

1979



ISSN—0321—1665

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES

OF THE GEORGIAN SSR

BIOLOGICAL SERIES

ბიოლოგიის

სერია

СЕРИЯ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1979 N 6

თბილისი
ТБИЛИСИ
TBILISI

ჰმპი
ТОМ
VOL.

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 биокибернетика

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР



ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 5, № 6
Том 5, № 6

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

გამომცემლობა „მეცნიერება“ • თბილისი • 1979
ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“ • ТБИЛИСИ • 1979

16319

სარედაქციო კოლეგია:

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

ლ. ვაბუნია, ს. ღურმიშიძე, მ. ზალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, ი. თუმაჩანოვი,
გ. კანდელაკი, ნ. კეცხოველი, კ. ნადარეიშვილი პ. ქომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,
ნ. ძიძიშვილი, თ. ქანიშვილი, შ. ქანიშვილი, ნ. ჭავჭავიძე
პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор В. М. Окужава
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. Кецохвели, П. А. Кометиани,
Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили, И. И. Тумаджанов, Г. Д. Туманишвили,
Т. Г. Чанишвили, Ш. Ф. Чанишвили
Ответственный секретарь С. Р. Лабაძე

EDITORIAL BOARD:

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

Sh. F. Chanishvili, T. G. Chanishvili, N. A. Djavakhishvili, S. V. Darmishidze,
N. N. Dzidzishvili, L. K. Gabunia, G. V. Kandelaki, N. N. Ketskhoveli,
P. A. Kometiani, B. E. Kurashvili, K. Sh. Nadareishvili, I. I. Tumajanov,
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili
Executive Secretary S. R. Labadze

© Известия АН ГССР
Серия биологическая, 1979

Технический редактор Н. Г. Чипашвили
Корректор Э. Е. Сехниашвили

Сдано в набор 12.10.1979; Подписано к печати 17.12.1979; Формат бумаги
70×108¹/₁₆; Бумага № 1; Печатных л. 8,40; Уч.-издат. л. 7,17;
УЭ 08972; