитическое повреждение этих ядер устраняло возникновение веретенообразных разрядов в поясной извилине в ответ на стимуляцию гиппокампа.

По известному представлению Папеца [29], привлекаем в свое время внимание электрофизиологов, в основе проявления эмоциональных створов высших млекопитающих лежит активация определенного морфологического круга, замкнутого между гиппокампом и поясной извилиной. Последующими исследованиями представление об «эмоциональном круге» расширилось, однако вопрос о взаимодействии гиппокампа и поясной извилины, как важных звеньев этого «круга», не теряет актуальности и по сегодняшний день. Морфологические и электрофизиологические исследования говорят о наличии нервных связей между этими образованиями [3, 15, 27, 28, 31, 32]. В вопросе же о том, где берут начало и какова ходология путей, связывающая эти структуры, долгое время не было единого мнения. Кахаль [15] описал массивную связку волокон, идущих от клеток поясной извилины к субкикулуму, энторинальной коре и частично заканчивающуюся в гиппокампе. В заднем и среднем отделах поясной извилины был обнаружен исток волокон, который прободает мозолистое тело, переходит в бахромку и вместе с ее волокнами достигает аммонова рога [14, 20]. Вместе с тем более поздними исследованиями было поставлено под сомнение наличие прямых проекций поясной извилины к самому гиппокампу: после разрушения поясной извилины дегенерированные волокна были прослежены только до энторинальной коры, пресубкикулума и парасубкикулума, а в гиппокампе, субкикулуме и зубчатой фасции дегенерированные волокна не были обнаружены [7, 8, 19, 30, 36]. Имеются работы, по данным которых цингулярные вызванные ответы на раздражение гиппокампа генерируются в результате распространения возбуждения через таламические ядра, имеющие прямые связи с поясной извилиной [28, 32, 37].

МЕТОДИКА

Опыты ставились на 8 свободно передвигающихся кошках с электродами, хронически вживленными в различные структуры мозга. Константовые электроды с диаметром изолированного кончика от 120 до 200 мк вживлялись стереотаксически по координатам атласа Джаспера и Аймон-Марсана [22] под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) в передний, средний и задний отделы поясной извилины, дорсальный, вентральный гиппокамп, таламические ядра, сенсомоторную кору. Регистрация электрической активности производилась 8-канальным электроэнцефалографом фирмы «Медикор». Отведение — монополярное. Раздражение мозга — прямоугольными импульсами (длительность 0,2 мс) частотой 100—200 в с. Повреждения таламических ядер осуществлялось путем электрокоагуляции под нембуталовым наркозом, пропусканием тока силой 5—10 мА в течение 30"—1'. Локализация электродов и повреждений верифицировалась на фронтальных серийных срезах мозга.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

По основным цитоархитектоническим критериям поясную извилину делят на два отдела: передний, агранулярный и задний, гранулярный [14, 15, 17, 32]. Эти отделы содержат популяции нейронов, варьирующих по размерам и отличных по структурным особенностям и связям с другими структурами [17, 32]. Однако ряд авторов делит эту структуру на три части: переднюю, медиальную и заднюю. В наших опытах при изучении влияния гиппокампа на поясную извилину была исследована активность этих трех отделов, отличных друг от друга как морфологически, так и по поведенческим, вегетативным и электрофизиологическим характеристикам [2, 4, 5, 26].

Известно, что при ритмической стимуляции гиппокампа, в зависимости от локализации электрода, силы и частоты раздражения, возникают разнообразные ответы поведенческого характера и, соответственно, изменения в электрической активности головного мозга животных [6, 9, 10, 24].

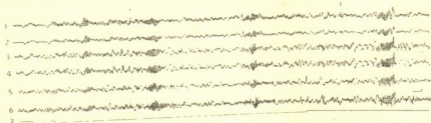


Рис. 1. Влияние раздражения вентрального гиппокампа на электрическую активность структур мозга: 1 — медиального; 2 — переднего, 3, 4 — заднего отделов поясной извилины; 5, 6 — дорсального гиппокампа; 7 — отметка раздражения вентрального гиппокампа (2В, 200 в с). Калибровка на всех рисунках: время — 1 с, амплитуда 200 мкВ

В настоящем исследовании, как было отмечено выше, мы изучали влияние стимуляции гиппокампа на электрическую активность поясной извилины. Это влияние имело место при раздражении как дор-

сального, так и центрального гиппокампа. Оно охватывало всю область поясной извилины, хотя было не одинаково в отношении различных частей извилины. На рис. 1 приведен эффект от раздражения вентрального гиппокампа (А-9,5; L-6,5; Н-7⁺) током напряжением в 2В, частотой 200 в с. На фоне раздражения возникает хорошо выраженная ВА в поясной извилине и гиппокампе. Каждая «вспышка» веретенообразных разрядов характеризуется нарастанием и спадом медленных волн, наподобие впервые описанного Демпси и Морисоном [18] ответа новой коры на таламические раздражения. Эти веретена при первых же применениях стимуляции достигают большой амплитуды. Несколькими большими величинами достигают они в задних отделах поясной извилины (рис. 1). Число волн в каждом веретене достигает 15 в с. Групповые веретенные «вспышки» продолжают генерироваться и после прекращения раздражения. Ясно, что механизм, генерирующий ВА, запускается стимуляцией гиппокампа.

При стимуляции дорсального гиппокампа (А-6,5; L-2; Н-7⁺) ответы наибольшей амплитуды отмечаются в переднем отделе поясной извилины (рис. 2). Стимуляция этих точек гиппокампа вызывает поведенческое состояние покоя: животное перестает передвигаться по экспериментальной кабине, вскоре впадает в дремотное состояние, и в различных отделах поясной извилины регистрируется ВА. Следует

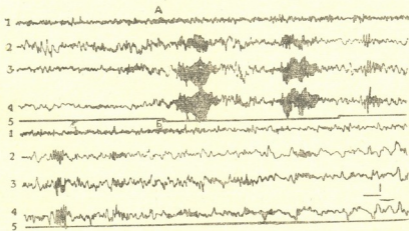


Рис. 2. Влияние раздражения дорсального гиппокампа (2,5 В, 200 в с) на электрическую активность: 1—сенсомоторной коры; 2—заднего и 3,4—переднего отделов поясной извилины; 5—отметка раздражения. Завись В—продолжение А

отметить, что при раздражении гиппокампа ВА, хорошо выраженная в поясной извилине, отсутствует в сенсомоторной коре (рис. 2). Лишь в том случае, когда дремотное состояние переходит в «медленноволновой» сон, ВА приобретает генерализованный характер и регистрируется и в сенсомоторной коре. Стимуляция тех точек гиппокампа, которая вызывала поведенческую реакцию страха (А-4; L-5; Н-7⁺), не давала возникновения ВА в поясной извилине.

Исходя из общественных данных о роли таламических ядер в генерации неокортикальной ВА, естественно было предположить участие таламических ядер и в генезе ВА поясной извилины. Выше было сказано, что по данным ряда авторов [28, 37] поясная извилина имеет прямые связи с передними таламическими ядрами. Для выяснения роли этих ядер в регистрируемых нами эффектах производили их билатер-

ральное повреждение путем электрокоагуляции. На рис. 4 показана схема электролитического повреждения этих ядер. Оказалось, что повреждение устраняет возникновение ВА в поясной извилине и в других структурах мозга при стимуляции как вентрального, так и дорсального гиппокампа.

После данных опытов естественно ставился вопрос: какому из передних таламических ядер следует приписать ведущую роль в генерации ВА в поясной извилине в опытах с раздраженным гиппокампом. Опыты в этом направлении ведутся и их результаты будут сообщены в последующей публикации.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные показывают, что при активации определенных точек гиппокампа в поясной извилине регистрируется ВА, характеризующаяся нарастанием и спадом синхронизированных волн. ВА, регистрируемая в поясной извилине, по всей видимости, является аналогом спонтанных веретенообразных разрядов, возникающих в новой коре при сонном состоянии кошки. В генерации ВА поясной извилины в ответ на гиппокампаальное раздражение следует предположить участие определенных таламических ядер. В настоящее время, согласно «факкультативной теории», в таламических ядрах предполагается наличие очень большого количества (около 35 000) пейсмекеров, генерирующих автономно ВА [12, 13].

В специальной серии опытов было изучено значение дорсомедиального ядра таламуса в вызове ВА поясной извилины в ответ на раздражение гиппокампа. Такая постановка вопроса возникла в результате того, что по анатомическим и физиологическим данным [1, 33] между лимбической системой и межучочным мозгом, через нижнюю ножку таламуса, осуществляется тесная связь крупноклеточной части дорсомедиального ядра таламуса с гиппокампом. Опыты показали, что дорсомедиальное таламическое ядро не принимает участия в генера-

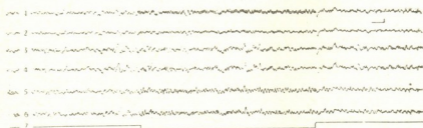


Рис. 3. Влияние раздражения вентрального гиппокампа (2 В, 200 в/с) на электрическую активность: 1, 2— переднего, 3, 4— заднего отделов поясной извилины; 5, 6—дорсального гиппокампа после электрокоагуляции передних таламических ядер; 7— отметка раздражения вентрального гиппокампа

ции ВА в поясной извилине. Раздражение и билатеральное электролитическое повреждение этого ядра не оказывает влияния на возникновение цингулярных веретен, вызываемых стимуляцией гиппокампа. Полученные нами результаты подтверждают мнение о том, что медиальный таламус играет главную роль в активации не палеокортикальных, а неокортикальных структур [25, 35].

По всей видимости, более значимым водителем синхронизированной ВА поясной извилины следует считать передние таламические ядра. Участие этих ядер обуславливается наличием прямых проводящих

волокон от свода к означенным ядрам и паравентрикулярной системе через путь Гудденовской связки [21, 28]. Основные же пути, идущие к цингулярной коре, дифференцированно заканчиваются в различных ее полях. По данным ряда авторов [16, 17, 32] антеро-медиальное ядро таламуса проецируется на переднюю лимбическую область (поле 24), антеровентральное — на заднюю (поле 23) цингулярную кору, антеродорсальное — на ретроспленальную область. Билатеральное повреждение передних таламических ядер, как видно из рис. 3, полностью устраняет ВА на раздражение гиппокампа в поясной извилине.

На основании приведенных фактов можно заключить, что ВА, регистрируемая в поясной извилине кошки в ответ на раздражение гиппокампа, возникает в результате активирования передних таламических ядер. Это тем более вероятно, что известны прямые волокна от поля CA₁ гиппокампа к этим ядрам (главным образом к антеровентральному ядру), а также от прозрачной перегородки преимущественно к антеро-медиальному ядру [23, 34].

Таким образом, стимуляция именно тех точек дорсального и вентрального гиппокампа, которые поведенчески вызывают состояние покоя и сонливости, сопровождается генерацией ВА в цингулярной коре. С другой стороны, совершенно очевидно, что в генерации синхронизированной ВА поясной извилины и гиппокампа ведущая роль принадлежит передним таламическим ядрам.

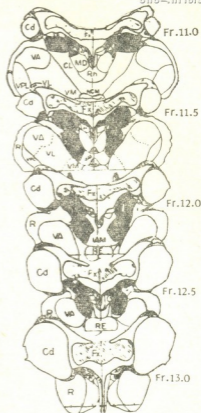


Рис. 4. Схема электролитического повреждения передних таламических ядер у кошки № 5

ЛИТЕРАТУРА

1. Загер О., Мареш А. Структура и функция нервной системы, Изд-во Гос. мед. лит., М., 1962, 248—261.
2. Замбрицкий И. А. Арх. анат., 1, 20—30, 1966.
3. Замбрицкий И. А. Лимбическая область большого мозга, «Медицина», М., 1972.
4. Коридзе М. Г. Сообщения АН ГССР, 51, 769—772, 1968.
5. Нуцубидзе М. А. Тр. Ин-та физиол. АН ГССР, 13, 103—111, 1963.
6. Онiani Т. Н., Унгиадзе А. А., Капанадзе Т. К., Бадридзе Я. К., Коридзе М. Г. Вопросы нейрофизиологии эмоций и цикла бодрствование-сон, «Медицинеба», Тбилиси, 1974, 25—63.
7. Сотниченко Т. С. Физиол. ж. СССР, 54, 678—683, 1968.
8. Сотниченко Т. С. Ж. эвол. биохим., физиол., 6, 571—576, 1970.
9. Унгиадзе А. А. Сообщения АН ГССР, 52, 545—549, 1968.
10. Унгиадзе А. А. Физиол. ж. СССР, 56, 1531—1538, 1970.

11. Шипов Н. Н. Цитировано по Замбжицкий, 1972.
12. Andersen P., Andersson S. A. *Physiological Basis of the Alpha Rhythm*. Appleton, New York, 1968.
13. Andersen P., Andersson S. A., Lomo T. *J. Physiol.*, **192**, 283—307, 1967.
14. Brodmann K. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. J. A. Barth, Leipzig, 1909.
15. Cajal R. Y. *Studies of the Cerebral Cortex*, Lloyd—Luke LTD, London, 1955.
16. Clark W. E., Le Gros, Boggon R. H. *J. Anat. (Brit.)*, **67**, 215—226, 1933.
17. Cowan W. M., Powell T. P. S. *Proc. Roy. Soc.*, **143**, 115—131, 1954.
18. Dempsey E. W., Morison R. S. *Amer. J. Physiol.*, **135**, 292—300, 1942.
19. Domesick V. B. *Brain Res.*, **12**, 296—326, 1969.
20. Gardner W. D., Fox C. A. *Anat. Recs.*, **100**, 663—674, 1948.
21. Guillery R. W. *J. Anat.*, **90**, 350—364, 1956.
22. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A. *Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat*. The National Res. Council of Ottawa, Canada, 1954.
23. Johnson T. N. *J. Comp. Neurol.*, **125**, 29—42, 1965.
24. Kaada B. R., Jasper H. H. *Arch. Neurol. Psychiat.* **68**, 609—620, 1951.
25. Kawamura H., Nakamura Y., Tokizane T., *J. Physiol.*, **11**, 564—576, 1961.
26. Kremer W. F. *J. Neurophysiol.*, **10**, 371—387, 1947.
27. Lorente de No R. *J. Psychol. Neurol.*, **46**, 113—177, 1934.
28. Nauta W. J. H. *J. Comp. Neurol.*, **104**, 247—263, 1956.
29. Papez J. W. *Arch. Neurol. Psychiat.*, **38**, 725—372, 1937.
30. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. *Brain*, **88**, 963—996, 1965.
31. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. *Brain*, **89**, 83—108, 1966.
32. Rose J. E., Woolsey C. N. *J. Comp. Neurol.*, **89**, 279—347, 1948.
33. Sager O., Butkhuzi S. *Electroencephal. clin. Neurophysiol.*, **14**, 835—846, 1962.
34. Simmons H. J. *Anat. Recs.*, **160**, 429—437, 1971.
35. Tokizane T. *Neurophysiologie des états de sommeil*, Paris, 1965, 151—182.
36. White L. E. *J. Comp. Neurol.* **113**, 1—17, 1959.
37. White L. E., Nelson W. M., Foltz E. L., *Exp. Neurol.*, **2**, 406—421, 1960.

სარტყლისებრი ხვეულის ელექტრული აქტივობის ცვლილება ჰიპოკამპის გალიზიანების საპასუხოდ

ა. უნიაძე, დ. ღვინთელიანი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

კატეზში ქრონიკული ცდების პირობებში შევისწავლეთ სარტყლისებრი ხვეულისა და ჰიპოკამპის ფუნქციური ურთიერთმოქმედება. ჰიპოკამპის რიტმული ზღურბლოვანი გალიზიანება იწვევს მოსვენების და თვლემის მდგომარეობას, ხოლო სარტყლისებრი ხვეულის ელექტრულ აქტივობაში — თითისტარული აქტივობის აღმოცენებას. ჰიპოკამპის გალიზიანების საპასუხოდ ცხოველში ძილის მდგომარეობის განვითარება და სარტყლისებრი ხვეულში თითისტარული აქტივობის აღმოცენება მიუთითებს იმაზე, რომ ამ ეფექტების გენეზში მონაწილეობენ თალამური ბირთვები, რომლებიც როგორც ცნობილია, წარმოადგენენ თითისტარული აქტივობის პეისმეიკერს. სარტყლისებრი ხვეუ-



ლისათვის ასეთი პეისმეკერი უნდა იყოს წინა თალამური ბირთვები, რომელ-
 თაც გაჩნდათ პირდაპირი დიფერენცირებული პროექციები სარტყლის ბირთვებში
 ხვეულის სხვადასხვა ველებში. სპეციალური ცდებით ნაჩვენებია, რომ ამ ბირ-
 თვების ელექტრული დაზიანება ხელს უშლის თითისტარული განმუხტვების
 აღმოცენებას სარტყლისებრ ხვეულში ჰიპოკამპის გალიზიანების საპასუხოდ.

CHANGES IN ELECTRICAL ACTIVITY OF CINGULATE GYRUS ELICITED BY HIPPOCAMPAL STIMULATION

A. A. UNGIADZE, D. SH. DAVITULIANI

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

S u m m a r y

The functional relationship between cingulate gyrus and hippocampus was studied in chronic cats. Rhythmic liminal stimulation of definite points in hippocampus provokes a state of quietness and drowsiness with a simultaneous spindling in cingulate gyrus. This indicates that the thalamic nuclei—the spindling pacemakers—might be responsible for these effects. Namely, the anterior thalamic nuclei, which have differentiated direct projections to different areas of cingulate gyrus, seem to be such a pacemaker for this gyrus. This is supported by experiments with electrolytic lesions in the anterior thalamic nuclei preventing elicitation of spindling in cingulate gyrus to the hippocampal stimulation.



ИЗУЧЕНИЕ ФОРМЫ И ПОВЕРХНОСТИ ЭРИТРОЦИТОВ ПРИ НЕКОТОРЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ГЕЛЬМИНТОЗАХ С ПОМОЩЬЮ РАСТРОВОЙ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Г. М. Шенгелия, Л. Д. Чейшвили

*НИИ мед. паразитологии и троп. медицины им. С. С. Вирсаладзе,
Институт клинической и экспериментальной кардиологии
им. М. Циналдзгаршвили МЗ ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 28.12.1977

Целью исследования явилось изучение изменений поверхности и формы эритроцитов при экспериментальных гельминтозах (аскаридоз свиней и токсокариоз) с помощью растровой электронной микроскопии.

У экспериментально инвазированных мерских свинок в крови отмечается увеличение количества эритроцитов, основную массу которых составляют шиповидные диски и эллипсоиды. Встречаются деформированные эритроциты, иногда соединенные цитоплазматическими мостиками.

Изменения формы эритроцитов могут быть вызваны рядом причин. Наиболее важной считается нарушение осмотического равновесия в связи с гипоксией организма, анемией или токсическим состоянием.

Видимо, мы имеем дело с комплексом причин, вызывающих морфологические изменения эритроцитов во время миграционного процесса личинок аскариды и токсокары.

Применение растрового электронного микроскопа (РЭМ) в изучении клеток крови дает принципиально новые данные, изменяющие представление о морфологической характеристике эритроцитов [6, 7, 8, 4, 1].

Изучение клеток крови в свете растровой электронной микроскопии более перспективно по сравнению с методами световой и трансмиссионной электронной микроскопии. Оно дает возможность вскрыть ряд новых вопросов в изучении эритроцитов.

Как известно, эритроциты составляют основную массу форменных элементов крови, и главной функцией их является перенос кислорода при помощи гемоглобина. Благодаря содержанию гемоглобина, эритроциты играют роль «буфера» в регуляции кислотнощелочного равновесия организма, участвуют в регуляции ионного равновесия плазмы. Одним из свойств, поддерживающих целостность эритроцитов, является их осмотическая стойкость.

При патологических процессах эритроциты обладают меньшей осмотической устойчивостью. Поэтому их изучение при разных патологических процессах представляет определенный интерес.

В доступной литературе мы не встретили работ, посвященных изучению изменения формы и поверхности эритроцитов при гельминтозах.

Поэтому целью нашего исследования явилось изучение изменений поверхности и формы эритроцитов при некоторых эксперименталь-

ных гельминтозах (аскаридоз свиней и токсокариоз), возбудителями которых при миграции в фазе личинок являются патогенными для человека. Изучение кровяных телец в таком направлении дает возможность судить о морфо-функциональных изменениях в эритроцитах.

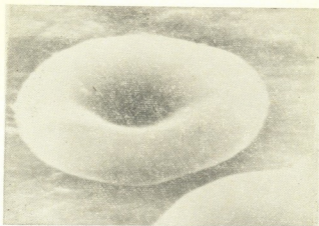


Фото 1. Нормальный эритроцит (нормоцит) морской свинки. $\times 14000$

Опыты проведены на 8 морских свинок. Животные были разделены на 2 группы: I группа — контрольные животные (3), II группа (5) — инвазированные яйцами *Ascaris suum* (3) и *Toxocara Canis* (2), перорально получающие по 1000 инвазионных яиц. Животные забивались на 10 день после инвазирования.

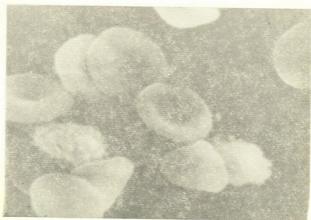


Фото 2. Шпиковидные эритроциты у морских свинок при экспериментальном гельминтозе. $\times 4000$

Для растрового электронного микроскопирования эритроциты фиксировали в 2%-ном глутаральдегиде на 0,15 М фосфатном буфере (рН-7,4) в течение 2 ч при комнатной температуре. Затем фиксатор отмывали в чистом буферном растворе, суспензию эритроцитов осаждали из буферного раствора на кусочки алюминиевой фольги в течение

1—2 ч и обезвоживали ацетоном восходящей концентрации (10%, 20%, 30%, 40%, 50° и до 100°) и хранили в эксикаторе над CaCl_2 .

Перед исследованием РЭМ алюминиевую фольгу с эритроцитами напыляли тонким слоем углерода и серебра. Образцы изучались в растровом электронном микроскопе «JSM-50A японской фирмы «Дже'ол».

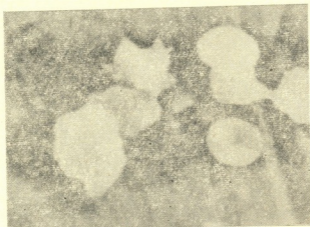


Фото 3. Деформированные и деструктивные эритроциты у морских свинок при экспериментальном гельминтозе. $\times 4000$

Процентное соотношение формоизмененных эритроцитов высчитывали на 200 эритроцитов в счетчике для лейкоцитарной формулы.

Экспериментальные исследования показали, что в норме у морских свинок эритроциты в основном представлены в виде нормоцитов

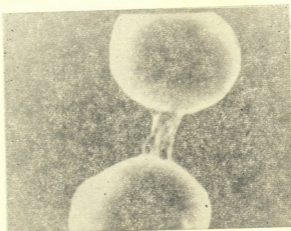


Фото 4. Цитоплазматические мостики эритроцитов у морских свинок при экспериментальном гельминтозе. $\times 10000$

— правильных, двояковогнутых дисков, имеющих гладкую поверхность (рис. 1) и составляющих 60—70% всех эритроцитов. Встречаются также макро- и микроциты (макроциты больше нормоцитов и более плос-

кие, микроциты меньше нормоцитов и правильной формы), овалоциты, отличающиеся от нормоцитов только вытянутой формой. В очень малом количестве наблюдаются эхиноциты-шиповидные (1—2%) и куполообразные эритроциты. Ряд авторов [3, 4, 5] появление микропузырьков (шипов) так называемых эхиноцитов связывает со старением эритроцитов.

Характерной особенностью крови морских свинок при экспериментальных гельминтозах является резкое уменьшение числа нормоцитов до 15—20%, с одновременным резким увеличением количества эхиноцитов (рис. 2), основную массу которых составляют шиповидные дискоиды и эллипсоиды, до 40—50%. Отличительной особенностью крови при экспериментальных гельминтозах является увеличение числа деформированных эритроцитов до 5—10% (рис. 3). Довольно часто встречаются эритроциты, имеющие уплощенную блюдцеобразную форму. Иногда встречаются также эритроциты, соединенные цитоплазматическими мостиками (рис. 4) и имеющие свойственную им двояковогнутую шаровидную форму. При изучении мостиков создается впечатление о существовании проксимального и дистального отделов. Более широкий отдел мостика как бы исходит от эритроцита, а более узким концом он соединяется с соседним эритроцитом.

По нашим наблюдениям шиповидные эритроциты не соединялись такими мостиками. Они наблюдались у более жизнеспособных, нормоцитарных эритроцитов.

Изменения форм эритроцитов могут быть вызваны рядом причин. Наиболее важной считается нарушение осмотического равновесия в связи с гипоксией организма, анемией и другими причинами. Исходя из этого, и сопоставляя литературные данные и наши ранние наблюдения [2] можно предположить, что отмеченные нами изменения эритроцитов, выявленные при помощи РЭМ, обусловлены следующими патологическими процессами.

Активно мигрирующие личинки, повреждая легочные капилляры, вызывают многочисленные кровоизлияния — явления анемии разной степени.

Эти кровоизлияния и наличие поврежденных участков уменьшают поверхность соприкосновения легочных альвеол и воздуха, вызывая определенные гипоксические явления, которые, наверно, усугубляются выделением свободного гистамина в крови и легочной ткани (характерное явление для данной патологии).

Продукты жизнедеятельности и распада личинок образуют в организме токсическое состояние, которое играет определенную роль в вышеуказанных изменениях эритроцитов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рыбалов А. Т., Крымский Л. Д. Экспер. хир. и анест., 4, 67-70, 1974.
2. Шенгелия Г. М. Мат. Конференции молодых медиков Груз. ССР, Тбилиси, 1974, 103—104.
3. Bessis M., Dobier J., Mandon P. *Nouv. Rev. franc. Hemat.*, 10, 67, 1970.
4. Bessis M., Mandon P. *Nouv. Rev. franc. Hemat.*, 12, 443, 1972.
5. Bessis M., Prenant P. *Nouv. Rev. franc. Hemat.*, 12, 351, 1972.
6. Clarke J., Salisbury A. *Nature*, 215, 402, 1967.
7. Hayes P., Pease R., McDonald G. *Adv. Biol. Med. Physiol.*, 12, 85, 1968.
8. Kayden H., Bessis M. *Blood*, 35, 427, 1970.



ბ. შენგელია, ლ. ჩეიშვილი

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ს. ვირსალაძის სახელობის
სამედიცინო პარაზიტოლოგიისა და ტროპიკული მედიცინის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი,
თბილისი

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს მ. წინამძღვრიშვილის სახელობის
კლინიკური და ექსპერიმენტული კარდიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

რასტრული ელექტრონული მიკროსკოპით შევისწავლეთ ერითროციტების
ზედაპირი და ფორმა ზოგიერთი ექსპერიმენტული ჰელმინთოზის დროს
(ღორის ასკარიდოზი და ტოქსოკარიოზი).

ექსპერიმენტულად ინვაზირებული ზღვის გოჭის სისხლში გავრდილი აღ-
მოჩნდა ექინოციტების რაოდენობა; გვხვდება აგრეთვე დეფორმირებული ერით-
როციტები, რომელთაგან ზოგიერთი ერთიმეორესთან ციტოლაზმური ხიდა-
კებით არის დაკავშირებული.

ერითროციტების აღნიშნულ ცვლილებებს ოსმოსური წონასწორობის
დარღვევა უნდა იწვევდეს ორგანიზმის ჰიპოქსიის, ანემიის ან ტოქსიკური
მდგომარეობის დროს.

ასკარიდისა და ტოქსოკარას ლარვების მიგრაციული პროცესის დროს, რო-
გორც ჩანს, ამ მიზეზთა კომპლექსთან უნდა გვექონდეს საქმე.

SCANNING ELECTRON MICROSCOPIC STUDY OF THE FORM AND SURFACE OF ERYTHROCYTES IN EXPERIMENTAL HELMINTHIASIS

G. M. SHENGELIA, L. D. CHEISHVILI

S. S. Virsaladze Institute of Medical Parasitology and Tropical Medicine;
M. Tsinamdzgvrishvili Institute of Clinical and Experimental Cardiology, Georgian
Ministry of Health, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The aim of the present investigation was to study the form and surface of
erythrocytes in experimental helminthiasis (swine ascariasis and toxocariasis)
by means of the scanning electron microscope.

Echinocytes and deformed erythrocytes, some of them connected with cy-
toplasmic bridges, were found in the blood of experimentally infected guinea
pigs.

These changes result from the disturbance of osmotic balance caused by
hypoxia, anemia or toxicity of the organism.

The complex of this pathology apparently accounts for the above-
mentioned changes in experimental helminthiasis.

УДК 611.018.822.5

ГИСТОЛОГИЯ

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СИНАПСОВ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КРЫС ПРИ ПОВЫШЕННОЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Е. Г. Мхеидзе, Г. И. Кикнадзе, И. Л. Лазриев

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

Поступила в редакцию 18.11.1977

При повышенной двигательной активности животного в аксо-дендритных и аксо-шипиковых синапсах двигательной области коры головного мозга наблюдается повышение осмиофильности активных зон контакта, образование так называемых «пунктирных контактов», а также статистически достоверное уменьшение числа синаптических везикул в аксонных терминалях нижних слоев коры.

При утомлении животных направленность вышеуказанных изменений в синапсах остается такой же, однако эти изменения выражены более отчетливо. Количество синаптических везикул резко уменьшается как в верхних, так и в нижних слоях коры головного мозга. Наблюдаются также синапсы с единичными синаптическими везикулами.

Проведенные исследования дают основание предположить, что при повышенной двигательной активности животных синапсы в изучаемой коре головного мозга, несмотря на мобилизацию всех возможностей нейрона, не обеспечивают поддержания количества медиатора на постоянном уровне, что приводит к уменьшению числа синаптических везикул.

До настоящего времени, несмотря на довольно многочисленные исследования [1, 2, 4, 7, 8], нет достаточных морфологических коррелятов ультраструктурной организации синаптического комплекса при различных функциональных состояниях организма. Данные по этому вопросу довольно противоречивы и трудно сопоставимы, так как авторы применяли различные методики исследования.

В данной работе изучена реакция синапсов коры моторной области головного мозга крыс в ответ на усиленную двигательную активность и утомление животного.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В первой серии опытов крыс (самцы весом 150—180 г) заставляли плавать в бассейне с подогретой до 36°C водой в течение 40—50 мин. К хвосту животного был прикреплен груз весом 1/10 веса тела крысы. Во второй серии опытов животные с таким же дополнительным грузом плавали в течение 4—5 ч, что вызывало их утомление [5]. Для электронномикроскопического исследования мозг животных перфузировали 2,5%-ным раствором глютаральдегида на фосфатном буфере [12], затем кусочки верхних и нижних слоев коры дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе четырехоксида осмия в течение 2 ч. После обезвоживания материал заключали в аралдит, тонкие срезы контрастировали лимоннокислым свинцом [17] и исследовали в электронном микроскопе G EM 100 C.

Проведен количественный анализ числа синаптических пузырьков на единицу площади пресинаптической терминали в аксо-дендритных и аксо-шипиковых синапсах [10, 11] по формуле

$$N \frac{n}{S_T},$$

где n — общее число пузырьков в срезе пресинаптической терминали; S_T — площадь пресинаптической терминали в МКМ^2 .

Для вычисления S_T применяли морфометрическую сетку с квадратными ячейками и шагом $\Delta = 5,00 \text{ мкм}$ [18].

Площадь пресинаптической терминали вычисляли по формуле

$$S_T = \left(\frac{1000}{M} \right)^2 \Delta^2 P_T,$$

где M — увеличение электронной микрофотографии;

P_T — число узлов сетки, попавших внутрь контура терминали.

Для количественного анализа применяли электроннограммы с конечным увеличением 45000.

В каждом отдельном опыте число синаптических пузырьков на единицу площади пресинаптической терминали подсчитано в 50 синапсах. Данные подсчета обрабатывались методом вариационной статистики [9]. Контролем служили двигательная кора интактных и зрительная область коры головного мозга подопытных животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ультраструктурная организация синапсов коры головного мозга крыс в литературе освещена достаточно детально [1, 14, 15, 16]. Поэтому мы не остановимся на описании ультраструктурной организации синапсов у интактных животных.

При исследовании материала особое внимание уделялось исследованию пресинаптических терминалей, в частности количеству синаптических пузырьков, характеру их распределения, а также их форме и размерам.

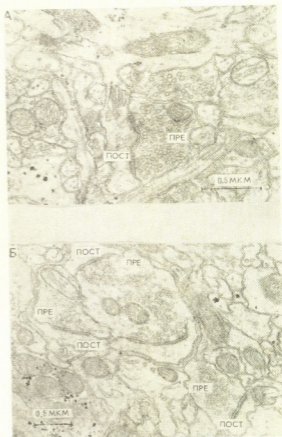
Результаты исследования показали, что при повышенной двигательной активности плавания в течение 40—50 мин в значительной части аксо-дендритных и аксо-шипиковых синапсов верхних и нижних слоев коры синаптические пузырьки расположены свободно по всей площади аксонных терминалей (рис. 1а), образуя лишь небольшие скопления вблизи пресинаптической мембраны и иногда на некотором расстоянии от нее (рис. 1б). В некоторых терминалях пузырьки образуют один или несколько более или менее компактных комплексов, обычно прилежащих к пресинаптической мембране. Увеличено число синапсов с концентрированно расположенными синаптическими пузырьками у пресинаптической мембраны. Этому сопутствует утолщение плотного слоя, расположенного у постсинаптической мембраны. По-видимому, миграция и скопление синаптических пузырьков у синаптической щели и повышение осmioфильности активной зоны связаны с мобилизацией медиатора, что в свою очередь может свидетельствовать о нахождении синапсов в состоянии функциональной активности.

Часто встречаются также синапсы с двумя или множественными контактами — так называемые «пунктирные контакты» (рис. 2б), что,

по мнению Боголепова Н. Н. [3], по-видимому, обеспечивает большую продолжительность реакции в синапсе в ответ на прохождение импульса.

При количественном анализе оказалось, что число синаптических пузырьков на единицу площади (1 мкм^2) терминали в синапсах верхних слоев двигательной коры не изменяется.

Рис. 1. Моторная кора головного мозга крысы: А — аксошиповый синапс с диффузным распределением синаптических везикул ($\times 55000$); Б — перераспределение синаптических везикул в пресинаптической терминали ($\times 32000$)



В синапсах же нижних слоев коры наблюдается статистически достоверное уменьшение количества синаптических пузырьков (рис. 2А) (в эксперименте оно равнялось $261 \pm 6,6$; в контроле — $289 \pm 9,2$).

При удлинении времени плавания до 4 ч в синапсах двигательной области коры головного мозга животных изменяется характер расположения синаптических пузырьков. В преобладающем большинстве аксонных терминалей синаптические пузырьки образуют компактные скопления, обычно прилежащие к пресинаптической мембране. В некоторых случаях сгруппированные везикулы лежат в отдалении от активной зоны синапса. Встречаются и такие терминали, в которых везикулы располагаются диффузно, образуя лишь небольшие скопления вблизи пресинаптической мембраны.

Наряду с перераспределением синаптических пузырьков, в аксонных терминалах часто можно заметить появление полиморфных везикул (рис. 3а). При этом в некоторых окончаниях появляются сходные с синаптическими пузырьками образования большого размера и не-

правильной формы (рис. 3б). Как в верхних, так и в нижних слоях коры наблюдаются синапсы с единичными и синаптическими везикулами (рис. 4а, б).

Ультраструктурная организация постсинаптического компонента при утомлении животного также претерпевает значительные изменения. Осмиофильность постсинаптической мембраны и близлежащей цитоплазмы повышена, в аксо-шиповых синапсах профили шипикового аппарата значительно расширены.

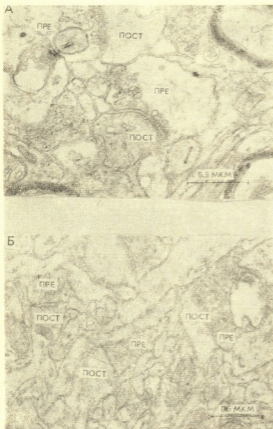


Рис. 2. Моторная кора головного мозга крысы: А — уменьшение количества синаптических везикул в синапсах нижних слоев ($\times 54000$). Б — «пунктирный» аксо-дендритный синапс ($\times 51000$)

Количественный анализ синаптических везикул показал, что при утомлении животных как в верхних, так и в нижних слоях двигательной коры число синаптических пузырьков на единицу площади терминали статистически достоверно уменьшается. У контрольных животных в верхних слоях коры число синаптических пузырьков равнялось $253 \pm 4,4$, у экспериментальных — $200 \pm 6,7$.

В нижних слоях количество синаптических везикул в эксперименте равнялось $184 \pm 8,0$ в контроле — $289 \pm 9,2$. Данные количественного анализа приведены на рис. 5.

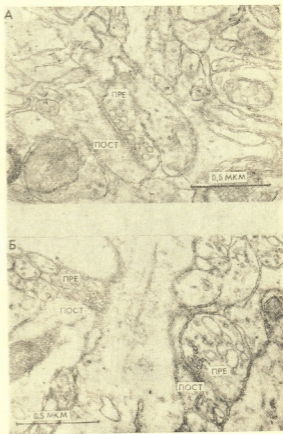
Таким образом, при утомлении животных в синапсах верхних и нижних слоев двигательной области коры мозга выявилась относительная закономерность в изменении количества синаптических пузырьков, заключающаяся в более раннем и преимущественном уменьшении их числа в синапсах нижних слоев двигательной области коры, это дает возможность предположить, что в основном уменьшение ко-



личества синаптических пузырьков происходит в синапсах, образованных таламокортикальными волокнами, оканчивающимися в IV-VI слоях коры.

Как видно из приведенных данных, при повышенной двигательной активности в моторной области коры головного мозга наблюдается перераспределение синаптических везикул, повышение осмиофильности активных зон контакта и статистически достоверное уменьшение числа синаптических везикул в нижних слоях коры головного мозга.

Рис. 3. Моторная кора головного мозга крысы: А — полиморфизм синаптических везикул ($\times 55000$); Б — наличие везикулоподобных образований в пресинаптической терминали ($\times 72000$)



При утомлении животных направленность вышеназванных изменений в синапсах остается такой же, однако эти изменения выражены более отчетливо, а именно: количество синаптических везикул резко уменьшается как в верхних, так и в нижних слоях коры головного мозга; наблюдаются синапсы с единичными везикулами.

Все вышеизложенное дает основание предположить, что при повышенной двигательной активности животных в моторной коре головного мозга, несмотря на мобилизацию всех возможностей нейрона, которая заключается в увеличении числа и размеров компонентов эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, повышении электронной плотности цитоплазмы, а также возрастании количества рибосом, не обеспечивается поддержание количества медиатора на постоянном уровне, что приводит к уменьшению числа синаптических везикул.

Существенным недостатком опытов с плаванием является наличие наслаивающихся факторов стресса и гипоксии, которые могут быть причиной изменения картины ультраструктурной организации клеток коры головного мозга.

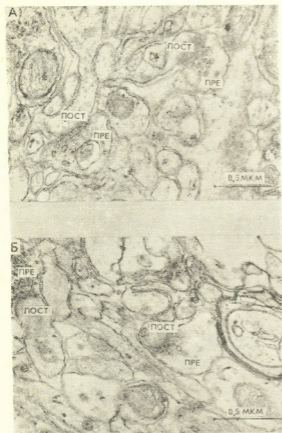
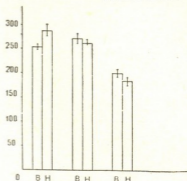


Рис. 4. Моторная кора головного мозга крысы: синаптические терминалы с единичными везикулами (× А—59000; Б—60000)

Один из способов вычленения непосредственного эффекта влияния усиленной двигательной активности заключается в сопоставлении состояния клеток в различных участках коры головного мозга подопытных животных, в которых нейроны находятся в условиях различного режима работы, но не должны отличаться по выраженности стрессорных влияний. Для этой цели нами была одновременно изучена и зрительная кора подопытных животных. При сравнении экспериментального материала с контрольным выяснилось, что ультраструктурная организация синапсов в зрительной коре подопытных животных в основном не отличалась от таковой интактных животных. Все это дало нам возможность предположить, что изменение количества и распределения синаптических пузырьчков, равно как и повышение осмиофильности активных зон контакта в моторной коре при двигательной активности и утомлении, вызваны именно двигательной активностью, а не теми побочными явлениями, сопутствующими повышению двигательной активности животного, которые могли бы исказить картину сдвигов в структуре синапса.

Для подтверждения этого положения результаты наших исследований сравнивались с результатами изучения нейронов коры головного мозга при электростимуляции [8, 19], когда стрессорные воздействия, равно как и гипоксия, менее выражены, чем при плавании.

Рис. 5. Средние величины количества синаптических пузырьков в норме (I), при усиленной двигательной активности (II) и утомлении животного (III); В — верхние слои, Н — нижние слои коры. По оси ординат — количество синаптических пузырьков на 1 мкм^2 пресинаптической терминали



результатов наших опытов с данными, полученными естественной и искусственной активацией мотонейронов, является, по нашему мнению, весьма ценным для идентификации ультраструктурных изменений, вызванных непосредственно заданным функциональным состоянием мотонейронов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Артюхина Н. И., Рябинина М. А. Цитология, **14**, 7, 842—848, 1972.
2. Артюхина Н. И. Арх. анатомии, **49**, 8, 21—28, 1965.
3. Боголюбов Н. Н. Ультраструктура синапсов в норме и патологии, «Медицина», М., 1975.
4. Втюрин Б. В., Туманов В. П. Бюлл. эксп. биологии, **10**, 108—110, 1971.
5. Гейнисман Ю. Я. Структурные и метаболические проявления функции нейрона, «Наука», М., 1974.
6. Глаголев А. А. Геометрические методы количественного анализа агрегатов под микроскопом, Госгеолгиздат, М., 1941.
7. Заморский Е. М., Даринский Ю. А. ДАН СССР, **198**, 475—478, 1971.
8. Микеладзе А. Л. Бюлл. эксп. биологии, **34**, 3, 106—109, 1969.
9. Смирнов Г. В., Дуниин А. И., Барк И. С. Курс теоретической вероятности и математической статистики, «Наука», М., 1969.
10. Стефанов С. В. Согласованный набор морфометрических сеток для стереологических измерений с повышенным быстродействием и планируемой достоверностью. Пуцшино-на-Оке, 1972.
11. Шахламов В. А. Архив анат., гист. и эмбриологии, **7**, 6, 89—95, 1968.
12. Karlsson U., Schultz R. H. Ultrastruc. Res., **12**, 160—186, 1965.
13. Jacobson S. J. Comp. Neurol., **129**, 1, 49—58, 1967.
14. Peters A., Kaiserman-Armoff J. R. Z. Zellforsch., **100**, 487—506, 1969.
15. Peters A. J. Comp. Neurol., **141**, 3, 345—374, 1971.
16. Peters A., Walsh T. Comp. Neurol., **144**, 3, 253—268, 1972.
17. Reynolds E. S. J. Cell Biol., **17**, 208—212, 1963.
18. Weibel E. R. Intern. Rev. Cytol., **26**, 235, 1963.
19. Feher O., Joo F., Halasz N. Brain Res., **47**, 1, 37—48, 1972.

მ. მხიძე, ზ. კიკნაძე, ი. ლაზრევი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

ვირთავგვამის თავის ტვინის ქირქის აქსო-დენდრიტულ და აქსო-ხორკლო-
ვან სინაფსებში გაძლიერებული მოტორული აქტივობის დროს აღინიშნება სი-
ნაფსური ბუშტუკების გადანაწილება და აგრეგაცია; სინაფსის აქტიურ ზონა-
ში — ოსმიოფილობის მომატება და ე. წ. „პუნქტირული“ კონტაქტების წარ-
მოშვება; მოტორული ქირქის ქვედა შრეებში ბუშტუკების რიცხვის სტატის-
ტიკურად სარწმუნო შემცირება.

ცხოველთა დაღლის დროს სინაფსების ულტრასტრუქტურული ცვლილე-
ბები იმავე ხასიათისაა, მაგრამ ეს ცვლილებები უფრო მკვეთრად არის გამოხა-
ტული. სინაფსური ბუშტუკების რაოდენობა ქირქის როგორც ზედა, ისე ქვედა
შრეებში მკვეთრადაა შემცირებული.

THE ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES OF SYNAPSES OF THE RAT CEREBRAL CORTEX WITH ENHANCED MOTOR ACTIVITY

E. G. MKHEIDZE, G. I. KIKNADZE, I. L. LAZRIEV

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

S u m m a r y

Redistribution and aggregation of synaptic vesicles, increase of the density
of active zones of contact, formation of s. c. «dotted contacts» and also statisti-
cally significant decrease of the number of synaptic vesicles in the lower
layers of motor cortex are observed during enhanced motor activity in axo-
dendritic and axo-spinal synapses of the motor region of the cerebral cortex.

With fatigue of the animals similar changes in synapses are seen, though
they are more pronounced.

The number of synaptic vesicles decreases sharply both in the superficial
and deep layers of the cerebral cortex; synapses with single synaptic vesicles
are also observable.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ПАЛЕОНТОЛОГО-ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ БРОНЗОВОЙ ПЕЩЕРЫ (ЦУЦХВАТИ, ЗАП. ГРУЗИЯ)

А. К. Векуа, Н. С. Мамацшвили, Д. М. Тушабрамишвили

Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 22.12.1977

В 1970 году экспедицией Института географии им. Вахушти, возглавляемой проф. Л. И. Маруашвили, в Ткибульском районе, в окрестностях сел. Цуцхвати была открыта многоярусная (13 ярусов) пещерная система. Культурные слои разведанных семи пещер (Медвежья, Верхняя, Бронзовая, Бизонова, Перильная, Летучих мышей, Двойной грот) содержат остатки кремневой индустрии древнего человека и кухонные отбросы, в виде зубов и раздробленных костей конечностей млекопитающих. В статье даны результаты исследования наиболее интересной в палеобиологическом и археологическом отношениях Бронзовой пещеры. На основании изучения палеонтологического и палинологического материалов авторы приходят к выводу о том, что в эпоху раннего палеолита в исследуемом районе должны были господствовать условия умеренно теплого и относительно влажного климата. Фауна млекопитающих и растительность Колхиды на протяжении плейстоцена не испытывали существенных изменений.

В результате раскопок последних лет из Цуцхватской многоярусной пещерной системы [1—5] доставлен богатый палеонтологический и археологический материал, представляющий значительный интерес для науки.

В полевом сезоне 1977 года основное внимание было уделено исследованию «Бронзовой пещеры» (V ярус). Это было обусловлено следующими соображениями: 1. По мнению проф. Маруашвили [5] отложения Бронзовой пещеры содержат резко выраженные климатогенные слои, отражающие изменения температурного режима Колхиды в конце плейстоцена. 2. В разрезе исследуемой пещеры наиболее полно представлены культурные слои мустьерской эпохи, достигающие мощности ок. 10 м. 3. Отложения этой пещеры богато охарактеризованы палеонтологическими остатками, а также спорово-пыльцевыми комплексами, позволяющими восстановить палеоклиматическую обстановку плейстоценового времени. 4. В мустьерских слоях Бронзовой пещеры найдены ископаемые остатки неандертальца [3].

Археологическими раскопками в Бронзовой пещере, у входа в грот, был вскрыт разрез мощностью в 10 м, в котором выявлены 23 литологически слабо отличающиеся друг от друга слоя, представленных в основном чередованием щебня с глинистым заполнителем и известкового щебня без заполнителя. По характеру обработки кремневого инвентаря в культурных слоях Бронзовой пещеры выделены пять мустьерских горизонтов. Первые пять слоев стерильные, а в шестом были собраны орудия верхнепалеолитического облика. Однако в осыпи этого последнего слоя попадают типичные мустьерские отщепы. Пока трудно

сказать, к какому этапу палеолитической эпохи следует отнести шестой слой, но дальнейшие раскопки, по-видимому, дадут возможность решить этот вопрос. Все нижележащие слои (7—23) содержат инвентарь типично мустьерской эпохи. При этом слои 7—17 вместе взятые составляют первый мустьерский горизонт, слои 18—19 — второй, слой 20 — третий, слой 21 — четвертый, а слои 22 и 23 — пятый мустьерский горизонт.

Камеральная обработка кремневого инвентаря из мустьерских слоев Бронзовой пещеры еще не завершена. Сравнительно детально изучены лишь кремневые остатки из I мустьерского горизонта (402 кремневых изделия), преобладание в котором орудий, обработанных зубчатой ретушью (более 50%), дает нам основание отнести кремневый инвентарь (рис. 1) этого горизонта к поздней ступени зубчатого мустье. Каменный инвентарь из более древних слоев этой пещеры также в большом количестве содержит зубчатые формы и, по-видимому, относится к развитому и раннему периоду зубчатого мустье.

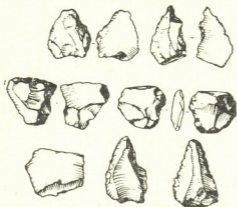


Рис. 1. Кремневый инвентарь из мустьерских слоев Бронзовой пещеры

Прежде чем перейти к характеристике спорово-пыльцевых спектров отдельных «горизонтов», считаем нужным отметить, что при почти неизменном таксономическом составе спор и пыльцы, в отдельных слоях разреза, особенно в средней его части (образцы 7—16), наблюдается наиболее высокое процентное содержание значительного большинства древесных и кустарниковых пород. Характерно также, что почти на всем протяжении описанного разреза прослеживается пыльца пихты и сосны. При этом пыльца сосны чаще всего достигает высоких процентов (72%), хотя имеются прослои, в которых она представлена одиночными зернами. Примечательно, что наиболее высокое содержание пыльцы пихты (26%) зафиксировано в образце 12 из спорово-пыльцевого спектра «горизонта В», а в образцах 17—24 пихта уже не встречается, если не считать находку одиночных зерен в последнем (24) образце.

Судя по анализу образцов 1 и 3, в спорово-пыльцевых спектрах «горизонта А» преобладает пыльца древесных пород (61—69%), а пыльца травянистых составляет в нем 24—31%, споры — 7—8%. Из покрытосеменных растений наибольшим процентным содержанием пыльцы отмечаются *Carpinus orientalis* (9%), *Quercus* (9%), *Corylus* (9%). Пыльца остальных пород встречается в несравненно меньшем количестве:

Разрез Бронзовой пещеры палинологически изучался по-слоино. Как можно судить по приведенной диаграмме (рис. 2), в этом разрезе наблюдается чередование отложений с повышенным содержанием пыльцы древесных и отложений с преобладающим содержанием травянистых растений (объяснить это явление пока, до накопления достаточного материала, не представляется возможным). На этом основании нами условно выделены пять горизонтов, соответствующих спорово-пыльцевым спектрам А, Б, В, Г, Д.

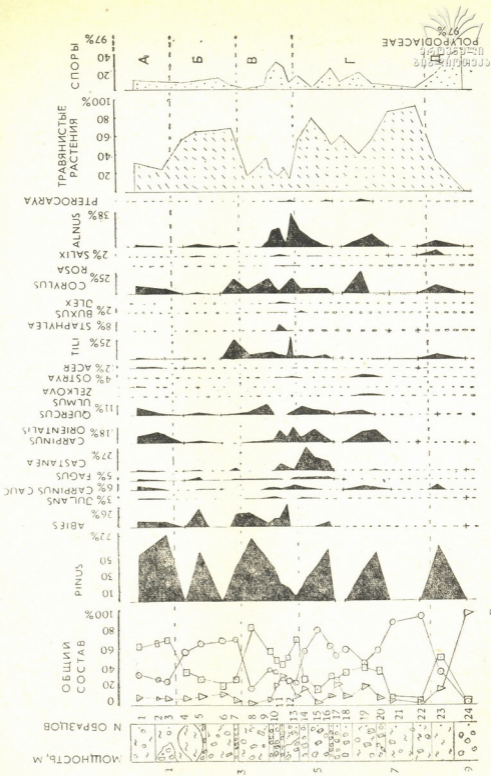


Рис. 2. Спорно-пыльцевая диаграмма отложений Бронзовой пещеры

Juglans—1%, *Carpinus caucasica*—4%, *Fagus*—2%, *Castanea*—2%,
Zelkova—2%, *Acer*—2%, *Tilia*—2%, *Alnus*—2%.

Э. П. ПЕТРОВ

Отличительной чертой спорово-пыльцевого «горизонта Б» (образцы 4—7) является преобладание пыльцы травянистых растений (56—69%). Пыльца древесных пород составляет лишь 19—37%, споры 4—13%. Следует отметить, однако, что таксономический состав травянистых растений одинаков почти на протяжении всего горизонта. Заметно

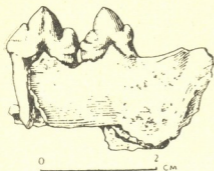


Рис. 3. Фрагмент нижней челюсти рыси из Бронзовой пещеры

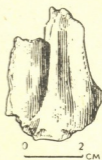


Рис. 4. Нижний коренной зуб носорога из Бронзовой пещеры

варьирует лишь процентное соотношение их пыльцы в образцах. При этом характерно, что повышение содержания в них пыльцы травянистых, за редким исключением (образец 6, *Gramineae*—61%), наблюдается обычно за счет пыльцы семейства *Compositae* (29—93%). Содержание пыльцы древесных пород в образцах 34 и 36 оказалось настолько низким, что невозможно было вычислить процентное соотношение отдельных компонентов. В отличие от предшествующего комплекса *Carpinus orientalis* здесь представлено лишь 5%, *Carpinus caucasica*—1% *Quercus*—3%, исчезла пыльца *Juglans*, вместе с тем количество пыльцы *Tilia* возросло до 22%, а *Corylus* до 17%.

В спорово-пыльцевых спектрах «горизонта В» (образцы 8—13) количество пыльцы древесных пород вновь возрастает (42—82%). Соответственно сокращается процентное содержание травянистых (17—34%) и споровых (2—30%) растений. Среди широколиственных растений наибольший процент приходится на пыльцу *Castanea*—9%, *Carpinus orientalis*—18%, *Quercus*—11%, *Tilia*—25%, *Corylus*—17%, *Ostrya*—2%, *Staphylea*—8%, *Buxus*—1%, *Ilex*—1%, *Salix*—2%, возросла роль *Alnus*—38%.

Спорово-пыльцевой спектр «горизонта Г» был воссоздан по результатам анализа образцов 14—22. Как и в спорово-пыльцевом спектре «горизонта Б», здесь наблюдается преобладание пыльцы травянистых (51—93%) над древесными (4—40%) и споровыми (3—23%) растениями. Исключение составляет образец 19, в котором пыльца травянистых (41%) и древесных (40%) растений встречается почти в равных количествах.

Покрытосеменные растения представлены теми же таксонами, что и в спорово-пыльцевом спектре «горизонта В». Из травянистых преобладают представители семейства *Compositae*—99%. Семейство *Gramineae* представлено относительно скромнее—10%; семейство *Chenopodiaceae*—8%.

Спорово-пыльцевой спектр «горизонта Д» (образцы 23, 24) весьма своеобразен. В образце 23 вновь наблюдается преобладание пыльцы древесных (50%) пород над травянистыми (34%) и споровыми (16%). Однако в образце 24 именно споровые (которые почти на протяжении всего разреза встречаются в малом количестве) представлены в обилии (97%). Преобладающая часть спор при этом приходится на семейство *Polypodiaceae* — 93%. Остальные же (*Briales*, *Sphagnum*, *Onoclea*, *Polypodium vulgare*, *Dryopteris* и т. д.) составляют всего лишь 7%.

По спорово-пыльцевым спектрам Бронзовой пещеры флористический состав соответствует умеренно-теплому климату. Этим Цуцхватская пещера существенно отличается от Ахштырской, Навалишинской и Малой Воронцовской пещер, где не найдены следы теплых климатических условий. Расхождение палинологических данных по Цуцхватской, а также Ахштырской и Навалишинской пещерам объясняется, по-видимому, тем, что первая расположена на периферии широкой предгорной полосы, а две последние — в горной полосе с тесно расположенными ландшафтными поясами и поэтому здесь как семена растений, так и их пыльца легче попадали в низкие гипсометрические пояса, где находятся пещеры.

Полученные спорово-пыльцевые спектры Цуцхватских пещер показывают, что флора предгорной полосы Зап. Грузии с среднеплейстоценового времени не подвергалась существенным изменениям.

Культурные слои Бронзовой пещеры содержат огромное количество костных остатков ископаемых позвоночных, в основном млекопитающих (имеются редкие находки остатков птиц). Кости значительно минерализованы, сильно раздроблены на мелкие куски и окрашены в желтоватый цвет. Очень часто попадаются и обугленные кости. Культурные слои существенно отличаются друг от друга как по насыщенности кухонными отбросами, так и по видовому составу млекопитающих. В этом отношении наиболее интересен третий мустьерский горизонт, содержащий наибольшее количество костей, принадлежащих разнообразным формам ископаемых животных.

Следует отметить следующую закономерность в захоронении костей: в верхних культурных слоях среди кухонных отбросов доминирующее положение занимают остатки пещерного медведя, но ниже, в более древних мустьерских слоях преобладают кости первобытного зубра. Вообще, чем древнее культурный слой, тем богаче представлены (по количеству остатков) копытные и соответственно уменьшается число костей пещерного медведя, хотя по единичным находкам этот зверь прослеживается во всех культурных слоях Бронзовой пещеры.

В частаясье время в Бронзовой пещере по кухонным отбросам установлены волк (*Canis lupus* L.), пещерный медведь (*Ursus spelaeus* Rosenm.), барсук (*Meles meles* L.), рысь (*Lynx lynx* L., рис. 3), барс (*Panthera pardus* L.), носорог (*Rhinoceros* sp., рис. 4), дикая лошадь (*Equus caballus* L.), кабан (*Sus scrofa* L.), благородный олень (*Cervus elaphus* L.), кавказский тур (*Capra caucasica* Güld.) и первобытный зубр (*Bison priscus* Voij.). В этот список не вошли грызуны, рукокрылые и птицы, материал по которым пока окончательно не обработан.

Среди ископаемых остатков позвоночных из второго горизонта Бронзовой пещеры исключительный интерес представляет изолированный зуб древнего человека, принадлежащий 6—7-летнему ребенку. По одному изолированному зубу трудно судить с уверенностью о систематическом положении цуцхватского человека, но наличие в строении этого зуба некоторых примитивных черт, свойственных древним

людям, говорит, скорее всего, о принадлежности его к неандертальцам [3].

Характерной особенностью фауны млекопитающих Бронзовой пещеры следует признать доминирующее положение в ней лесных и высокогорных форм животных, при почти полном отсутствии представителей открытых пространств (имеется лишь одна кость, принадлежащая кабаллоидной лошади). Эта фауна должна была существовать в условиях умеренно теплого и относительно влажного климата, с чем вполне согласуются данные вышеприведенных палинологических исследований (наличие остатков каштана, грецкого ореха, лапыны и др.).

Т а б л и ц а

Видовой состав млекопитающих из палеолитических слоев Бронзовой пещеры

Виды	I мустье	II мустье	III мустье	IV мустье	V мустье
<i>Canis lupus</i>	—	+	+	—	—
<i>Ursus spelaeus</i>	+	+	+	+	+
<i>Meles meles</i>	+	—	—	—	—
<i>Lynx lynx</i>	+	—	+	—	—
<i>Panthera pardus</i>	+	—	—	—	—
<i>Phinoceros sp.</i>	—	—	+	—	—
<i>Equus caballus</i>	—	+	—	—	—
<i>Sus scrofa</i>	+	+	+	—	+
<i>Cervus elaphus</i>	—	+	—	+	—
<i>Capra caucasica</i>	+	+	+	+	+
<i>Bison prisceus</i>	+	+	+	+	+

Проф. Л. И. Марушвили [5], детально изучивший автохтонные отложения Бронзовой пещеры, приходит к выводу, что эти отложения состоят из резко выраженных климатогенных слоев, отражающих изменения температурного режима Колхиды во второй половине плейстоцена. В частности, Л. И. Марушвили допускает наличие в Колхиде на протяжении позднего вюрма и раннего голоцена четырех климатических циклов, состоящих из более продолжительных умеренных и относительно кратковременных холодных фаз, что, по-видимому, и находит свое отражение в преобладании в некоторых горизонтах пыльной травянистых растений над древесными. Не оспаривая выводов Л. И. Марушвили, мы должны заметить, что если даже и было в вюрме ритмическое чередование холодных и умеренных фаз, с чем мало согласуются данные по фауне млекопитающих, эти холодные фазы едва ли могли быть достаточно продолжительными и интенсивными, чтобы существенно повлиять на ход развития физико-географической обстановки Колхиды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Век у а А. К. Мат. конференции «Фауна и ее охрана в республиках Закавказья», Ереван, 1975, 54—56.

2. Векуа А. К., Мамацашвили Н. С., Тушабрамишвили Д. М.
Сообщения АН ГССР, 70, 3, 741—743, 1973.
3. Габуния Л. К., Тушабрамишвили Д. М., Векуа А. К.
Комиссии по изучению четвертичного периода, 47, 107—111, 1977.
4. Маруашвили Л. И. Пещеры, в. 8—9, Пермь, 177—181, 1970.
5. Маруашвили Л. И. Сообщения АН ГССР, 78, 2, 373—375, 1975.



ბრინჯაოს მღვიმის პალეონტოლოგიურ-პალინოლოგიური
შესწავლის ზოგიერთი შედეგი (ცუცხვათი, დას. საქართველო)

ა. ვეკუა, ნ. მამაცაშვილი, დ. თუშაბრამიშვილი

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

„ბრინჯაოს მღვიმის“ გათხრების შედეგად გამოვლინდა ხუთი მუსტიერული შრე, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან როგორც არქეოლოგიური მასალის, ისე პალეონტოლოგიური და პალინოლოგიური ნაშთების მიხედვით. ძუძუმწოვართა ფაუნის დეტალური ანალიზი და ნალექების პალინოლოგიური შესწავლა უფლებას გვაძლევს ვივარაუდოთ, რომ პლეისტოცენის მეორე ნახევარში დასავლეთ საქართველოს ჰავა შედარებით ტენიანი და ზომიერად თბილი უნდა ყოფილიყო, და რომ ამ მიდამოების ფაუნასა და ფლორას გვიანი ვიურმისა და ადრეული პოლოცენის მანძილზე არსებითი ცვლილება არ განუცდიათ.

SOME RESULTS ON THE PALEONTOLOGICAL AND PALYNOLOGICAL STUDIES OF THE BRONZOVAYA CAVE (TSUTSKHVATI, WESTERN GEORGIA)

A. K. VEKUA, N. S. MAMATSASHVILI, D. M. TUSHABRAMISHVILI

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

S u m m a r y

The paper deals with the complex analysis of the Bronzovaya cave representing a part of the Tsutskhvatian cave system (Western Georgia). The archaeological, palynological and paleontological data are considered in details and on the basis of the obtained results some considerations of paleozoological and paleoclimatic nature are expressed. Particularly, in the opinion of the present authors during the Late Wurm and the Early Holocene in Western Georgia prevailed temperately warm and relatively humid climate and both the course of physico-geographical development of Colchis and the fauna and flora of this region did not undergo any noticeable changes in the second half of Pleistocene.

УДК 577.4:51

ЭКОЛОГИЯ

СТАТИСТИКО-ВЕРОЯТНОСТНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ (*RHOMBOMYS OPIMUS*)

Д. Г. Цкипуришвили, В. В. Чавчанидзе, Н. П. Наумов,
В. С. Лобачев

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси
Московский государственный университет

Поступила в редакцию 7.12.1977

Моделируется пространственная структура популяции большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht). Предлагается статистико-вероятностная модель (в форме двух схем) заселения нор (колоний) песчанками. Модель дает возможность машинным способом рассчитать характер расселения популяции большой песчанки на определенной территории. Результаты расчета согласуются с данными наблюдений; теоретическая картина, построенная на основе предложенной модели, отражает основные особенности динамики реальной пространственной структуры популяции большой песчанки. Для расчета использованы статистические данные по изменениям численности и пространственной структуры популяции большой песчанки в природном очаге чумы в Приаральских Каракумах (урочище Биртамар) за 1961—1964 гг., полученные при мечении этих грызунов весной, летом и осенью.

Большая песчанка — фоновый и многочисленный грызун пустынь и полупустынь — определяет биологическую и пространственную структуру природного очага чумы. Этот грызун выступает в качестве основного хозяина возбудителя чумы в пустынях Средней Азии и Казахстана. Динамика проявлений природных очагов чумы в разных частях этой территории связана с изменениями численности и характера поселений большой песчанки.

Основное внимание исследователей сосредоточено на тщательном изучении поселений большой песчанки, подвижности, контактных связях и характере использования ею территории. Правильное понимание особенностей использования территории и принципов, которым подчиняется популяция при формировании ее пространственной структуры, служит условием успешного проведения профилактических и оздоровительных мероприятий в природных очагах чумы [2, 3].

В работе предлагается теоретическая модель пространственной структуры популяции большой песчанки, построенная путем статистико-вероятностного моделирования процесса заселения нор (колоний) на определенном участке.

При построении модели рассматривается следующая схематическая картина.

Пусть на заданном участке s имеется количество нор k , остающееся постоянным ($k = const$) при любом уровне численности песча-

нок. Такое допущение соответствует наблюдениям [1—3]. Пусть в момент времени $t-1$ из количества нор k было занято k_{t-1} нор. В момент времени t — k_t нор. Возможны три случая:

1. $k_t = k_{t-1}$ — число жилых нор не меняется;
2. $k_t < k_{t-1}$ — их число уменьшается;
3. $k_t > k_{t-1}$ — увеличивается.

Задача заключается в том, чтобы для трех вышеперечисленных случаев указать в каких норах находятся особи в момент времени t , если было известно расположение k_{t-1} жилых нор на участке.

Реальные наблюдения показывают, что норы используются отдельными зверьками, их семьями или группами как бессменно (постоянно), в течение довольно длительного периода времени, так и посменно. Иногда пришельцы поселяются в норе через несколько дней после ухода ее прежних обитателей. Такие смены нор могут происходить при следующих обстоятельствах: изменениях режима питания или численности в результате расселения молодых грызунов; изменениях погоды; загрязнении ходов или размножении в норе эктопаразитов, изменении свойств самих нор; появлении хищников [2].

Наряду с этим, наблюдения показывают быстрый рост числа жилых нор при увеличении численности грызунов и значительное уменьшение их во время спада численности.

Следовательно, в реальных условиях при использовании песчанками территории с постоянным количеством нор имеем: постоянное или посменное использование норы; уход или гибель старых жителей без заселения норы новыми; переселение из другой норы или заселение в период увеличения численности грызунов.

Учитывая все вышесказанное при моделировании пространственной структуры популяции большой песчанки, рассматриваем следующие 4 события, считая их независимыми друг от друга:

- 1) заселение нор во время роста численности — событие А;
- 2) освобождение нор (в результате вымирания песчанок) во время спада численности — событие В;
- 3) использование нор постоянно или переселение из них, независимо от численности популяции — событие С;
- 4) выбор новых нор в случае переселения — событие Д.

Учет этих событий и дает возможность определить любое расположение жилых нор на участке в момент времени t , зная предыдущее расположение k_{t-1} нор в момент $t-1$.

Так например, считаем, что:

1. В случае равенства жилых нор в моменты времени t и $t-1$ ($k_t = k_{t-1}$) наблюдается постоянное использование нор или переселение с выбором новых нор (т. е. события С и Д).

2. При увеличении числа жилых нор ($k_t > k_{t-1}$) совершаются три события со следующей последовательностью: событие С, событие Д и, затем, событие А (заселяются $\Delta k = k_t - k_{t-1}$ нор).

3. В случае $k_t < k_{t-1}$, после освобождения $\Delta k' = k_{t-1} - k_t$ жилых нор в результате вымирания песчанок (событие В), совершаются события С и Д.

Таким образом, при моделировании пространственной структуры популяции большой песчанки, задача сводится к оценке событий А, В, С и Д.

Предлагаются две статистико-вероятностные схемы оценки событий А, В, С и Д.



Рис. 1. Схема участка № 1 (Приаральские Каракумы, урочище Биртамар): ⊙ — нора I категории; ○ — нора II категории; ⊙ — нора III категории; — — жилая нора в реальных условиях; # — жилая нора по машинному расчету; ⊕ — совпавшие жилые норы

В схеме I основным принципом выдвинут принцип случайности. Качество нор не учитывается, все норы равноценны. При этом: заселение нор во время роста численности (событие А) и освобождение нор в результате вымирания песчанок (событие В) происходят по закону равномерного распределения; событие С имеет вероятность равную 0,5; т. е. песчанки остаются или уходят из жилых нор с одинаковой вероятностью; в случае переселения из нор (событие Д) песчанки выбирают ближайшие пустые норы с вероятностью единица.

Результаты расчета по данной схеме для 4 участков (см. табл. 1) показали, что принцип случайного выбора нор не соответствует действительности. Средний процент совпадения расчетных данных с реальными низкий и сильно падает с уменьшением числа жилых нор. Так например, в случае 5 жилых нор (см. табл. 1, уч. № 4) совпаде-



ние составляет всего 8%. Так как минимум жилых нор обычно встречается в период зимовки, то песчанки вполне «сознательно» выбирают в это время норы.

Таблица 1
Расчет использования нор популяцией большой песчанки
согласно схеме 1

Участок	Общее число нор	Время наблюдений		Число жилых нор	Совпадение расчетных данных с реальными в %		
		год	месяц		М	max	min
№ 1	45	1962	V	21*			
			VI—VII	25	69,6	76,0	64,0
			IX—X	24	66,6	75,0	58,3
		1963	IV	15	46,0	60,0	33,3
			VI—VII	22	50,0	63,6	40,9
			IX—X	23	60,0	73,5	43,5
		1964	IV—V	5	8,7	40,0	0,0
			V—VII	8	15,0	25,0	0,0
			IX—X	14	30,0	50,0	7,1
№ 2	40	1961	IX	22*			
			VI		41,9	62,5	18,8
		1962	IX	16	51,2	70,0	35,5
				20			
		1963	V—VI	15	36,5	60,0	20,0
			VII—VIII	13	34,8	54,0	7,7
		1964	V—VI	8	23,7	50,0	0,0
			VI—VII	8	18,0	50,0	0,0
			IX—X	8	22,6	46,1	7,7
				13			
№ 3	56	1962	IV—V	22*			
			VII—VIII	20	51,0	75,0	25,0
			IX	31	55,3	67,7	41,9
		1963	V—VI	22	44,2	59,0	27,2
			VII—VIII	20	42,6	65,0	20,0
		1964	IX	24	48,6	66,6	33,3
			IV	11	17,1	36,3	0,0
			VI—VII	19	31,8	52,9	15,7
			X—XI	20	35,5	50,0	20,0
№ 4	54	1962	VI	17*			
			IX	23	56,0	65,2	26,0
		1963					
		1964	IV—V	5	15,2	60,0	0,0
			VI—VII	5	8,0	40,0	0,0
			V—VI	24	47,0	58,3	29,1
			VIII	20	37,9	55,0	20,0
			X—XI	19	32,8	58,0	15,8

* — Начальное условие для машины

Дальнейшее уточнение схемы по данным реальных наблюдений привело к рассмотрению нор трех категорий качества: I — высшие, наиболее часто занимаемые (особенно в зимний период), II — средние и III — низшие [1—3].

Анализ наблюдений показал, что норы I категории составляют на участках 20—23%; II категории — 30—39%; III категории — 40—45%.

Вместе с качеством нор необходимо учитывать также влияние внешней среды на формирование пространственной структуры популяции большой песчанки.

Как показали наблюдения, использование норы бесценно или посменно значительно зависит от природных условий. Меняется степень привязанности к норе не только посезонно, но и в зависимости от многообразных изменений среды в течении сезона.

Для количественной оценки степени привязанности к норе в течение года делим год на 4 части, $i=1, 2, 3, 4$ по три месяца, так как природные условия за этот период времени близки. В период времени Δt_1 объединены январь-март, Δt_2 — апрель-июнь, Δt_3 — июль-сентябрь и Δt_4 — октябрь-декабрь.

Для учета возможного многообразия изменений внешней среды в каждом трехмесячном периоде Δt_i принимаем три состояния среды: хорошее ($j_i=1$), среднее ($j_i=2$), плохое ($j_i=3$) и приписываем им одинаковую вероятность ($p_{j_i} = 1/3$) [5—7].

Использование нор постоянно или временно, т. е. степень привязанности к норе, оценивается таблицей вероятностей $\|p(i/j_i)\|$, где $p(i/j_i)$ — вероятность того, что жилистая нора в период времени Δt_{i-1} остается жилой и в период времени Δt_i при состоянии среды j_i .

$\|p(i/j_i)\|$ определяется следующим образом. Рассматривается число жилых нор k_i и k_{i-1} и подсчитывается общее число жилых нор $k_{i, i-1}$ в моменты времени t и $t-1$. Соотношение $p = \frac{k_{i, i-1}}{k_{i-1}}$ принимается за вероятность того, что жилистая нора в момент времени $t-1$ будет жилой и в момент времени t . В случаях $k_i = k_{i-1}$ и $k_i > k_{i-1}$ указанная вероятность определяется вышеприведенным образом. В случае $k_i < k_{i-1}$ — $p = \frac{k_{i, i-1}}{k_i}$. Последнее следует из определения степени привязанности к норе, предельные значения которой 0 и 1. Заметим, что зимой обычно число жилых нор уменьшается и смена нор почти не происходит, т. е. степень привязанности к норе равна единице.

Далее, согласно наблюдениям, p меняется по сезонам и внутри сезона. Так как год разделен на 4 периода $\Delta t_i (i=1, 2, 3, 4)$ и в каждом периоде рассматривается по три состояния $j_i = 1, 2, 3$, то p принимает 12 значений в зависимости от i и j_i . Эти значения и составляют таблицу $\|p(i/j_i)\|$.

Таблица $\|p(i/j_i)\|$ имеет вид:

$$\left\| \begin{array}{cccc} 1,0 & 0,75 & 0,91 & 0,85 \\ 1,0 & 0,65 & 0,83 & 0,95 \\ 1,0 & 0,55 & 0,75 & 1,0. \end{array} \right\|$$

Учитывая все вышесказанное, в схеме 2 изменению подлежат только оценки событий В и С, в связи с учетом качества нор и таблицы $\|p(i/j_i)\|$. Последовательность же событий при моделировании

пространственной структуры в случаях равенства, увеличения или уменьшения числа жилых нор не меняется.

Ниже приводятся оценки событий В и С по состояниям среды j_i для каждого периода времени Δt_i .

Таблица 2
Расчет использования нор популяцией большой песчанки согласно схеме 2

Участок	Общее число нор	Время наблюдений		Состояние j_i	Число жилых нор	Совпадение расчетных данных с реальными в %				
		год	период Δt_i			M	max	min		
№ 1	45	1962	II	1	21*					
				3	25	72,2	84,0	64,0		
			III	3	24	70,4	79,1	66,6		
		1963	I	1	15	54,7	73,3	40,0		
				3	22	57,2	63,6	36,3		
			III	2	23	60,4	73,9	47,8		
		1964	I	3	5	44,0	80,0	20,0		
				3	8	32,5	50,0	12,5		
			III	2	14	40,7	55,5	21,4		
		№ 2	40	1961	II	2	22*			
						2	16	42,2	62,5	18,8
				1962	III	2	20	52,6	75,0	35,0
3	15					34,5	53,3	13,3		
1963	III			3	13	32,1	54,0	7,7		
				3	8	23,2	50,0	0,0		
1964	II			3	8	18,5	50,0	0,0		
				3	8	18,5	50,0	0,0		
	III			2	13	26,4	54,0	7,7		
№ 3	56			1962	III	3	22*			
						1	20	59,6	70,0	25,0
					III	1	31	58,0	70,9	48,3
		1963	II	2	22	46,5	63,6	31,8		
				3	20	42,5	65,0	25,0		
			III	3	24	49,1	66,6	37,5		
		1964	I	3	11	37,3	63,6	9,1		
				3	19	45,6	63,1	31,5		
			IV	2	20	43,7	60,0	25,0		
		№ 4	54	1962	III	2	17*			
						23	65,2	73,9	31,9	
				1963	I	3	5	27,6	60,0	0,0
3	5					24,4	60,0	0,0		
1964	II			1	24	45,8	64,1	29,1		
				2	20	38,0	55,0	20,0		
	IV			1	19	39,0	58,0	15,8		

* — Начальное условие для машины

Освобождение нор, в результате вымирания песчанок (событие В) во время спада численности, происходит следующим образом: в пе-



риод времени Δt_1 при всех состояниях среды $j_1 = 1, 2, 3$ в очередь пустеют норы низшей категории; в период $\Delta t_2 (j_2 = 1, 2, 3)$ пустыми могут оказаться жилые норы любой категории; в период времени $\Delta t_3 (j_3 = 1, 2, 3)$ в начале пустеют жилые норы III и II категории независимо от качества, а затем, по мере исчерпания жилых нор III и II категории, пустеют жилые норы I категории; в период времени Δt_4 при состояниях $j_4 = 1, 2$ пустеют норы аналогично периоду Δt_3 , а при состоянии $j_4 = 3$ — аналогично периоду Δt_1 .

Использование нор постоянно или переселение из них (событие С) оценивается таблицей вероятностей $\|p(i/j)\|$.

Сравнивая приведенные оценки с оценками в схеме 1, видим, что схемы 1 и 2 мало отличаются друг от друга для периодов Δt_2 и Δt_3 и полностью отличаются для периодов Δt_1 и Δt_4 .

Результаты расчета по схеме 2 приведены в табл. 2. Представленные в табл. 1 и 2 данные получены с помощью ЭВМ. Машине в качестве начальных условий сообщались: общее число нор k на участке, координаты всех нор, числа жилых нор k_0, k_1, k_2, \dots в моменты наблюдения $t_0 = 1, t_1 = 2, \dots$ (так например, 9 наблюдений для уч. № 1), расположение жилых нор в начале наблюдения (т. е. при k_0).

При расчете по схеме 2 машине дополнительно сообщались: категория (I, II, III) каждой норы, таблица вероятностей $\|p(i/j)\|$, период времени Δt_i и состояние среды j_i , соответствующее каждому наблюдению t_0, t_1, \dots . Согласно программе, машина определяет расположение жилых нор k_1, k_2, \dots , выдав на печать их номера (нумерация нор на участке условная).

На рис. 1 как пример дана схема участка № 1. На схеме указаны жилые норы $k_1 = 25$, отмеченные как во время наблюдения в июле 1962 года, так и полученные машинным расчетом. Совпадает 21 нора. Жилые норы №№ 14, 15, 17 и 27 не совпадают с машинным расчетом.

Результаты по схеме 2 показывают, что совпадение расчетных данных с реальными при большом числе жилых нор вновь остается выше, чем при малом. Более подробная оценка результатов по схемам 1 и 2 проводилась статистическим методом по критерию Стьюдента. Результаты этой оценки говорят в пользу схемы 2.

В 24 случаях из 29 сравнений средний процент совпадения расчетных данных с реальными по схеме 2 выше, чем по схеме 1 (см. табл. 1 и 2). Преимущество схемы 2 достигнуто учетом качества нор и введением таблицы вероятностей $\|p(i/j)\|$.

Таким образом, количественно подтверждено разное значение категорий нор в жизни популяции — решающая роль качества нор в жизни грызунов с ухудшением условий среды, особенно в зимний период.

Влияние внешней среды оценивается таблицей $\|p(i/j)\|$, согласно которой привязанность к освоенной территории меняется. Она максимальна в зимний период и минимальна весной (см. $\|p(i/j)\|$).



Таблица $\|p(i/j)\|$ дает некоторую количественную оценку плотности зверьков в течение года, что важно при распространении и может служить основой определения их направления, скорости и предвидения их активизации.

Статистико-вероятностное моделирование пространственной структуры большой песчанки показало, что использование территории большой песчанкой не хаотично, а подчиняется определенным вероятностным закономерностям.

Хочется также отметить, что одним из немаловажных результатов исследования можно считать выяснение тех направлений, в которых должно проводиться уточнение модели. Анализ результатов показывает, что в случае увеличения численности песчанок ($k_t > k_{t-1}$) заселение нор без учета качества не имеет места. Качество нор следует учесть и при уменьшении числа жилых нор ($k_t < k_{t-1}$) во время спада численности во все периоды времени Δt_i ($i = 1, 2, 3, 4$). Подлежит пересмотру и положение о заселении ближайшей пустой норы, без учета качества.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лобачев В. С. Бюлл. МОИП, 72, 21—27, 1967.
2. Наумов П. Н., Лобачев В. С., Дмитриев П. П., Смирин В. М. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах, МГУ, М., 1972.
3. Наумов П. П., Лобачев В. С., Смирин В. М. Рекомендации по оздоровлению среднеазиатского равнинного (пустынного) очага чумы, МГУ, М., 1972.
4. Смирин Н. В., Дуин-Барковский И. В. Курс теории вероятностей и математической статистики для технических приложений, «Наука», М., 1965, 233—263.
5. Цкипуришвили Д. Г. Сообщения АН ГССР, 41, 2, 285—290, 1966.
6. Цкипуришвили Д. Г. Сообщения АН ГССР, 42, 1, 29—36, 1966.
7. Чавчанидзе В. В. Сообщения АН ГССР, 67, 49—52, 1972.

დიდი მემკვიშიას (*RHOMBOMYS OPIMUS*) პოპულაციის განვითარების სტატისტიკურ-ალბათური მოდელირება

დ. ცკიპურიშვილი, ვ. ზაზანიძე, ნ. ნაზოვი, ვ. ლოგაჯოვი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი მოსკოვის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რ ე ზ ი უ მ ე

შრომში აღწერილია დიდი მემკვიშიას პოპულაციის განვითარების სტატისტიკურ-ალბათური მოდელი, რომელიც საშუალებას იძლევა მოცემულ ტერიტორიაზე, გამოთვლელი მანქანის დახმარებით, განვსაზღვროთ დიდი მემკვიშიას პოპულაციის დაბინადრების ხასიათი.

მოდელი წარმოდგენილია ორი სტატისტიკურ-ალბათური სქემის სახით, რომელთა შემოწმება ხდება კონკრეტულ მასალასთან შედარებით. თვლის შედეგები შეესაბამებიან დაკვირვებებს. მიღებული თეორიული სურათი ასახავს, თუ როგორია დიდი მემკვიშიას პოპულაციის დაბინადრების ძირითადი თავისებურებები.

THE STATISTICAL-PROBABILISTIC SIMULATION OF THE SPATIAL
STRUCTURE OF THE POPULATION OF *RHOMBOMYS OPIMUS*

D. G. TSKIPURISHVILI, V. V. CHAVCHANIDZE, N. P. NAUMOV, V. S. LOBACHOV

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi
M. V. Lomonosov Moscow State University, USSR

S u m m a r y

The spatial structure of the population of *Rhombomys opimus* Licht is simulated. A statistical-probabilistic model (in the form of two schemes) of the settlements in the burrows is suggested. The model makes it possible to calculate by computer the settlement of the population of *Rhombomys opimus* on the definite territory. The results of the calculation agree with the observed data; the theoretical picture built on the basis of the given model reflects the main peculiarities of the dynamics of the actual spatial structure of the population of *Rhombomys opimus*.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИРУЛЕНТНЫХ МУТАНТОВ УМЕРЕННЫХ ФАГОВ *S. TYPHIMURIUM*

И. Г. Чиракадзе, Т. Г. Чанишвили.

Тбилисский научно-исследовательский институт вакцин и сывороток
Министерства здравоохранения СССР

Поступила в редакцию 21.4.1977

Изучены особенности взаимодействия вирулентных мутантов фагов, активных в отношении *S. typhimurium*, с клетками хозяина. По способности репродуцироваться на лизогенизированных гомологичными умеренными фагами бактериях вирулентные мутанты фагов делятся на способные и неспособные преодолевать иммунитет клетки. Высказывается предположение, что вирулентные мутанты имеют повреждения в разных генах.

Лизогенное состояние бактериальной клетки, наряду с наличием в хромосоме интегрированного генома умеренного фага, характеризуется также развитием специфического иммунитета. Иммунитет подавляет не только реализацию суперинфицирующего фага, но и профага, и тем самым поддерживает лизогенный статус бактериальной клетки, обусловленный так называемой С-областью генома умеренных фагов. Процесс лизогенизации может быть нарушен в результате мутаций, имеющих место в любом звене регулятивной системы, в том числе и в контролирующей иммунитет области С.

Скрещивая 40 С-мутантов фага λ , различных по морфологии негативных колоний (НК) и кругу хозяев, Кайзер [4] нашел, что все вирулентные мутанты сгруппированы в трех тесно сцепленных цистронах — CI, CII и CIII. Хотя для установления лизогенного состояния достаточно функционирования только одного гена CI, для установления иммунитета необходимы также продукты генов CII и CIII. Было показано, что у фага λ конечный результат складывается не менее, чем из четырех последовательных мутаций. По всей вероятности, мутанты контролируют разные стадии процесса лизогенизации. Об этом говорит и то, что при смешанной инфекции вирулентными мутантами CII и CIII фаги кооперировали друг с другом, обеспечивая в итоге установление лизогенного статуса клетки [4]. В других случаях, например у фага P2, вирулентные мутанты образуются в результате единичной мутации в области CI. Поскольку синтез репрессора контролируется локусом CI фагового генома, мутации в этой области должны затрагивать иммунитет.

Различают два типа мутантов: а) неспособных преодолевать иммунитет и б) способных репродуцироваться в лизогенных клетках. Согласно гипотезе Жакоба и Моно [2], мутанты второго типа должны иметь повреждения гена-оператора, что вызывает понижение его сродства с репрессором, результатом чего является депрессия — прекращение на вегетативный цикл развития фага.

В литературе существуют противоречивые данные о степени сходства биологических характеристик вирулентных мутантов и диких фа-

гов. Ряд авторов отмечает почти полную идентичность таксономических свойств умеренных фагов и их с-мутантов [1]. Львов [5] считает, что различие между ними может быть выражено только в способности вирулентными мутантами способности лизогенизировать при сохранении иммунитета в отношении лизогенных по данному фагу штаммов. Другие исследователи показывают, что вирулентные мутанты отличаются от диких фагов по целому ряду признаков, например большей скоростью адсорбции и большим урожаем на 1 клетку, более кратким латентным периодом, менее ограниченным кругом хозяев [3].

При изучении морфологии НК умеренных бактериофагов, выделенных из различных штаммов *S. typhimurium*, было установлено, что, наряду с типичными для них признаками (мутные НК, покрытые вторичным ростом микроорганизмов), с определенной частотой — от 0,01 до 0,1% — встречаются колонии с ясным дном и резко очерченными краями, характерные для вирулентных мутантов.

Т а б л и ц а

Адсорбция и репродукция фагов *S. typhimurium* на фагоустойчивых штаммах

Фаги	Способность лизогенизировать	Фагоустойчивые штаммы	Адсорбция (в мл/мин ⁻¹)	Репродукция
18 d	+	Q	4,6x10 ⁻⁹	5x10 ⁷
		Q (18 d)	3,6x10 ⁻⁹	0
		Q/18 с	0	0
18 с	—	Q	4,3x10 ⁻⁹	1x10 ⁹
		Q (18 d)	3,8x10 ⁻⁹	0
		Q/18 с	0	0
48 d	+	Q	4,6x10 ⁻⁹	7x10 ⁷
		Q (48 d)	3,2x10 ⁻⁹	0
		Q/48 с	0	0
48 с	—	Q	4,2x10 ⁻⁹	5x10 ⁸
		Q (48 d)	3,8x10 ⁻⁹	0
		Q/48 с	0	0
40 d	+	Q	6,1x10 ⁻¹⁰	2x10 ⁷
		Q (40 d)	5x10 ⁻¹⁰	0
		Q/40 с	0	0
40 с	—	Q	8,0x10 ⁻¹⁰	5x10 ⁸
		Q (40 d)	3,2x10 ⁻⁹	(3x10 ⁹)
		Q/40 с	0	0
20 d	+	Q	7,2x10 ⁻⁹	6x10 ⁷
		Q (20 d)	1,2x10 ⁻⁹	0
		Q/20 с	0	0
20 с	—	Q	2x10 ⁻⁹	5x10 ⁷
		Q (20 d)	1x10 ⁻⁹	0
		Q/20 с	0	0
II d	+	Q	6,4x10 ⁻¹⁰	6x10 ⁷
		Q (II d)	5,6x10 ⁻¹⁰	0
		Q/II с	0	0
II с	—	Q	8,4x10 ⁻¹⁰	10 ⁸
		Q II d)	5,8x10 ⁻¹⁰	5x10 ⁶
		Q/II с	0	0

Вирулентные мутанты бактериофагов выделялись путем отивки ясных НК в бульон с подсевом чувствительной культуры и с дальней-

шими пересевами до получения морфологически однородных популяций. Следует отметить, что выделять С-мутанты удавалось не во всех случаях, что, вероятно, связано с низкой частотой их образования.

Изучение основных таксономических свойств вирулентных мутантов фага *S. typhimurium* на нашем материале показало, что по структуре нуклеокапсида, серологии, отношению к физико-химическим факторам (температура, мочевина, гипертонический раствор NaCl, воздействие УФ лучей) и по величине параметров взаимодействия фага с клеткой (скорость адсорбции, латентный период, урожайность на 1 клетку) они не проявляют сколько-нибудь существенных отличий от диких фагов. В некоторых случаях почти совпадали и их литические спектры. Как и умеренные фаги, С-мутанты показали отрицательный результат в опыте производительности и оказались неспособными давать лизис без размножения. Резкое различие отмечалось в отношении способности лизогенизировать — вирулентные мутанты этим свойством не обладали.

Интересными оказались результаты изучения фагоустойчивости вирулентных мутантов. Для опыта были использованы 5 умеренных фагов и их вирулентные мутанты (18d и с, 48d и с, 11d и с, 20d и с, 40d и с). Для сопоставления результатов, полученных в отношении исходных (диких) фагов, было использовано 3 штамма: 1) индикаторный, служивший контролем степени (выраженности) адсорбционной силы испытываемых фагов; 2) лизогенный по данному фагу; 3) резистентный (фагоустойчивый) к вирулентному мутанту.

Как видно из таблицы, изученные штаммы характеризуются разными показателями адсорбции. Так, константа скорости адсорбции умеренного фага 18d на штамме-детекторе равна $4,6 \times 10^{-9} \text{ мин}^{-1}$, причем фаг способен размножаться и давать выход в количестве 7×10^7 в 1 мл. Приблизительно такое же количество фаговых частиц ($3,2 \times 10^9 \text{ мин}^{-1}$) адсорбируется на лизогенном штамме Q(18d), но выход фага в данном случае равен нулю. Отсутствие репродукции следует объяснять иммунностью бактерий, содержащих профаг 48. На штамме Q/48с фаг 48d не адсорбируется и, следовательно, не репродуцируется. Последнее обусловлено тем, что штамм Q/48с является фагорезистентным мутантом и лишен рецептора. Аналогичные результаты получены с фагами 48d и 20d. Репродуцируясь на индикаторных штаммах, указанные фаги адсорбируются и на фагоустойчивых штаммах Q(18d) и Q(20d) соответственно, однако развиваться на них неспособны из-за иммунности последних.

На основе полученных данных можно предположить, что мутации фагов 20с и 40с локализованы в гене-регуляторе, поскольку такие мутанты не преодолевают иммунитета к лизогенным клонам Q(20d) и Q(40d) и не развиваются на них. Вирулентные мутанты 18с, 48с и 11с реализуются на фагоустойчивых кломах Q(18d), Q(48d) и Q(11d) соответственно, т. е. способны преодолеть иммунитет клеток и, таким образом, являются результатом мутаций в гене-операторе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Габрилович И. М. В кн.: Лизогения, «Беларусь», Минск, 1970, 32—45.
2. Жакоб Ф., Моно Ж. Цит. по кн.: Бреслер С. Е., Молекулярная биология, «Наука», Л., 1973, 534—543.
3. Feary T. K., Fisher E., Fisher T. N. J. Bact., **87**, 1, 196—208, 1964.
4. Kaiser A. D. Virology, **3**, 1, 42—61, 1957.
5. Wolff A. Bact. Rev., **17**, 269—337, 1953.

S. TYPHIMURIUM-ის ზომიერი ფაგების ვირულენტური მუტანტების ზომიერთი თავისებურებანი



ი. შირაკაძე, თ. ჩანიშვილი

სსრკ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს თბილისის ვაქცინებისა და შრატების სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილია *S. typhimurium*-ის მიმართ აქტიური ფაგების ვირულენტური მუტანტების ურთიერთობის თავისებურებანი პატრონ-უჯრედთან. კომოლოგიური ზომიერი ფაგებით ლიზოგენიზირებულ ბაქტერიებზე რეპროდუცირების უნარის მიხედვით ფაგების ვირულენტური მუტანტები დაყოფილია უჯრედის იმუნიტეტის დამძლევ და ამ უნარს მოკლებულ ფორმებად. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ვირულენტურ მუტანტებში ადგილი აქვს სხვადასხვა გენის დაზიანებას.

SOME PECULIARITIES OF VIRULENT MUTANTS OF S TYPHIMURIUM TEMPERATE PHAGES

I. G. CHIRAKADZE, T. G. CHANISHVILI

The Tbilisi Institute of Vaccines and Sera, Ministry of Health, USSR

S u m m a r y

The peculiarities of interaction of virulent mutants of phages active in relation to *S. typhimurium* with the host cells have been studied. On the ability of reproduction on lysogenized with homologous temperate phages bacteria, virulent mutants of phages are divided into capable and incapable overcoming the immunity of the cells. It is supposed, that virulent mutants have some damages in different genes.

МУТАГЕННЫЕ ФАКТОРЫ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

В. Л. Менабде

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 30.3.1979.

В данной работе подводится первый итог исследованиям, осуществленным в двух географических пунктах — Тбилиси и Бакуриани. Экспериментальное изучение влияния экстремальных условий расширило наши знания о роли внешних факторов в формировании нового.

Экстремальные условия обитания (в частности географическое перемещение) значительно ускорили мутационный процесс. Параллельно удалось вскрыть пути эволюции некоторых хороших видов (*Triticum persicum*, *T. aethiopicum*). Достигнутое позволило выдвинуть положение о возможности моделирования видообразования и процессов повторного формирования существующих видов.

В опыт вовлечены три грузинские популяции культурной пшеницы: Шавиха, Шави тавтухи, относящиеся к степным, долинным экотипам Восточной Грузии, и Зандури — западногрузинский экотип.

Популяция Шавиха состоит из одной разновидности — *Triticum durum* v. *apulicum*. Популяция Шави тавтухи представлена двумя разновидностями — *Tr. durum* v. *coerulescens* и *T. d. v. libycum*. Популяция Зандури включает два вида — *T. timopheevi* v. *typicum* и *Tr. monococcum* v. *horne-manni*.

Опыт заложен в 1948 г. и длится до настоящего времени. В качестве абиотических условий обитания были избраны условия умеренно-холодного климата Бакурианского геопункта — 1820 м н. у. м. Контролем служили условия жаркого климата Тбилисского геопункта, расположенного на территории Тбилисского центрального ботанического сада — 574 м н. у. м.

Условия бакурианского геопункта отличаются от тбилисского в основном более суровым термическим режимом и условиями освещенности — высокой интенсивностью суммарной солнечной радиации, в том числе ультрафиолетовой (УФ), а также усилением фитохромно активных зон — $\lambda=440, 660, 735$ нм.

Термический режим Тбилисского геопункта определяется средней годовой изотермой в 10,9—12,6°C. Наиболее высокая температура устанавливается в период налива — созревания пшеницы (30,6—38,5°C). Температура самого холодного месяца редко опускается до -1,6°C, но возможны сильные морозы до -25° (январь—февраль). Снежный покров непродолжительный (несколько дней) и неравномерный.

Здесь пшеница в целом, несмотря на цикл развития, возделывается с осени и ее вегетационный период заканчивается в первую декаду июля последующего года.

Бакурианский геопункт (1820 м н. у. м.) характеризуется следу-

ющими термическими показателями: средняя годовая температура $+5,2^{\circ}\text{C}$, средняя температура самого холодного месяца (январь) $+5,2^{\circ}\text{C}$, имеет абсолютный минимум до $-23,8^{\circ}$ — $-30,4^{\circ}\text{C}$; а средняя температура самого теплого месяца (август) $+18^{\circ}\text{C}$. Снегопад обильный (4—5 месяцев). Общее количество осадков составляет 838 мм. Несмотря на это в летний период наблюдается недостаток влаги. Бесснежные морозы (до -10 , -19°C) отмечены в период октября-ноября. В целом весна холодная, лето короткое, осень часто сопровождается ранними заморозками.

Бакурианский геопункт расположен вне зоны возделывания озимой пшеницы. Обычно вегетационный период яровой пшеницы заканчивается в первой декаде сентября.

Интенсивность прямой солнечной радиации на Кавказе, по данным Малышева [1], с подъемом на 1 км возрастает на 6%, УФ на 15%. Станко и др. [2] установили, что в горах Алатау прямая солнечная радиация на высоте 2980 м увеличивается в полдень, по сравнению с радиацией на высоте 780 м н. у. м., на 20%, УФ — на 55%, ИК (инфракрасной) — на 24%. По данным Сакварелидзе [3, 4] в Бакуриани интенсивность суммарной солнечной радиации в ясную погоду на 16% больше, чем в Тбилиси; УФ $\lambda < 400$ нм — 31% (при высоте солнца 60°). В узких зонах ДК $\lambda = 730$ нм — на 40%, Кр. $\lambda = 660$ нм — на 29% и Син. $\lambda = 440$ нм — на 27%. Причем наблюдения в пасмурную погоду дают ей основание заключить, что влияние УФ радиации на растения осуществляется постоянно, в том числе и в пасмурную

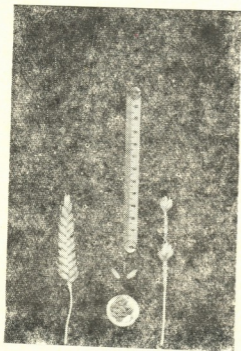


Рис. 1. *Tr. durum* v. *apulicum* — исходная форма

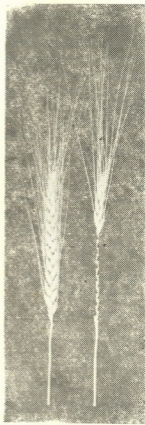


Рис. 2. *Tr. persicum* — видовая форма, полученная из *Tr. durum* v. *apulicum*

погоду; влияние же ИК радиации возможно только в виде прямой солнечной радиации и только в ясную погоду.

Для установления критических условий в жизни популяций ставился в различных условиях осеннего (в начале, середине и в конце осени) и весеннего посева.

Бакурианские условия оказались экстремальными для всех подопытных пшениц. Количество ранних осенних всходов колебалось у популяций твердых пшениц в пределах 81—90% от посеянных зерен; после зимовки (весной) их было всего 5—11%, а в некоторые годы выживали лишь единичные растения (или абсолютно все всходы погибли). Для популяции Зандури выживаемость в среднем составляла 17—25% от осенних всходов, хотя были случаи (1973 г.), когда все растения погибли в период зимовки.

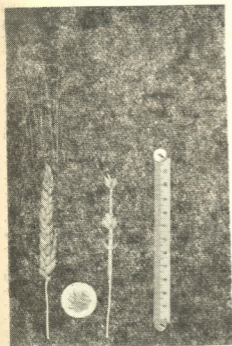


Рис. 3. *Tr. durum*—новая видовая форма

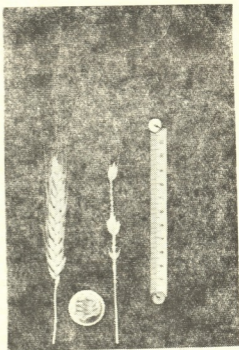


Рис. 4. *Tr. durum* v. *aethiopicum* — новая видовая форма, полученная из *Tr. durum* v. *aralicum*

Бакурианские условия перенесли лучше те посева, проросшие семена которых зимовали в почве.

В течение ряда лет (1948—1958 гг.) развитие популяций в Бакурани шло нормально, не нарушая структуры популяций. Изменения касались в основном мелких признаков. Так, в популяции Шави тавтухи заметно увеличилось количество красnozерных форм. В популяции Шавиха появились единичные растения, имеющие относительно удлиненные рыхлые колосья (длина колоса до 9 см, $d=22$), тогда как для популяции характерны укороченные (5—5,7 см) и плотные ($d=32-38$) колосья. В популяциях замечено было большое варьирование зерновок по весу 1000 зерен. Установлено было по размеру 4 фракции: 15—17,5 г, 20—28,5 г, 29—35 г, 38—45 г). Все они были высеяны раз-

дельно, но этот признак оказался модификационным. В дальнейшем в популяциях начали появляться более значительные изменения.

На примере популяции Шавпха, состоящей из одной формы вида — *Tr. durum v. apulicum*, в условиях длительного обитания в экстремальных условиях (в течение 26 лет) убедительно прослеживается динамика популяции. При вовлечении в опыт популяция имела следующий диагноз: колосья красные, средней длины (6—7,5 см), опушенные (колосковые чешуи покрыты хорошо заметными волосками), остистые — ости черные, киль колосковой чешуи ясно выражен и заканчивается коротким зубцом (1—1,5 мм). Колосья плотные $d=32-38$, число хромосом = 28 (2п).

Впоследствии, начиная с 1959 года (11-й год эксперимента), среди «населения» этой популяции единично появились растения с иными признаками. Так, в 1960 году зафиксированы новообразования, имеющие красные зерна, белые колосья, колосья красные, но голые; а в 1963 году были уже установлены растения с колосьями типа абиссинских пшениц — *Tr. aethiopicum* и пшеницы дика — *Tr. persicum*. Параллельно были отмечены (единично) константные новообразования, обогащающие популяции новыми признаками, среди коих следует отметить:

1. Появление красной окраски зерновки.
2. Появление красной окраски колоса.
3. Появление голых колосьев, вместо опушенных.
4. Развитие вместо зубцов 1—1,5 мм остевидного образования на колосковых чешуях.
5. Изменение плотности колоса.
6. Исчезновение из популяции Шави тавтухи белозерных форм — *v. coerulea*.

Одновременно в составе популяции Шавпха зафиксировано становление комплекса таких признаков, которые выходят за пределы радикала вида твердой пшеницы, явно нарушая целостность «организма» (популяций). Начинают формироваться новые направления, несвойственные составу популяции твердой пшеницы.

В последующие годы были отмечены растения, имеющие признаки гексаплоидного вида мягких пшениц: слабо развитый киль колосковой чешуи, заканчивающийся остевидным образованием; колосья удлиненные, рыхлые ($d=20-24$), голые, опушенные; колосковые чешуи у основания с характерными углублениями; появились колосья, имеющие компактоидное строение гексаплоидного типа.

Следовательно, формообразование популяций имеет два направления: одно из них направлено в сторону обогащения популяции новыми возможностями, а второе — обеспечивает становление нового — новых видовых форм. Ниже оба эти направления в популяции Шавпха представлены в следующем виде:

1. *Tr. durum v. apulicum* — исходная популяция, основной тип.
2. *T. durum apulicum* — новообразование.
3. *T. durum mursiense* — новообразование.
4. *T. durum hordeiforme* — новообразование.
5. *T. durum niloticum* — новообразование.
6. *T. durum melanopus* — новообразование.
7. *Triticum sp.* — видовая форма типа абиссинских пшениц *T. aethiopicum*.
8. *Triticum sp.* — видовая форма типа пшеницы *Tr. persicum*.
9. *Tr. aestivum compactoides* — видовая форма гексаплоидной пшеницы.
10. *Triticum sp.* — вульгареонидные, морфологически представленные признаками мягкой пшеницы.

Также интересно протекает динамика развития у популяции Шавитавтухи, ботанически состоящей из 2 вариаций: белозерной — *v. coeruleascens* и краснозерной — *v. libycum*. В таком виде она представляется в нормальных условиях возделывания, но в экстремальных условиях из состава популяции исчезли белозерные биотипы. Выживаемость краснозерной разновидности также низка; но все же единичным растениям удается пересилить суровые условия высокогорного климата и закончить вегетацию.

Низкая выживаемость популяции ведет, конечно, к обеднению наследственной структуры, к выпадению многих генов из структуры популяции. В этой популяции (твердых пшениц) самым интересным мутационным образованием является появление растений, обладающих признаками пшеницы дика (*Tr. persicum*) и ее черной разновидности — *var. fuliginosum*. В этом случае установлен факт образования нового вида с обособленными признаками и иными свойствами.

Популяция Зандури, состоящая из растений диплоидного (*Tr. monosocum*) и тетраплоидного (*Tr. timopheevi*) видов, сохранила свою стабильность. Ее целостность, очевидно, обеспечена биологическими особенностями популяции. Или новые жизненные условия данной популяции приемлемы для сохранения целостности структуры вида, или же следует допустить некоторую зависимость изменчивости от геномного состава, его полиморфизма: моногеномный вид более стоек, стабилен, а полигеномный, наоборот, более лабилен, подвижен.

Вид вообще и, в частности, у культурных растений — это сложная система, пригнанная к определенным условиям среды.

Исходя из наших экспериментальных данных, мы вполне разделяем вавилонское понимание вида: «Вид — обособленная, сложная, подвижная морфо-физиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом» [5].

Как справедливо отмечает Завадский, мономорфных видов нет, по существу все виды полиморфны, но отдельные типы видов сильно различаются по степени и характеру своего полиморфизма [12].

Следовательно, полиморфизм вида, его многообразие, богатство генофонда поддается вскрытию посредством географического перемещения популяции в условия резко чуждые для природы вида. Один из таких приемов убедительно вскрыл динамику состава популяции твердых пшениц в условиях бакурианского горного климата. Как убеждаемся, бакурианская среда — прекрасная «лаборатория» для познания структуры популяции многих видов пшеницы. В частности, при помощи бакурианской «лаборатории» оказалось возможным понять процесс видообразования грузинского вида пшеницы — дика. Как известно, видовое достоинство этой пшеницы никем не оспаривается. Все систе-

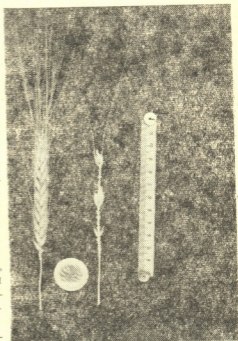


Рис. 5. *Tr. aethiopicum* — видовая форма

матики считают ее хорошим видом, имеющим свой определенный ареал и собственный комплекс морфологических и физиологических признаков. Ее ареал — предгорная и горная область земледелия в пределах 800—1800 м н. у. м.

Начальная зона возделывания вида *Tr. persicum* соприкасается с конечной зоной возделывания твердой пшеницы.

Н. И. Вавилов [5] установил центры географической концентрации видов твердой пшеницы и пшеницы дика, однако относительно их происхождения имеются лишь предположения. Фляксбергер [6] полагал, что *Tr. persicum* мог возникнуть у предельной зоны распространения твердой пшеницы. Такую же точку зрения развивал и Вавилов.

Как нам представляется, *Tr. persicum* — это горная географическая раса твердой пшеницы, обладающая всеми качествами вида¹.

Таким образом, длительное возделывание (в течение 12—26 лет) популяции Шавпха в суровых экстремальных условиях вызвало нарушение единства популяции и вскрыло потенциальные возможности данной популяции. Очевидно, факторы внешней среды (термический, радиационный режим), несвойственные природе вида, стимулировали мутационный процесс. Систематический же микромутационный процесс стимулировал процесс становления новых наследственных изменений, многие из которых выходят за грани популяции. Как уже отмечалось, в этой популяции мы наблюдаем такой эволюционный процесс, где проявляются две формы движения: одно движение, обогащающее состав самой популяции новыми формами вида, а другое — обеспечивающее формирование новых видов.

Однако можно ли повторить историю вида? Повторное возникновение вида отрицалось Ч. Дарвином и В. И. Мичуриным, его отрицал Л. Долло (автор закона необратимости эволюции). Но повторное возникновение, как редчайшее явление, допускается Л. С. Бергом. И. А. Толмачевым [10], частично Л. Ш. Давиташвили [11]. Если экспериментальным путем возможно воссоздать видовую форму, практически аналогичную природному виду или очень близкую ему, нет основания отрицать возможность его осуществления в природе. С этим фактом, как говорит Толмачев, ботаники должны считаться. А потому должны признать, что обратимость эволюции есть явление закономерное, но имеющее ограниченную область действия. Тогда как закон необратимости — один из самых общих законов эволюции. Следовательно, в природе действует оба закона: закон необратимости эволюции и закон обратимости эволюции. Первый из них является абсолютно доминирующим, всеобъемлющим законом развития, а сфера действия второго закона весьма ограничена, рецессивна. Такое неравномерное соотношение органически действующих сил следует объяснить разновеликими факторами развития. Экспериментальное воспроизведение существующих видов дает основание допустить повторное их возникновение при наличии генетически однозначных факторов.

Параллельно наше исследование позволило внести ясность в познание путей эволюции рода *Triticum* и понять видообразовательные процессы таких видов, как *Tr. persicum*, *Tr. aephiopicum*.

¹ Конечно, между экспериментально полученными формами и существующим в культуре видом нельзя ставить полный знак равенства, ибо наш лабораторный вид нельзя признать истинным видом до тех пор, пока над ним не осуществится закон отбора. А потому, следуя Завадскому, мы принимаем его как видовую форму, как вид в возможности.



1. Малышев А. А. Проблемы ботаники 7, 33—41, 1965.
2. Шахов А. А. Ж. общ. биол. XXIII, 2, 80—89, 1962.
3. Сакварелидзе И. М. Влияние спектрального состава солнечной радиации на рост и развитие растений (Научный отчет отдела культурной флоры Института ботаники АН ГССР за 1971 г.).
4. Сакварелидзе И. М. Влияние ультрафиолетовой радиации на растения (Научный отчет отдела культурной флоры Института ботаники АН ГССР за 1977 г.).
5. Вавилов Н. И. Избранные труды, II—III, «Наука», М.—Л., 1977.
6. Фляксбергер К. А. Пшеницы, «Сельхозгиз», М.—Л., 1938.
7. Берг Л. С. Труды по теории эволюции, «Наука», Л., 1977.
8. Дарвин Ч. Сочинения, III, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1939.
9. Мичури И. В. Сочинения III—IV, «Сельхозгиз», М., 1941—1948.
10. Толмачев А. И. Проблемы ботаники 5, 18—31, 1960.
11. Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение (БСЭ, 2 изд., 48), 1957.
12. Завадский К. М. Види видообразование, «Наука», Л., 1968.

მცენარეთა მემკვიდრული ცვალებადობის მუტაგენური ფაქტორები

3. მენაბდე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაშრომში განხილულია მრავალი წლის (1948—1977) ექსპერიმენტული კვლევის პირველი შედეგები, მიღებული განვითარების ნორმალურ (თბილისი) და ექსტრემალურ (ბაკურიანი) პირობებში. მუტაციური ცვალებადობის დიდი დიაპაზონით ხასიათდება პოპულაციები, რომლებიც ექსპერიმენტალურ პირობებში ვითარდებოდნენ. ამ შემთხვევაში ადგილი აქვს ფორმათწარმოქმნის ორ მიმართულებას: პირველი თვით პოპულაციების ოდენობითი ზრდასკენ არის მიმართული, ხოლო მეორე ახალი სახეობის წარმოშობით ხასიათდება. ამ მიდგომით მეტად საინტერესო მასალას იძლევა ხორბლის სახეობის პოპულაციები — შავფხა და შავი თავთუხი, რომელთა შედგენილობაში ხორბლის სხვა სახეობის (*Triticum persicum*, *Tr. aethiopicum*) მყარი ნიშნები წარმოიქმნება. მოცემული ფაქტორები მასალა დამაჯერებელ წარმოდგენას იძლევა ხორბლის ზოგიერთი სახეობის წარმოქმნის შესახებ, ხელმეორედ წარმოქმნისა და წარმოქმნის მოდელირების შესაძლებლობის შესახებ.

მცენარე გეოგრაფიული გადაადგილების შედეგად ინტენსიურ მუტაციურ პროცესს, მემკვიდრულ ცვალებადობას განიცდის, რაც პირობადებულია როგორც გარემო ფაქტორების ზეგავლენით, ისე პოპულაციების გენეტიკური სტრუქტურით.

MUTAGENIC FACTORS OF HEREDITARY VARIABILITY OF PLANTS

V. L. MENABDE

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

Summary

The results of a long experimental study (1948—1977) obtained in the normal (Tbilisi) and extreme (Bakuriani) conditions of development are sum-

marized. The populations developing in the extreme environmental conditions, which are characterized by wide scopes of mutagenic variability, show two directions of form genesis. The first one implies quantitative growth of populations, while the other a new species formation. By this approach rather interesting data are provided by species population of wheat «Shavpcha» and «shavi tavguchi», which comprise some characteristic signs of other species of wheat: *Tr. persicus*, *Tr. aethiopicum*. The data obtained show convincingly the possibility of modelling of species formation and the processes of the secondary formation of the available species.

During the geographic displacement a plant shows an intensive mutation process due either to the impact of external factors or genetic structure of populations.

О НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВАХ МИОЗИНА В СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЕ КРОЛИКА

Г. В. Цитландадзе, М. М. Заалишвили

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

Поступила в редакцию 6.1.1978

Разработана методика выделения кардиального миозина В кролика. Методикой обеспечивается удаление примеси свободного миозина А, присутствующего в препаратах, полученных другими широко распространенными методами.

Изучены некоторые физико-химические свойства препарата: константа седиментации и ее изменение при старении белкового препарата, аденозинтрифосфатазная активность и суперпреципитация в зависимости от величины рН, сократимость гелевых нитей при разных концентрациях ионов магния и белковый состав препарата, определенный методом электрофореза на полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия.

Одна из общих тенденций в молекулярной кардиологии — стремление к выделению и исследованию гомогенных препаратов белков миокарда. В препаратах миозина В, полученных методами, описанными в работах Сент-Дьерди [4], Барани [6], Хефронна и Дуганна [7], присутствует значительное количество свободного миозина и других примесей, а методы, разработанные для выделения сократительных белков скелетных мышц, не всегда оправдывают себя в случае сердечной мышцы.

По данным Джонсона и Ландолта [8] седиментационные кривые актомиозина характеризуются двумя пиками. Медленный пик идентифицируется как миозин А, а быстрый — как нативный актомиозин, т. е. препарат миозина В состоит из смеси нативного актомиозина и свободного миозина. Согласно данным М. М. Заалишвили [2], в зависимости от способа получения миозина В он содержит разное количество свободного миозина. При увеличении степени измельчения и времени экстракции медленный компонент уменьшается или совсем исчезает. При тщательном измельчении мышцы и увеличении времени экстракции до 36 ч удалось получить миозин В, дающий в ультрацентрифуге один быстроссаждающийся пик, константа седиментации которого $S_{20}^0 \omega = 85 \cdot 10^{-13}$ с.

В работе А. М. Катца [10] отмечалось, что одно из отличий сократительных белков миокарда — их малая устойчивость по сравнению с белками скелетных мышц. В нашем случае очень тонкая гомогенизация и увеличение времени экстрагирования приводили к денатурации миозина В в процессе экстракции или при последующих переосаждениях, что и вынудило нас изменить способ выделения миокардиального миозина В; в основу нашей модификации была положена процедура, описанная в работе Барани и сопр. [6].



Кардиальный миозин В выделяли из желудочков половозрелых кроликов самцов весом 2,5—3 кг. Вес сердца колебался в пределах 2,5—4 г. Для одного эксперимента использовалось от двух до шести сердец.

После декапитации животного сердце извлекали из грудной клетки, отсекали предсердия, желудочки промывали от крови и помещали в ледяную воду на 20—30 мин. Затем измельчали ножницами, промывали дважды холодной бидистиллированной водой и измельчали гомогенизатором из нержавеющей стали типа мясорубки. Белки экстрагировали 5-кратным объемом 0,6 М КСl, 0,02 М гистициновый буфер, рН 7,0—7,2 в продолжении 24 ч на холоде. Остаток удаляли центрифугированием 18 000 г в течение 30 мин (при центрифугировании с более низким значением центробежной силы раствор остается мутным и происходит агрегация миозина В на нерастворимой фазе с частичной денатурацией). Жировая ткань удалялась фильтрацией через марлю. Миозин В осаждали 15-кратным объемом бидистиллированной воды. Осадок собирали центрифугированием при 2500 г в течение 30 мин (при более высоких значениях g происходит уплотнение осадка с последующей денатурацией белка) и растворяли в равном объеме 1,2 М КСl. Через 15—20 мин белок осаждали 15-кратным объемом воды и центрифугировали при 2500 г 30 мин. Осадок растворяли в равном объеме 1,2 М КСl и добавляли 1/3 объема 0,6 М КСl. Через 15—20 мин ионную силу понижали до $\mu=0,335$ добавлением 0,79 мл воды на каждый миллилитр раствора. Осадок собирали центрифугированием 3000 г 20 мин, растворяли в равном объеме 1,2 М КСl и 1 ч центрифугировали 20000 г. Концентрация белка в препарате колебалась от 8 до 14 мг/мл. Выход составлял приблизительно 7 мг белка на грамм гомогената. Внешний вид препарата отличался от препаратов, полученных другими методами — он был прозрачен, или слегка опалесцировал.

Концентрацию белка определяли спектрофотометрически по микробюрету и контролировали на интерферометре ИТР-2.

Седиментационный анализ проводили на аналитических ультрацентрифугах типа УЦА-9 или УЦА-65 мl. Аденозинтрифосфатазную активность и суперпреципитацию препарата измеряли на сконструированной в нашей лаборатории установке [1]. Степень сократимости пленочных нитей измеряли согласно работе [3].

Электрофорез проводили на 7,5%-ном полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата натрия согласно Веберу и Осборну [11]; диск-электрофорез — методом, описанным в работе Н. С. Шелудько [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При аналитическом ультрацентрифугировании препаратов, полученных стандартным методом (24-часовой экстракцией раствором Губа-Штрауба с последующим трехкратным пересаживанием), образовывались два пика — быстрый и медленный, причем величины их были примерно равны (рис. 1а). Препараты, полученные по Барани и сотр. [6], давали примерно такую же картину (рис. 1б). При аналитическом ультрацентрифугировании препаратов, полученных нашим методом, наблюдался один быстрый симметричный пик и в некоторых случаях медленный пик миозина А, составляющий 5—10% от медленного (рис. 2 а, б). Как видно из седиментограмм, описанная методика дает возможность получить из миокарда кролика достаточ-

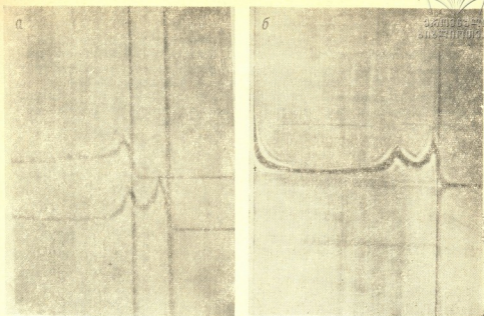


Рис. 1. а) Седиментограмма препарата, полученного методом Сент-Дьерди: центробежная сила $6.53 \cdot 10^4$ (30000 об/мин), 20°C , концентрация препарата 3 мг/мл, коэффициент седиментации быстрого пика 26,6 S, медленного—5,18 S; б) Седиментограмма препарата, полученного по методу Барани и соотрудников, центробежная сила $6.53 \cdot 10^4$ (29800 об/мин), 20°C , концентрация 2 мг/мл. Коэффициент седиментации быстрого пика 40,7 S

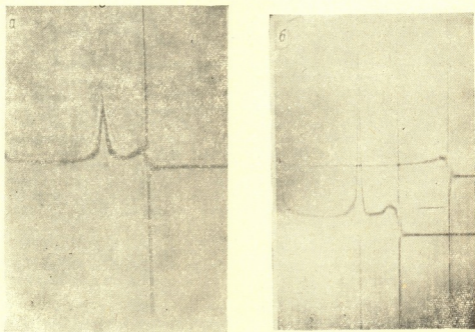


Рис. 2. Седиментограммы препаратов, полученных модифицированным нами методом: а) центробежная сила $3.51 \cdot 10^4$ (21500 об/мин), 20°C , концентрация препарата 2 мг/мл, коэффициент седиментации 34, 38 S; б) центробежная сила $4.53 \cdot 10^4$ (24820 об/мин), 20°C , концентрация 3 мг/мл, коэффициент седиментации 26,5 S

но чистый препарат миозина В, свободный от миозина А или с незначительным содержанием свободного миозина.

Учитывая, что в ряде измерений функциональной и ферментативной активности нативного актомиозина присутствие свободного миозина нежелательно (так как приводит к ошибкам, обусловленным разными типами АТФаз модифицированного и немодифицированного актомиозина), препарат, полученный данной методикой, дает возможность проводить более корректные определения функциональных и ферментативных свойств кардиального миозина В.

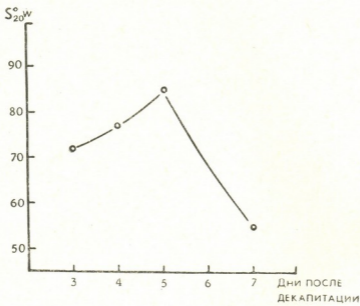


Рис. 3. Зависимость константы седиментации кардиального миозина В кролика от старения препарата

Было проведено исследование изменения константы седиментации миозина В от времени хранения при 4°C. Время исчислялось от момента декапитации животного. Измерения показали, что константа седиментации возрастала с третьего по пятый день включительно. С пятого по седьмой день наблюдалось резкое уменьшение величины константы седиментации, возможно, обусловленное деятельностью протеолитических ферментов (рис. 3). После седьмого дня хранения препарата на седиментограммах появлялся медленный пик миозина, т. е. происходила диссоциация миозина В.

Данные исследования суперпреципитации и Mg^{++} зависимой АТФазной активности в зависимости от рН приведены на рис. 4. Заслуживает внимания несколько повышенная величина скорости аденозинтрифосфатазы миозина В, что может быть объяснено отсутствием или значительным понижением количества свободного миозина в препарате. Интересно, что с изменением рН меняется только скорость АТФазы — максимум 8,2—8,4 и степень суперпреципитации. Достоверные данные об изменении скорости суперпреципитации получены не были.

Измерение степени укорочения пленочных нитей миозина В сердца кролика показало низкую величину сократимости — 17—25% в интервале концентрации ионов магния 10^{-2} — 10^{-4} , концентрации АТФ $5 \cdot 10^{-3}$ М и концентрации белка 2 мг/мл при нагрузке 3 мг. При уве-

личении концентрации белка до 4,5 мг/мл укорочение достигает в тех же условиях 28—30% (рис. 5), что составляет примерно половину

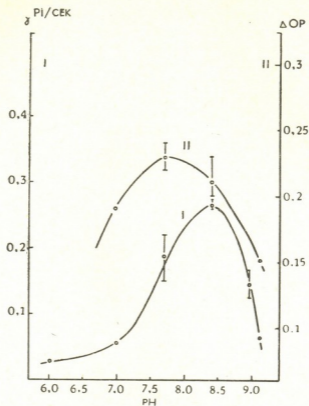
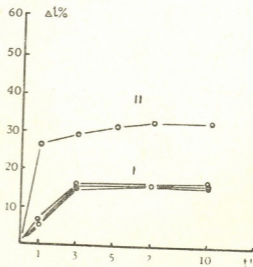


Рис. 4. Аденозинтрифосфатазная активность и степень суперпреципитации кардиального миозина Б в зависимости от рН среды АТФ 10^{-4} М, $Mg^{2+} 10^{-4}$ С, $25^{\circ}C$; I—АТФаза, II—степень суперпреципитации

Рис. 5. Сократимость плевочных нитей кардиального миозина Б: $Mg^{++} 10^{-4}-10^{-2}$ М, АТФ $5 \cdot 10^{-3}$ М, рН 7,5, нагрузка 3 мг; I—концентрация наносимого препарата 2 мг/мл. II—4,5 мг/мл





величины укорочения плечочных нитей миозина В скелетных мышцах [2].

Электрофорез белкового препарата в присутствии додецилсульфата натрия методами Вебера и Осборна [11] и Шелудько [5] показал стабильность белкового состава, что выразилось как в постоянстве взаиморасположения полос, так и в их интенсивности для разных препаратов миозина В.

Таким образом, предложенная методика дает возможность получения из сердечной мышцы кролика нативного актомиозина, свободного от примеси миозина и имеющего стабильные физико-химические параметры, что особенно важно при исследовании возможных изменений миокардиальных белков в условиях сердечно-сосудистой патологии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гачечиладзе Н. А., Заалишвили М. М. Сообщения АН ГССР, 59, 3, 693—696, 1970.
2. Заалишвили М. М. Биохимия, 25, 5, 912—191, 1960.
3. Заалишвили М. М., Микадзе Г. В. Биохимия, 24, 4, 612—623, 1959.
4. Сент-Дьерди А. В кн.: О мышечной деятельности, Медгиз, М., 1947.
5. Шелудько Н. С. Цитология, XVII, 10, 1148—1154, 1975.
6. Barany M., Gaetjens E., Barany K., Karp E. Arch. Biochem., Biophys., 106, 280—293, 1964.
7. Heffron G. G. A., Puggan P. F. Int. J. Biochem. 2, 9, 324—336, 1971.
8. Johnson P., Rowe A. J. In «Biochemistry of Muscle Contraction». Ed. by J. Gergely, Boston, 1964, 279.
9. Johnson P., Landoot R. Nature, 165, 430—433, 1950.
10. Katz A. M. Physiol. Rev., 50, 1, 64—134, 1970.
11. Weber K., Osborn J. J. Biol. Chem., 244, 15, 4406—4412, 1969.

შინაური კურდღლის გულის კუნთის მიოზინ B-ს ზოგიერთი თვისებების შესახებ

ბ. წითლანაძე, მ. ზაალიშვილი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

შემუშავებულია შინაური კურდღლის გულის კუნთის მიოზინ B-ს გამოყოფის მეთოდი, რომელიც, წინანდელი მეთოდებისაგან განსხვავებით, უზრუნველყოფს თავისუფალ მიოზინ A-ს სრულ მოშორებას მიოზინ B-საგან.

შესწავლილია შინაური კურდღლის გულის კუნთის მიოზინი: სედიმენტაციის კონსტანტა და მისი ცვლილება პრეპარატის დაქველდებისას, ადენოზინტრიფოსფატაზური აქტივობა და სუპერპრეციპიტაცია და მისი დამოკიდებულება pH-ზე, ძაფების შეკუმშვის უნარი მაგნიუმის იონების სხვადასხვა კონცენტრაციისას და მიოზინ B-ს ცილოვანი შემადგენლობა, რომელიც გამოკვლეულ იქნა პოლიაკრილამიდის გელზე ელექტროფორეზის მეთოდით, დოდეცილსულფატის ნატრიუმის თანამყოფობისას.

SOME PROPERTIES OF MYOSIN B FROM RABBIT CARDIAC MUSCLE



G. V. TSITLANADZE, M. M. ZAALISHVILI

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

S u m m a r y

A new method of isolation of the rabbit cardiac myosin B has been developed. The method provides isolation of free myosin A from myosin B.

Study has been made of some physico-chemical properties, such as sedimentation constant, its change during storage of protein preparations, dependence of ATPase activity and superprecipitation on pH value, myosin layer threads contractility at different Mg^{2+} concentrations, protein composition determined by polyacrylamide gel electrophoresis in the presence of sodium dodecylsulfate.

УДК 612.13+612.178.+612.826

БИОКИБЕРНЕТИКА

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВОЗМОЖНОГО ПРИНЦИПА РЕГУЛЯЦИИ ТОНУСА МОЗГОВЫХ СОСУДОВ ПРИ ИЗМЕНЕНИЯХ ВНУТРИСОСУДИСТОГО ДАВЛЕНИЯ

В. Т. Бегиашвили, В. Г. Меладзе, Н. П. Митагвария

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

Поступила в редакцию 25.10.1977

В работе с использованием метода математического моделирования исследуется гипотеза миогенного механизма ауторегуляции мозгового кровообращения.

В основу модели положена связь между гистерезисным характером кривой растяжимости кровеносных сосудов и способностью их к активным ауторегуляторным реакциям. Допущение о том, что гистерезисный характер кривой растяжимости сосудистой стенки объясняется наличием миогенного тонуса, величина которого тесно связана с изменениями внутрисосудистого давления, приводит к получению системы уравнений, описывающих практически полную гамму ауторегуляторных реакций мозговых сосудов при скачкообразных изменениях системного артериального давления.

Проблема ауторегуляции мозгового кровообращения при изменениях уровня системного артериального давления (САД) уже давно привлекает самое пристальное внимание исследователей. Подавляющее большинство работ, посвященных этому актуальному вопросу, базировалось на анализе статических характеристик функционирования системы регуляции мозгового кровообращения. Это объясняется видимо, существовавшими вплоть до недавнего времени методическими ограничениями: все наиболее существенные результаты были получены или с помощью микрофотосъемки реакций пияльных артерий [5, 6, 10—13, 23, 25], или дискретными измерениями установившихся значений объемной скорости мозгового кровотока [2, 3, 5, 20—22, 24].

Анализ статических характеристик позволил исследователям сформулировать три основные гипотезы о природе механизма ауторегуляции мозгового кровотока (МКТ): нейрогенную, метаболическую и миогенную. Согласно нейрогенной гипотезе ауторегуляции, сигналом для включения регулирующей системы служит изменение в кровоснабжении нервной ткани. В метаболической теории ауторегуляции таким сигналом считается изменение концентрации вазоактивных метаболитов, а в миогенной — изменения внутрисосудистого давления, приводящие к миогенному эффекту Бейлисса. Одним из основных вопросов, стоящих перед сторонниками каждой из этих гипотез, является установление точных временных соотношений между параметрами механического воздействия на сосуд (изменение внутрисосудистого давления) и параметрами вызываемых им реакций. Однако, как хорошо известно из теории регулирования, без динамических характеристик принципиально невозможно судить о временной взаимосвязи между стимулом и ответом системы на него.

В последние годы разработаны методы непрерывной регистрации диаметра кровеносных сосудов [7] и непрерывного измерения местного

мозгового кровотока (ММКТ) с помощью электрохимической генерации водорода [28, 29], что позволяет получить динамические характеристики системы регуляции ММКТ. Некоторые такие характеристики, полученные методом электрохимической генерации водорода в условиях скачкообразных изменений САД, были описаны нами ранее [4]. В настоящей работе мы попытались, используя эти данные, математически проанализировать возможность существования миогенного механизма ауторегуляции и его роль в регуляции МКТ.

ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И ДОПУЩЕНИЯ

В качестве одной из рабочих гипотез мы предположили существование взаимосвязи между способностью кровеносных сосудов к активным ауторегуляторным реакциям (эффект Бейлисса) и тем фактом, что диаграмма эластичности (упругости) стенки сосуда или, точнее говоря, кривая ее растяжимости имеет гистерезисный характер.

Рассмотрим физическую сущность кривой растяжимости кровеносного сосуда (рис. 1А). Это такая кривая в плоскости P, R (P — внутрисосудистое давление, R — радиус сосуда), в каждой точке которой

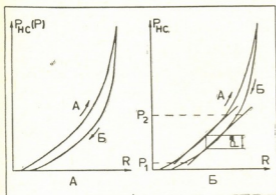


Рис. 1. Диаграмма растяжимости кровеносного сосуда: P — внутрисосудистое давление; P_{nc} — напряжение стенки сосуда; R — радиус сосуда; P^* — максимальная величина активного миогенного напряжения стенки сосуда; A — верхняя ветвь диаграммы; B — нижняя ветвь диаграммы

внутрисосудистое давление уравновешено напряжением стенки сосуда (P_{nc}), то есть кривая равновесных состояний сосуда [9]. Другими словами, это зависимость напряжения, развиваемого стенкой сосуда, от величины радиуса сосуда.

Хорошо известно, что при повышении внутрисосудистого давления изменение радиуса сосуда идет по одной кривой, а при обратном ходе давления — по другой, лежащей ниже первой (кривые A и B на рис. 1А), то есть сосуд меняет свои свойства в зависимости от направленности воздействующих на него сил [8, 14, 17, 26]. Такими же гистерезисными кривыми растяжимости обладают мышцы и некоторые другие ткани [14], однако обычно рассматривается лишь одна (чаще всего верхняя или же усредненная) ветвь гистерезисной кривой.

Нам показалось возможным объяснить гистерезисный характер кривой растяжимости кровеносного сосуда наличием у последнего миогенного тонуса, который закономерно развивается при механическом воздействии на стенку сосуда, ведущем к ее растяжению (повышение внутрисосудистого давления), и закономерно угнетается механическим воздействием, направленным на уменьшение растяжения стенки сосуда (понижение внутрисосудистого давления). Обоснованность такого предположения подтверждается рядом экспериментальных фактов, свидетельствующих о существовании миогенного сосудистого тонуса [15, 18, 30] и зависимости величины его от механических воздействий на

стенку сосуда [18, 19, 27]. Если принять это предположение, то сосуд при растяжении его внутрисосудистым давлением будет противодействовать этому растяжению не только силой упругого натяжения стенки, но и силой активного сокращения, обусловленного развитием при растяжении миогенного тонуса. При понижении же внутрисосудистого давления уменьшение степени растяжения стенки сосуда приведет к угнетению миогенного тонуса и, соответственно, к уменьшению или исчезновению силы активного сокращения, вследствие чего давлению будет противостоять только лишь сила упругого натяжения стенки сосуда. Таким образом, кривая «давление — растяжение» при увеличении внутрисосудистого давления будет отличаться от этой же кривой при уменьшении внутрисосудистого давления на величину напряжения, определяемого силой активного сокращения при развитии миогенного тонуса ($P_{\text{мт}}$), и кривая растяжимости сосуда будет иметь гистерезисный характер. Именно такая картина и наблюдается в действительности. Следовательно, в отношении реального сосуда можно сказать, что кривая его растяжимости состоит из двух ветвей: кривой растяжимости для сокращенного сосуда (ветвь А, рис. 1А) и кривой растяжимости для расслабленного сосуда (ветвь Б, рис. 1А), образующих гистерезисную петлю. Максимальная ширина этой гистерезисной петли определяется максимально возможной величиной силы активного сокращения стенки сосуда — обозначим ее через P^* .

Мы полагаем, таким образом, что ауторегуляторные сосудистые реакции необходимо рассматривать как результат взаимодействия трех сил: внутрисосудистого давления (P), упругого натяжения стенки сосуда ($P_{\text{упр}}$) и активного миогенного сокращения стенки сосуда ($P_{\text{мт}}$); сумма последних двух сил определяет общее напряжение стенки сосуда ($P_{\text{ис}}$), противостоящее внутрисосудистому давлению. Для проверки этого предположения мы попытались математически описать в самом общем виде поведение сосуда с гистерезисной характеристикой растяжимости (обусловленной наличием у сосуда миогенного тонуса, величина которого зависит от изменений внутрисосудистого давления) при изменениях давления в нем. При этом мы полагаем, что изменения давления внутри данного сосуда прямо пропорциональны изменениям САД, то есть $P = \gamma P_{\text{сд}}$, где γ — некоторый коэффициент пропорциональности меньше единицы.

ПОЛУЧЕНИЕ УРАВНЕНИЙ, ОПИСЫВАЮЩИХ АУТОРЕГУЛЯТОРНЫЕ РЕАКЦИИ КРОВЕНОСНОГО СОСУДА, ОБЛАДАЮЩЕГО МИОГЕННЫМ ТОНУСОМ

Полагая стенку кровеносного сосуда вязкоупругим телом с сосредоточенными параметрами, соответствующим элементарной модели Кельвина — Фойгта [1], рассмотрим изменение во времени радиуса сосуда под действием меняющегося внутрисосудистого давления.

Для модели вязкоупругого тела Кельвина — Фойгта связь между приращением длины и силой, вызывающей это приращение, определяется уравнением:

$$\eta \frac{d}{dt} c(t) + kc(t) = F(t), \quad (1)$$

где η — коэффициент вязкости; $c(t)$ — приращение длины; $F(t)$ — приложенная сила; $k \times c(t)$ — упругая сила, равная произведению приращения длины на коэффициент упругости k , который может быть определен для любого упругого тела из его диаграммы растяжимости.

В нашем случае диаграмма растяжимости имеет гистерезисный характер, обусловленный добавлением к упругой силе силы активного миогенного сокращения стенки сосуда. Следовательно, в уравнение (1) необходимо добавить выражение, определяющее эту силу. Тогда уравнение (1) для нашего сосуда будет иметь вид:

$$2\pi\eta \frac{d}{dt} R(t) + kR(t) + P_{\text{мт}}(t) = P(t). \quad (2)$$

Остановимся подробнее на величине активного миогенного напряжения стенки сосуда ($P_{\text{мт}}$). При этом для простоты условимся рассматривать лишь ту часть кривой растяжимости, где обе ее ветви параллельны, то есть часть, ограниченную диапазоном давлений P_1 — P_2 (рис. 1Б). Предположим, что в некоторый начальный момент времени $t_0=0$ сосуд находится в расслабленном состоянии, характеризуемом полным угнетением миогенного тонуса, то есть $P_{\text{мт}}(t_0)=0$ (нижняя ветвь Б кривой растяжимости). Рассмотрим условия, ведущие к развитию активного миогенного напряжения сосудистой стенки, и закономерности этого развития.

Из предварительного анализа наших экспериментальных данных было найдено, что:

1) изменения величины активного напряжения стенки сосуда вызываются лишь такими изменениями внутрисосудистого давления, скорость которых превышает некоторое пороговое значение V , то есть условие изменения величины активного миогенного напряжения стенки сосуда можно записать в виде

$$\left| \frac{dP}{dt} \right| \geq V; \quad (3)$$

2) скорость изменения величины активного напряжения сосудистой стенки прямо пропорциональна скорости изменения внутрисосудистого давления, причем разумно предположить, что скорость изменения активного напряжения имеет какой-то предел V . Таким образом:

$$\frac{d}{dt} P_{\text{мт}}(t) = \begin{cases} b \frac{d}{dt} P(t), & \text{при } b \frac{dP}{dt} < V \\ V, & \text{при } b \frac{dP}{dt} \geq V \end{cases} \quad (4)$$

где b — безразмерный коэффициент пропорциональности.

Следовательно, если в расслабленном сосуде происходит повышение давления, то стенка сосуда развивает активное миогенное напряжение, величина которого определяется выражением:

$$P_{\text{мт}}(t) = b \int_{\tau}^t \frac{d}{dt} P(\tau) d\tau, \quad (5)$$

где время интегрирования τ определяется из условия (3) как время, в течение которого скорость изменения внутрисосудистого давления превышала пороговое значение V .

Так как выше мы ввели положение о конечности максимальной величины активного миогенного напряжения $P_{\text{мт}}$, то окончательно:

$$\begin{aligned}
 (6a) \quad & P_{\text{MT}}(t) = b \int_{\tau}^t \frac{d}{dt} P(\tau) dt \\
 (6б) \quad & 0 \leq P_{\text{MT}}(t) \leq P^* \\
 (6в) \quad & \left| \frac{d}{dt} P(\tau) \right| \geq V
 \end{aligned}
 \quad \left\| \right.
 \tag{6}$$

Если же активное напряжение сосудистой стенки достигло максимальной величины P^* , то последующее повышение давления уже никак не скажется на этой величине и лишь понижение давления (при выполнении условия (3)) изменяет ее. В этом случае:

$$\begin{aligned}
 (7a) \quad & P_{\text{MT}}(t) = P^* + b \int_{\tau}^t \frac{d}{dt} P(\tau) d\tau \\
 (7б) \quad & 0 \leq P_{\text{MT}}(t) \leq P^* \\
 (7в) \quad & \left| \frac{d}{dt} P(\tau) \right| \geq V
 \end{aligned}
 \quad \left\| \right.
 \tag{7}$$

Из выражений (6) и (7) видно, что диаграмма растяжимости нашего кровеносного сосуда состоит из бесконечного множества параллельных (в диапазоне давлений $P_1 - P_2$) ветвей и точка равновесного состояния сосуда при данном внутрисосудистом давлении может находиться на любой из этих ветвей в зависимости от всей предыдущей истории изменений внутрисосудистого давления. В общем случае, когда сосуд находится в состоянии, характеризуемом некоторой величиной активного напряжения $P_{\text{MT}}(0)$, величина $P_{\text{MT}}(t)$ определяется выражением:

$$\begin{aligned}
 (8a) \quad & P_{\text{MT}}(t) = P_{\text{MT}}(0) + b \int_{\tau}^t \frac{d}{dt} P(\tau) d\tau \\
 (8б) \quad & 0 \leq P_{\text{MT}}(t) \leq P^* \\
 (8в) \quad & \left| \frac{d}{dt} P(\tau) \right| \geq V
 \end{aligned}
 \quad \left\| \right.
 \tag{8}$$

На рис.2 представлен график, иллюстрирующий изменение во времени величины активного миогенного напряжения сосудистой стенки $P_{\text{MT}}(t)$ в зависимости от изменений внутрисосудистого давления.

Исходя из вышеизложенного, ауторегуляторные реакции нашего кровеносного сосуда описываются следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}
 (9a) \quad & 2\pi\eta \frac{d}{dt} R(t) + kR(t) + P_{\text{MT}}(t) = P(t) \\
 (9б) \quad & P_{\text{MT}}(t) = P_{\text{MT}}(\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_{n-1}) + b \int_{\tau_n}^t \frac{d}{dt} P(\tau_n) d\tau \\
 (9в) \quad & 0 \leq P_{\text{MT}}(t) \leq P^* \\
 (9г) \quad & \left| \frac{d}{dt} P(\tau_i) \right| \geq V \\
 (9д) \quad & \left| \frac{d}{dt} P_{\text{MT}}(t) \right| \leq B
 \end{aligned}
 \quad \left\| \right.
 \tag{9}$$

Здесь τ_i — время интегрирования для i -го изменения давления; $(n-1)$ — число предшествующих изменений давления. Получить решение системы уравнений (9) в общем виде весьма затруднительно из-за необходимости отражения в таком решении всей истории изменений давления в сосуде. Однако можно получить в аналитическом виде ряд частных решений для определенных начальных условий и для простейших изменений давления (скачок, синусоида и так далее). Тогда, представив любое произвольное изменение давления в виде суммы простейших его изменений, мы сможем получить в виде суммы частных решений выражение, описывающее при данных начальных условиях реакцию сосуда на это произвольное изменение давления.

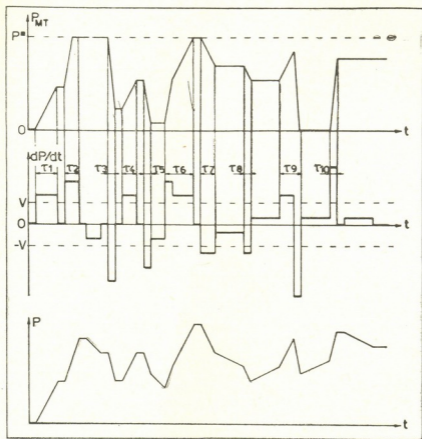


Рис. 2. Диаграмма изменения во времени величины активного многогенного напряжения стенки сосуда (P_{MT}): dP/dt — скорость изменения внутрисосудистого давления; V — пороговая скорость изменения внутрисосудистого давления; $\tau_i \div \tau_{10}$ — промежутки времени, когда скорость изменения внутрисосудистого давления превышает пороговую; t — время. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

Для проверки ауторегуляторных способностей нашего сосуда мы рассмотрели реакцию сосуда на скачок давления величиной A , подаваемый в момент времени $t_0=0$ с некоторой скоростью a , то есть:

$$\Delta P(t) = H(t-t_0)at - H(t-A/a)a(t-A/a). \quad (10)$$

Здесь $H(t-t_0)$ и $H(t-A/a)$ — единичные функции Хевисайда, определяемые общим для функции выражением,

$$H(T) = \begin{cases} 0, & \text{при } T < 0 \\ 1, & \text{при } T \geq 0 \end{cases}$$



Решение уравнения (9а) относительно величины изменения радиуса сосуда $\Delta R(t)$ имеет один и тот же вид как для положительного скач-

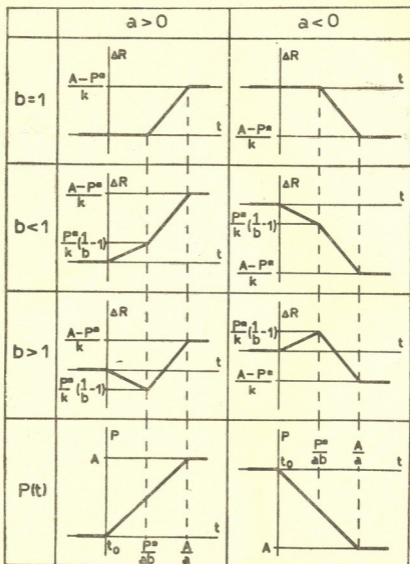


Рис. 3. Возможные варианты реакции сосуда на положительный (слева) и отрицательный (справа) скачок внутрисосудистого давления для случая, когда $P^*/ab < A/a$. ΔR — приращение радиуса сосуда; A — амплитуда скачка давления; a — скорость скачка давления; b — коэффициент пропорциональности между скоростями изменения внутрисосудистого давления и величины активного миогенного напряжения стенки сосуда; t_0 — момент начала скачка давления. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1

ка давления в расслабленном, так и для отрицательного скачка давления в напряженном сосуде, а именно:

$$\Delta R(t) = H(t-t_0) \frac{a}{k} (1-b)t + H(t-P^*/ab) \frac{ab}{k} (t-P^*/ab) - H(t-A/a) \times$$

$$\times \frac{a}{k} (t-A/a) + H(t-t_0) \frac{2\pi a\eta}{k^2} (b-1) (1-\exp\{-kt/2\pi\eta\}) - H(t-P^*/ab) \times$$

$$\times \frac{2\pi a\eta}{k^2} b \left[1 - \exp\left\{-\frac{k}{2\pi\eta} (t-P^*/ab)\right\} \right] +$$

$$+ H(t-A/a) \frac{2\pi a\eta}{k^2} \left[1 - \exp\left\{-\frac{k}{2\pi\eta} (t-A/a)\right\} \right] \quad (12)$$

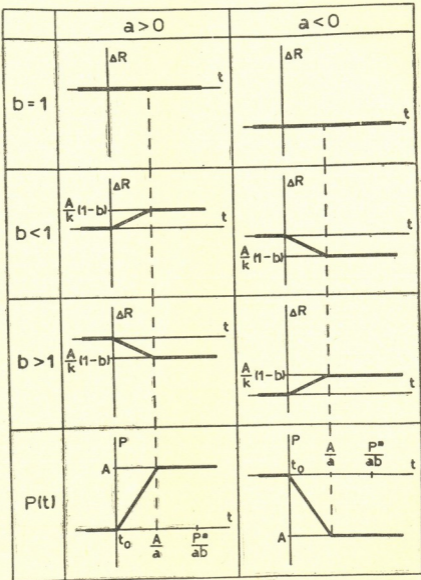


Рис. 4. Возможные варианты реакции сосуда на положительный (слева) и отрицательный (справа) скачок внутрисосудистого давления для случая, когда $P^*/ab > A/a$. Обозначения те же, что и на рис. 3

в случае, если $P^*/ab \leq A/a$.

$$\Delta R(t) = H(t-t_0) \frac{a}{k} (1-b)t + H(t-A/a) \frac{a}{k} (b-1)(t-A/a) + H(t-t_0) \times$$

$$\times \frac{2\pi a \eta}{k^2} (b-1) \left(1 - \exp \left\{ -\frac{k}{2\pi \eta} t \right\} \right) - H(t-A/a) \frac{2\pi a \eta}{k^2} (b-1) \times$$

$$\times \left[1 - \exp \left\{ -\frac{k}{2\pi \eta} (t-A/a) \right\} \right] \quad (13)$$

в случае, если $P^*/ab \geq A/a$.

Нетрудно заметить, что если нас интересует лишь примерный ход реакции сосуда, ее направленность, то экспоненциальными членами выражений (12) и (13) можно пренебречь. Все получающиеся при этом варианты реакции сосуда представлены на рис. 3 ($P^*/ab \leq A/a$) и 4 ($P^*/ab \geq A/a$). Как видно из этих рисунков, уровень реакции сосуда определяется величинами P^* , A и b . Это иллюстрируется на рис. 5, где показаны возможные варианты хода реакции расслабленного сосуда на положительный скачок давления при $P^*/ab \leq A/a$ и при $b > 1$. Для удобства изображения значения величин P^* , A и b меняются таким образом, что времена $t = P^*/ab$ и $t = A/a$ остаются неизменными.

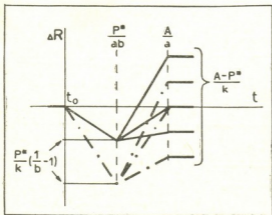


Рис. 5. Возможные варианты реакции сосуда на положительный скачок внутрисосудистого давления при разных значениях величин P^* , A и b . Обозначения те же, что и на рис. 3

Из приводимых диаграмм видно, что сосуд, описываемый предложенной системой уравнений, действительно проявляет при $b > 1$ способность к ауторегуляторным реакциям на изменения внутрисосудистого давления. Дальнейшим шагом в оценке адекватности этих уравнений в реальной системе будет реализация математической модели на вычислительной машине и сопоставление результатов испытаний этой модели с данными, полученными в ходе физиологического эксперимента. Такая модель, реализующая предложенную систему уравнений, и результаты проведенных на ней исследований будут рассмотрены отдельно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бленд Д. Теория линейной вязкоупругости, «Мир», М., 1965.
2. Конради Г. П. Регуляция сосудистого тонуса, «Наука», Л., 1973.
3. Конради Г. П., Паролла Д. И. Физиол. ж. СССР, 52, 9, 1064—1071, 1966.



4. Меладзе В. Г., Бегиашвили В. Т., Гобечия Л. Ш., Церетели К. В., Митагвария Н. П. Сообщения АН ГССР, 87, 1, 169—172, 1977.
5. Мchedlishvili G. I. Функция сосудистых механизмов головного мозга, «Илиа», Тбилиси, 1968, 9—184.
6. Мchedlishvili G. I., Николайшвили Л. С., Антия Р. В., Митагвария Н. П., Барамидзе Д. Г. Физиол. ж. СССР, 57, 2, 240—246, 1971.
7. Чернух А. М., Александров П. Н. В сб.: Методы исследования кровообращения, «Наука», Л. 146—162, 1976.
8. Bergel D. H. J. Physiol., 156, 445—457, 1961.
9. Burton A. C. Amer. J. Physiol., 164, 219—229, 1951.
10. Fog M. Arch. Neurol. Psychiat., 37, 351—364, 1937.
11. Fog M. J. Neurol. Psychiat., 1, 187—197, 1938.
12. Fog M. Arch. Neurol. Psychiat., 41, 260—268, 1939.
13. Forbes H. S., Nason G. J., Wortman R. C. Arch. Neurol. Psychiat., 37, 334—350, 1937.
14. Fung Y. C. Amer. J. Physiol., 213, 1532—1544, 1967.
15. Furchgott R. T., Bhadrakom S. J. Pharmacol. Exptl Therapy, 108, 129—143, 1953.
16. Held K., Niedermayer W., Gottstein W., Schaefer J. In: Vascular Smooth Muscle, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 1972, 95—97.
17. Hoffman B. F., Bassett A. L., Bartelstone H. J. Circul. Res., 23, 291—312, 1968.
18. Johansson B., Bohr D. F. Amer. J. Physiol., 210, 801—806, 1966.
19. Johansson B., Mellander S. Circul. Res., 36, 76—83, 1975.
20. Kety S. S. In: Handbook of Physiology, Sect., I, Neurophysiology, 2, Washington, 1751—1760, 1958.
21. Lassen N. A. Physiol. Rev., 39, 183—238, 1959.
22. Lassen N. A. Circul. Res., 14, Suppl. 1, 201—204, 1964.
23. Meyer J. S., Waltz A. C., Gotoh F. Neurology, 10, 735—744, 1960.
24. Murray H. A. J. Neurol. Neurosurg. and Psychiat., 29, 398—403, 1966.
25. Poole E. W. Arch. Neurol. Psychiat., 71, 640—647, 1954.
26. Remington J. W. Amer. J. Physiol., 180, 83—95, 1955.
27. Sigurdsson S. B., Johansson B., Mellander S. Acta Physiol. Scand., 99, 183—189, 1977.
28. Stosseck K., Lubbers D. W. In: Brain and Blood Flow, R. W. Ross, Ed., Pitman Medical Publishing, London, 1970, 80—84.
29. Stosseck K., Lübbbers D. W., Cottin N. Pflug. Arch., 348, 225—238, 1974.
30. Uchida E., Bohr D. F. Amer. J. Physiol., 216, 1343—1350, 1969.

სისხლძარღვშია წნევის ცვლილების დროს თავის ტვინის სისხლძარღვთა ტონუსის რეგულაციის უსასალო კრინციკის მათემატიკური აღწერა

3. ბეგიაშვილი, ვ. ნაღაძე, ნ. მითაბარი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

მათემატიკური მოდელების მეთოდის გამოყენებით ნაშრომში შემოწმებულია თავის ტვინის სისხლის მიმოქცევის აუტორეგულაციის მოოგენური მექანიზმის კიბოთება.



მოდელს საფუძვლად დაედო კავშირი სისხლძარღვთა გაჭიმვის მრუდის ჰისტერეზისულ თვისებასა და მათ აქტიურ ავტორეგულატორულ სრუქტურულ შორის.

იმის დაშვება, რომ სისხლძარღვთა გაჭიმვის მრუდის ჰისტერეზისულობა მიოგენური ტონუსის არსებობით არის გამოწვეული, საშუალებას იძლევა შედგეს განტოლებათა სისტემა, რომელიც აღწერს თავის ტვინის სისხლძარღვთა ავტორეგულატორული რეაქციების პრაქტიკულად სრულ გამას სისტემური არტერიული წნევის ნახტომისებური ცვლილების დროს.

MATHEMATICAL DESCRIPTION OF A POSSIBLE PRINCIPLES OF CEREBROVASCULAR TONE REGULATION DURING ALTERATION OF THE INTRAVASCULAR PRESSURE

V. T. BEGIASHVILI, V. G. MELADZE, N. P. MITAGVARIA

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

S u m m a r y

By means of mathematical simulation the hypothesis on myogenic nature of the cerebral blood flow autoregulation has been verified.

The relationship between hysterical character of vessels stress-strain diagram and the ability to active autoregulatory responses served as a basis of this model.

It is assumed that: a) the hysterical character of stress-strain diagram of vessels is due to the existence of the myogenic tone, and b) there is a close relationship between the level of this tone and alterations of intravascular pressure. As a result, the system of equation for the description of autoregulatory responses of cerebral vessels during intermittent changes of the systemic arterial pressure is obtained.

УДК 578.085.2

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ИСПЫТАНИЕ ПРОТИВОТУБЕРКУЛЕЗНОЙ АКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ КООРДИНАЦИОННЫХ СОЕДИНЕНИЙ КОБАЛЬТА, НИКЕЛЯ, ЦИНКА С ТУБАЗИДОМ И ЛАРУСАНОМ В ЭКСПЕРИМЕНТЕ НА ЖИВОТНЫХ

О. Г. Батиашвили, Е. М. Шилакадзе, Г. В. Цинцадзе,
А. П. Нариманидзе, Г. М. Манвелидзе, К. С. Таргамдзе

НИИ туберкулеза МЗ ГССР, Грузинский политехнический институт, Тбилиси

Поступила в редакцию 16.2.1978.

В предыдущих работах [1, 2] на основании опытов *in vitro* была доказана повышенная противотуберкулезная активность некоторых координационных соединений по сравнению с исходными чистыми противотуберкулезными химиопрепаратами. В настоящей работе мы задались целью в эксперименте на зараженных туберкулезом морских свинок проверить результаты, полученные в пробирочном опыте.

В опыт были взяты сто морских свинок, массой 250—300 г. После проведения туберкулиновой пробы, которая оказалась отрицательной, все они были заражены культурой микобактерий туберкулеза человеческого типа — H₃₇Rv. С этой целью приготовленная на физиологическом растворе суспензия микробов, содержащая в 1 мл 0,001 мг сухой культуры, была введена подкожно в область паха.

Все свинки были разбиты на 10 групп, в каждой по 10 свинок.

I группа — контрольная: лечение проводили тубазидом в дозе 10 мг на кг веса животного;

II группа — лечение проводили комплексным соединением — хлоридом кобальта с тубазидом в дозе 10 мг/кг;

III группа — свинки лечились комплексным соединением — роданидом кобальта с тубазидом в дозе 10 мг/кг;

IV группа — лечение производили хлоридом никеля с тубазидом в дозе 10 мг/кг;

V группа — лечение проводили роданидом никеля с тубазидом в дозе 10 мг/кг;

VI контрольная группа — лечение проводили ларусаном в дозе 25 мг/кг;

VII группа — лечение проводили хлоридом кобальта с ларусаном в дозе 25 мг/кг;

VIII группа — свинки лечились роданидом кобальта с ларусаном в дозе 25 мг/кг;

IX группа — лечение проводили роданидом цинка с ларусаном в дозе 25 мг/кг;

X группа — контрольная. Зараженные свинки остались без лечения. Лечение свинок, кроме десятой контрольной группы, начато по прошествии 3 недели после заражения. Препараты давали перорально вместе с молочным киселем. Через каждые 2 недели со дня начала лечения по 2 свинки из каждой группы забивали и вскрывали; туберкулезное поражение оценивали по 4-бальной системе и выводили средний индекс поражения по методу Вейсфейлера [3] (максимальный ин-

декс поражения туберкулезом — 22). Кроме того, кусочки, взятые из различных органов, фиксировали в 12%-ном формалине и после соответствующей обработки срезы окрашивались гематоксилином и эозином.

При оценке результатов лечения в первую очередь учитывали туберкулезное поражение свинок контрольной группы, оставшихся без лечения.

Для суждения о противотуберкулезной активности отдельных координационных соединений результаты, полученные после лечения ими, по этапам сравнивали с таковыми, полученными после лечения соответствующими исходными химиопрепаратами (тубазид, ларусан).

Т а б л и ц а

Индексы поражения туберкулезом морских свинок в процессе лечения испытуемыми препаратами и контрольных животных

Группа свинок	Наименование препарата	Индексы поражения					Средний индекс
		через 2 недели лечения	через 4 недели лечения	через 6 недель лечения	через 8 недель лечения	через 10 недель лечения	
1	Тубазид	11,5	13	10,5	9,5	7,5	10,4
2	CoCl ₂ ·3ТН	9	12	13	9	2	9
3	Co(NCS) ₂ ·2ТН	11	5,5	10,5	4	3	6,4
4	NiCl ₂ ·3ТН	13	14	7	13	1,5	8,9
5	Ni(NCS) ₂ ·ТН	7,5	6,5	5	11	3,5	6,7
6	Ларусан	8,5	4	4	2	3,5	4,4
7	CoCl·лар'лар 2C ₂ H ₅ OH	4	6	6	2	2	4
8	Co(NCS) ₂ ·2лар·3H ₂ O	10	2	10,5	5	4	6,3
9	Zn(NCS) ₂ ·2лар	9	10	10	2	1	6,4
10	Контрольная без лечения	17,5	21,5	21	—	—	20

Противотуберкулезная активность испытуемых препаратов в лечении экспериментального туберкулеза, оцененная индексом поражения туберкулезом вместе с контролем (группа свинок леченная тубазидом, ларусаном и нелеченная), приводится в таблице.

2 нелеченные свинки (см. таблицу) из контрольной группы, забитые в первый срок, т. е. через 5 недель после заражения, при вскрытии показали высокий индекс поражения туберкулезом (17,5).

Вскоре все остальные свинки этой группы погибли спонтанно с максимальным индексом поражения (21,5—21). Микроморфологическое изучение подтвердило тяжелое туберкулезное поражение органов.

Микроскопически в легких отмечались множественные туберкулезные бугорки разной величины, состоящие из лимфоидных и эпителиоидных клеток, иногда с примесью гигантских клеток. Альвеолы часто переполнены серозным экссудатом и слущенными эпителиальными клетками. Межалвеолярные перегородки инфильтрированы, местами разорваны. Наблюдаются явления эндо- и перибронхита. Просветы бронхов и бронхиолов сужены и часто полностью закрыты серозным экссудатом и слущенными эпителиальными клетками. В строме наблю-

дается нарушение гемодинамики. В печени отмечалось наличие множественных мелких туберкулезных бугорков. Паренхиматозные клетки печени находятся в состоянии паренхиматозной и вакуольной дистрофии. Наблюдается нарушение гемодинамики в виде гиперемии стаза и диapedеза эритроцитов и других форменных элементов. В селезенке, преимущественно в области лимфоидных фолликулов, имеются туберкулезные бугорки с казеозным некрозом в центре, а также гиперемия и стаз сосудов.

В результате лечения тубазидом и его координационными соединениями был получен хороший эффект. В этих группах ни одно животное не погибло спонтанно; все прибавляли в весе. Следует отметить, что по индексу поражения туберкулезом координационные соединения дали лучший эффект, чем чистый тубазид. Из координационных соединений лучший эффект показали роданиды никеля и кобальта с тубазидом. Микроскопическое изучение материала подтвердило хороший эффект тубазидов и его координационных соединений, показывая сильное уменьшение экссудативного процесса, уменьшение также числа и размеров туберкулезных очагов до их полного исчезновения и преобладание репаративного процесса. Микроскопическое исследование показало, что самый лучший эффект отмечается в группе свинок, леченных комплексным соединением роданида никеля с тубазидом.

Из координационных соединений ларусана (см. таблицу) только одно с хлоридом кобальта по общему индексу поражения дает эффект лучший, чем ларусан. Что касается роданида цинка с ларусаном, то по общему индексу он несколько отстает, но зато через 8 и 10 недель лечения морские свинки почти полностью излечиваются, показывая самые низкие индексы (2, 1), что и подтверждается гистоморфологически. Соединение ларусана с роданидом кобальта немного уступает ларусану.

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. М. Шилакадзе, О. Г. Батиашвили, Г. В. Цинцадзе, А. П. Нариманидзе, А. Г. Махарадзе, Н. В. Ревишвили. Сообщения АН ГССР, 82, 1, 185—187, 1976.
2. Е. М. Шилакадзе, О. Г. Батиашвили, Г. В. Цинцадзе, Г. М. Манвелидзе, М. А. Мдивани, А. Г. Махарадзе, Н. В. Ревишвили, Ж. Д. Петриашвили. Сообщения АН ГССР, 82, 3, 713—715, 1976.
3. Ю. К. Вейсфейлер. Биология и изменчивость микобактерий туберкулеза и атипичные микобактерии, Изд-во АН Венгрии, Будапешт, 1975.

ტუბაზიდთან და ლარუსანთან კობალტის, ნიკელისა და თუთიის ზოგადი კოორდინაციული ნაერთების ანტიტუბერკულოზური თვისებების გამოცდა ცხოველებზე ექსპერიმენტში

რ. გათიშვილი, მ. შილაკაძე, ბ. ბინცაძე, ა. ნარიანიძე, ბ. მანველიძე, მ. თარგამაძე

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ტუბერკულოზის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, საქართველოს პოლიტექნიკური ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

In vivo გამოცდით იქნა თუ როგორია კობალტის, ნიკელისა და თუთიის ტუბაზიდთან და ლარუსანთან ზოგადი კოორდინაციული ნაერთის ანტიტუ-

ბერკულოზური აქტივობა. ნიკელის, კობალტისა და თუთიის ტუბაზიდთან და ლარუსანთან კოორდინაციულ ნაერთებს უფრო მაღალი ანტიტუბერკულოზური თვისებები აღმოაჩნდა, ვიდრე თვით ტუბაზიდსა და ლარუსანს. შიშველი

ANTITUBERCULAR PROPERTY TESTING ON ANIMALS OF SOME COORDINATION COMPOUNDS OF COBALT, NICKEL AND ZINC WITH TUBAZIDUM AND LARUSANUM

O. F. BATIASHVILI, E. M. SHILAKADZE, G. V. TSINTSADZE,
A. P. NARIMANIDZE, G. M. MANVELIDZE, K. S. TARGAMADZE

Institute of Tuberculosis, Georgian Ministry of Health, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

Some coordination compounds of cobalt, nickel and zinc with tubazidum and larusanum were tested in vivo on antitubercular activity. Nickel, cobalt and zinc coordination compounds with tubazidum and larusanum revealed higher antitubercular activities than tubazidum and larusanum.

УДК 577.15.17

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ДВУХКОМПОНЕНТНАЯ РИБОНУКЛЕОТИДИЛТРАНСФЕРАЗА *E. COLI*: ЗАВИСИМОСТЬ КОЛИЧЕСТВА СИНТЕЗИРОВАННОГО ПОЛИМЕРА ОТ ВРЕМЕНИ СИНТЕЗА

Д. А. Прангишвили

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

Поступила в редакцию 9.1.1978.

Двухкомпонентная рибонуклеотидилтрансфераза *E. coli* — фермент, катализирующий обратимый синтез гомо- и гетерополирибонуклеотидов из рибонуклеозид 5'-трифосфатов (НТФ). Фермент состоит из двух компонентов: А и Б. Компонент А катализирует синтез полимеров из АТФ, УТФ, ЦТФ, но не ГТФ. Компонент Б сам по себе не синтезирует полинуклеотиды, но его добавление к компоненту А увеличивает и уравнивает скорости полимеризации АТФ, УТФ и ЦТФ и обеспечивает использование в качестве субстрата и ГТФ. Свойства фермента, а также методы его выделения и очистки описаны в работах [1—6, 10—12].

На рисунке представлена зависимость количества синтезированного ферментом полимера от времени синтеза (на примере синтеза поли(А)). Из рисунка (кривые а, б) видно, что количество ^3H АМФ, включенное в полимерный продукт компонентом А, увеличивается в течении первых 60—80 мин синтеза и, достигая постоянного значения, в дальнейшем не меняется. Как указывалось выше, при добавлении компонента Б происходит увеличение скорости полимеризации НТФ. Однако согласно кривым в и г на рисунке этот эффект активации наблюдается только на начальном этапе синтеза; после образования определенного количества полимера начинается его деградация и при приближении к равновесному состоянию количество полимера, синтезированного в присутствии компонента Б, оказывается меньше, чем в его отсутствии.

Эффект уменьшения количества включенной в полимер ^3H АМФ на поздних стадиях синтеза, катализируемого в присутствии компонента Б, нельзя объяснить ни нуклеазной активностью самого компонента, ни нуклеазными примесями в его препаратах: очищенные препараты компонента Б даже в течении 5-часовой инкубации при 37°C не вызывали деградацию ^3H меченой поли(А), также как и любого другого ^3H меченого синтетического полирибонуклеотида. Вероятнее всего, изменение формы кинетической кривой при добавлении компонента Б отражает особенности механизма действия этого компонента.

Для выявления особенностей этого механизма уместно привести некоторые данные о функционировании полинуклеотидфосфорилазы. Этот фермент осуществляет обратимый синтез полинуклеотидов из рибонуклеозид 5'-дифосфатов [8]. На основании модели, предполагающей свободную диссоциируемость системы фермент — полинуклеотид, теоретически было предсказано, что из-за обратимости реакции молекулярный вес синтезированного ферментом полимера, достигая опре-

деленного значения, должен в дальнейшем уменьшаться со временем (форма предсказанной кривой зависимости молекулярного веса от времени синтеза идентична форме кривых *в* и *г* на рисунке) [7, 9]. На самом же деле, полинуклеотидфосфорилаза в ходе реакции синтеза прочно связана с синтезируемым полимером [12] и это обеспечивает то, что длина полинуклеотида, синтезированного ферментом *de novo*, достигая определенного значения, с увеличением времени синтеза заметно не меняется [8].

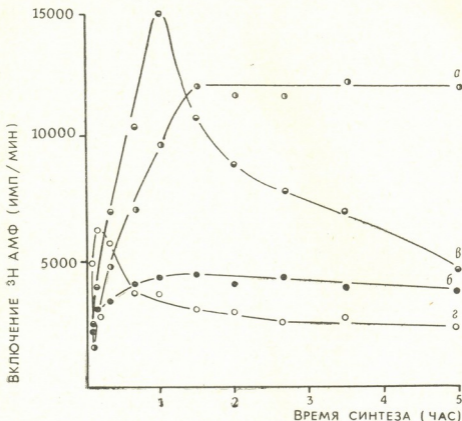


Рисунок 1. Зависимость включения ^3H АМФ в полимерный продукт от времени синтеза. Синтез поли (А) проводили при 37°C в стандартной инкубационной системе (0,25 мл), содержащей 50 мМ трис-ацетат pH 6,2 (или трис-HCl pH 9,0), 50 мМ KCl, 2,5 мМ MgCl_2 , 0,5 мМ ЭДТА, 2,5 мк РНК *E. coli*, 0,2 мМ ^3H АТФ и либо только компонент А, либо оба компонента фермента; а — pH 6,2, компонент А; б — pH 9,0, компонент А; в — pH 6,2, компонент (А+Б); г — pH 9,0 компонент (А+Б)

В силу обратимости катализируемой реакции вышеприведенные соображения о взаимосвязи между формой кинетической кривой синтеза и диссоциацией комплекса фермент — полимер в ходе реакции должны быть справедливы и для двухкомпонентной рибонуклеотидилтрансферазы. Если предположить, что уменьшение количества включенной в полимер АМФ (рисунок, в и г) отражает уменьшение средней длины синтезированного полимера, то данные, представленные на рисунке, могут означать следующее: в ходе реакции, катализируемой компонентом А, синтезированный полинуклеотид не диссоциирует из комплекса с ферментом, при добавлении же компонента Б комплекс фермент — полинуклеотид становится свободно диссоциируемым.



1. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш. Сообщения АН СССР 72,165—168, 1973.
2. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш. В сб.: Кристаллические ферменты; методы получения, их характеристика и использование, Вильнюс, 1975 154—155.
3. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш. Молекул. биол., 11, 189—202, 1977.
4. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш. Молекул. биол., 11, 203—216, 1977.
5. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш. Материалы советско-французского симпозиума «Взаимодействие белков и нуклеиновых кислот», Ташкент, 1977.
6. Прангишвили Д. А., Бибилашвили Р. Ш., Успехи биологической химии, XX, «Наука», М., 1979, (в печати).
7. Cantor C. R. Biopolymers, 6, 369—385, 1968.
8. Godefroy-Colburn T., Grunberg-Manago M. In: Enzymes, ed. P. D. Boyer, Acad. Press, New York—London, 1972, 11, 533—574.
9. Peller L., Barnett L. J. Phys. Chem., 66, 680—687, 1965.
10. Prangishvili D. A., Bibilashvili R. Sh. Mol. Biol. Rep., 2, 129—134, 1975.
11. Prangishvili D. A., Bibilashvili R. Sh. Abstr. X International Congress of Biochemistry, Hamburg, 1976, 54.
12. Prangishvili D. A., Bibilashvili R. Sh. Biochim. Biophys. Acta, 518, 150—157, 1978.
13. Thang M. N., Harvey R. A., Grunberg-Manago M., J. Mol. Biol., 53, 261—280, 1970.

ორკომპონენტური რიბონუკლეოტიდილტრანსფერაზა *E. COLI*-დან: სინთეზირებადი პოლიმერის რაოდენობის დამოკიდებულება სინთეზის ხანგრძლივობაზე

დ. ფრანგიშვილი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

ორკომპონენტური რიბონუკლეოტიდილტრანსფერაზას მიერ ნტფ-ების პოლიმერიზაციის კინეტიკა სხვადასხვა ფერმენტის *B* კომპონენტის თანამოქმედებისას და მის გარეშე. განსხვავება შეიძლება აიხსნას იმით, რომ რეაქციის მსვლელობაში ფერმენტ-პოლინუკლეოტიდ სისტემის დისოციაცია სხვადასხვა ხარისხით ხდება პირველ და მეორე შემთხვევაში.

TWO-COMPONENT RIBONUCLEOTIDYL TRANSFERASE FROM *E. COLI*: DEPENDENCE OF THE SYNTHESIZED POLYMER QUANTITY ON THE REACTION TIME

D. A. PRANGISHVILI

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

S u m m a r y
Different kinetics of NTP polymerization by two-component ribonucleotidyl transferase is observed in the absence or presence of component B of the enzyme. The difference may be due to the differing dissociability of the enzyme-polynucleotide system in the course of reaction in these two cases.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ОТСРОЧЕННЫХ РЕАКЦИЙ

С. Н. Цагарели

Тбилисский государственный университет

Поступила в редакцию 2.2.1978.

Методика оценки отсроченных реакций, общепринятая для выяснения продолжительности памяти, является неточной. Имеющиеся данные позволяют сделать вывод, что время хранения образа, исследуемое при отсроченных реакциях, представляет собой флуктуирующую величину, непрерывно изменяющуюся в процессе опыта. Продолжительность отсрочки меняется от пробы к пробе. В литературе встречается довольно много данных о природе отсроченных реакций, тогда как вопрос о количественной характеристике длительности отсрочки остается либо открытым, либо освещается с недостаточной полнотой и ясностью. В настоящей работе дается обоснование применения метода наименьших квадратов для обработки экспериментальных данных при изучении длительности отсроченных реакций.

Объектом исследования служили белые крысы весом от 150 до 200 г обоего пола. Память (комплексное восприятие места пищи) у белых крыс изучали в условиях двух кормушек в простом Т-образном лабиринте. В условиях этих двух кормушек были исследованы разные времена отсрочки случайным образом, по заранее составленной программе (таблица).

Изучение памяти по методу отсроченных реакций сводится к установлению зависимости вероятности осуществления правильных реакций от времени продолжительности отсрочки. Предполагается, что величины P — вероятность осуществления отсроченных реакций, и t — продолжительность отсрочки, связаны функциональной зависимостью $P=f(t)$. Вид этой зависимости мы определяли из опытов, результаты которых приведены в таблице. Экспериментальные данные расположены не совсем правильным образом, т. е. обнаруживаются случайные отклонения от видимой общей закономерности. Эти отклонения связаны с неизбежными при всяком опыте ошибками измерения и зависят от природы самих отсроченных реакций.

Обезьяны-бабуины не справляются с отсрочками длинее пяти секунд, если за опытный день проводится 25 проб. С другой стороны, те же животные хорошо справляются с 30-секундной отсрочкой, если за опытный день получают лишь одну пробу [6]. Когда одного рода опыты проводились систематически в течение нескольких месяцев, у собак максимум отсрочки при зрительных пробах значительно повышался. Аналогичная ситуация наблюдается и в отношении слухового восприятия места пищи [1]. Неустойчивость отсроченных ответов отмечают и другие авторы [4, 5, 7].

Итак, имеющиеся данные позволяют сделать вывод, что продолжительность отсрочки можно рассматривать, в свою очередь, как случайную функцию времени, которая в результате опыта может принять тот или иной конкретный вид, заранее неизвестно какой именно.

Изучением подобных случайных явлений, в которых случайность проявляется в форме процесса, занимается специальная отрасль теории вероятностей — теория случайных функций [2].

Т а б л и ц а

Вероятность осуществления правильных реакций на различные отсрочки

Продолжительность отсрочки в с	Вероятность осуществления отсроченных реакций	
	Экспериментальные результаты	Экспериментальные результаты, обработанные методом наименьших квадратов
5	0,5	0,56
10	0,6	0,6
15	0,8	0,68
20	0,7	0,9
25	1	1
30	0,9	0,8
40	0,7	0,66
60	0,6	0,53
120	0,5	0,5
180	0,5	0,5
220	0,6	0,5
240	0,5	0,5

Желательно обработать экспериментальные результаты таким образом, чтобы отразить общую тенденцию зависимости P от t и вместе с тем сгладить незакономерные, случайные отклонения, связанные с неизбежными погрешностями самого наблюдения. Для решения этой задачи мы применили метод наименьших квадратов [2]. Этот метод дает возможность при заданном типе зависимости P от t так выбирать ее числовые параметры, чтобы кривая $P=f(t)$ в известном смысле наилучшим образом отображала экспериментальные данные. Чтобы найти эмпирические формулы лучшего типа, нам пришлось вычислять следующие варианты:

$$P = at + b; \quad (1)$$

$$P = at^2 + bt + c; \quad (2)$$

$$P = 0,5 + e^{at+bt+c}; \quad (3)$$

$$P = 0,5 + \frac{1}{a+bt}; \quad (4)$$

$$P - 0,5 = \frac{1}{a+bt+ct^2}, \quad (5)$$

из которых мы выбрали последний. В этой функции неизвестные коэффициенты a , b , c входят нелинейно. Значение коэффициентов находили путем линеаризации условных уравнений методом наименьших



квадратов. Техника и последовательность вычислений этих коэффициентов из экспериментальных данных описаны подробно в работе Идельсона [3].

Применяемый нами метод наименьших квадратов позволяет изучать более точно продолжительность отсрочки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. «Наука», М., 1974.
2. Вентцель Е. С. Теория вероятностей, Изд-во физ. мат. литературы, М., 1962.
3. Идельсон Н. И. Способ наименьших квадратов и теория математической обработки наблюдений, М., Геодиздат, 1947.
4. Фирсов Л. А. Память у антропоидов, «Наука», Л., 1972.
5. Gleitman H., Wilson W. A., Herma Ir., Rescorla R. A. J. comp. physiol. Psychol., 56, 445—451, 1963.
6. Speer T., Harlow H. F. J. exp. Psychol., 32, 424—445, 1943.
7. Yerkes R. M., Yerkes N. D. J. comp. Psychol., 8, 237—271, 1928.

დაყოვნებულ რეაქციათა რაოდენობრივი შეფასება

ს. ცაბარელი

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რეზიუმე

უმცირეს კვადრატთა მეთოდის გამოყენებით შესწავლილ იქნა დაყოვნებულ რეაქციათა დინამიკა ვირთაგვებში. ამ მეთოდის გამოყენება საშუალებას იძლევა ზუსტად იქნეს დაზუსტებული ხანმოკლე მეხსიერება.

QUANTITATIVE ESTIMATION OF DELAYED REACTIONS.

S. N. TSAGARELI

State University, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The dynamics of delayed responses in rats was studied by the use of the method of the least square.

The use of this method gives us possibility to define exactly the duration of delay.

ХРОНИКА

VII КОНГРЕСС ЕВРОПЕЙСКИХ МИКОЛОГОВ

VII конгресс европейских микологов, организованный обществом микологов и охраны леса Венгерской Лесной Ассоциации, состоялся в г. Будапеште 18—24 сентября 1978 года.

Конгресс главным образом был посвящен проблемам таксономии, экологии, цитохимии и физиологии высших грибов, а также значению дереворазрушающих и микоризных грибов в лесу.

На конгрессе присутствовали более 200 ученых из 24 стран мира (СССР, Венгрия, Франция, Австрия, ГДР, Польша, ФРГ, США, Италия и др.). Советская делегация состояла из 19 ученых. Возглавляла делегацию канд. биол. наук, доцент кафедры низших растений Биологического факультета МГУ Г. Д. Успенская.

В день открытия конгресса с приветственным словом к его участникам обратился президент Венгерской Лесной Ассоциации доктор А. Мадас. По его предложению президентом конгресса был выбран Дж. Маленсон (Франция), заместителем — М. Зерова (СССР), Г. Диссинг (Дания), И. Конечни (Венгрия), Г. Гаас (ФРГ), генеральным секретарем — Э. Новак (Венгрия).

Пленарные заседания начались докладом крупнейшего специалиста в области микологии Мейнгарда Мозера (Австрия). Он изложил результаты многолетних исследований ареалов распространения грибов в различных регионах мира.

На заседаниях, проводившихся в двух секциях, были заслушаны доклады, посвященные исследованию систематики грибов (Г. Крейзел, ГДР; А. Неспиак, Польша; Ф. Галонге, Испания; М. Зерова, СССР; О. Гилбер, ФРГ), проблемам таксономии (Е. Бенедикс, ГДР; Г. Кнудсен, Дания; Э. Вимба, СССР; М. Зерова, СССР), экологии и распространению различных видов грибов (Е. Арнольдс, Нидерланды; Г. Дёрфельт, ГДР; К. Каламээс, СССР; Я. Баркман, Нидерланды; Я. Куттан, Чехословакия), исследованию продуктивности грибов (Е. Огенойа, Финляндия; А. Конек, Венгрия) и влиянию различных факторов — ионизирующей радиации (Е. Ковач, Венгрия), времени выращивания (С. Балазс и М. Ковачне Гиенес, Венгрия), времени хранения (Е. Ковач и Е. Зукал, Венгрия) — на биомассу и метаболизм грибов (Т. Такатс, Венгрия; И. Римочи и Я. Веттер, Венгрия).

Сравнительно небольшое число докладов было посвящено микоризным и дереворазрушающим грибам. Среди них необходимо в первую очередь отметить фундаментальные исследования Вальтера Лизе (ФРГ) по влиянию грибов, вызывающих мягкую гниль, на сохранность лесоматериалов. О результатах количественного определения микоризных грибов доложили К. Газельвандтер (Австрия) и Г. Сансинг, С. Рейд и П. Занизю (США), о влиянии фунгицидов на рост микоризных грибов в культуре — П. Кудяни, В. Мейстрик и В. Зазек (Чехословакия), о физиологических исследованиях эктомикоризных грибов в культуре — П. Гиурко (Венгрия).

На заключительном заседании были заслушаны доклады о пропаганде знаний о грибах и об организации контроля на розничную продажу грибов (М. Герман, ГДР; З. Калмар, Венгрия), о грибных отравлениях в Венгрии (Я. Левай и З. Галфи, Венгрия) и об использовании грибов (К. Ремени, Венгрия).

Как известно, за последнее время усилился интерес ученых к проблемам систематики грибов. Анализ прослушанных докладов дает основание заключить, что наибольшее развитие на конгрессе получило систематическое направление исследования грибов.



Наряду с широко представленными направлениями микологии (флора и фитопатология) намечается тенденция развития новых направлений на базе современных методов исследований. Так, Ф. Вирани и Р. Гёлтэл (Венгрия) для изучения фитопатогенных грибов применили метод сканирующей электронной микроскопии. Д. Тёрлей, Е. Гёрей Вадон и Ф. Ерси (Венгрия) для изучения жирнокислотного состава грибов и выделения индивидуальных классов липидов применили методы газожидкостной, колоночной и тонкослойной хроматографии. А. Мейхнер (ФРГ) предложил метод определения грибов при помощи цветных химических реакций. Заслуживают внимания гистохимические исследования некоторых энзимов, проведенные Э. Новак (Венгрия), а также исследования природы и структуры токсинов некоторых шляпочных грибов (Г. Кюриштейнер и М. Мозер, Австрия).

Во время конгресса были организованы научные экскурсии в различные районы Венгрии для ознакомления с характерной микофлорой страны.

На торжественном закрытии конгресса Дж. Маленсону (Франция), Г. Крейзелу (ГДР), М. Мозеру (Австрия) и В. Линзе (ФРГ) были вручены медали имени Карла Клузеуса за выдающиеся заслуги в области микологии.

Организованная на конгрессе международная комиссия объявила, что следующий VIII конгресс европейских микологов состоится в г. Болоньи (Италия) в 1981 году.

И. К. Мурвантшвили

Технический редактор Н. Г. Чхаидзе
Корректор Г. Н. Дугладзе

Сдано в набор 28.2.1979; Подписано к печати 11.6.1979; Формат бумаги 70×108¹/₁₆; Бумага № 1; Печатных л. 8,4; Уч.-издат. л. 7,1;
УЭ 08605; Тираж 1100; Заказ 1455;
Цена 70 коп.

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

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

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В журнале печатаются не опубликованные в других изданиях, завершённые оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утверждённым редколлегией разделам биологии, обзорные статьи, написанные по заказу редколлегии, а также краткие сообщения и рецензии. Периодически в журнале помещается краткая хроника о проведённых научно-организационных мероприятиях.

2. **Объём 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. **Объём обзорной статьи**—**24 страницы**, краткого сообщения со списком литературы и кратким резюме на грузинском и английском языках (не более 6 строк) — до **4 страниц** машинописи. Краткие сообщения можно иллюстрировать 1—2 рисунками.

Резюме на грузинском и английском 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. На первой странице слева приводятся индексы статьи по таблицам Универсальной десятичной классификации (УДК), 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 фамилию авторов, домашний и служебный адреса, телефоны.

4. Введение должно содержать краткое изложение сути рассматриваемой проблемы и задачи исследования. Описание методики должно быть кратким, но позволяющим читателю самостоятельно оценить соответствие техники и методических приемов, использованных при выполнении работы. Описание результатов и их обсуждение должны ограничиваться рассмотрением и оценкой важнейших фактов, полученных в экспериментах. В конце статьи выводы 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, инициалы и фамилии авторов, заглавие, название журнала. В конце реферата следует указать библиографические сведения, город и научное учреждение, в котором выполнена работа. Реферат должен быть подписан автором.

6. **Иллюстрации** — четкие фотографии на глянцевой бумаге и рисованные графики на кельке или белой чертежной бумаге — следует представлять в двух экземплярах (в 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 ту статьи и в оригинальной — в списке литературы. **Список литературы** составляется по алфавиту. В начале списка необходимо приводить литературу грузинским или русским шрифтом, а затем латинским. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в квадратные скобки) следует давать фамилию и инициалы авторов, название издания, затем: для **периодических** изданий — том, страницы (от и до), год; для **непериодических** — название издательства, место, год издания и страницы.

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

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

10. Корректуры статей даются авторам для проверки, правки и визирования. Изменения и дополнения в тексте корректур не допускаются, за исключением исправления ошибок и опечаток. Выправленные корректуры возвращаются в редакцию в **хдневный 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.

Утверждено Президиумом Академии наук ГССР 14.II.1974 .

Цена 70 коп.

154/108



ՀԱՅԿԱՍՏԱՆԻ
ՆԱԽԱՐԱՐԱԿԱՆ
76 204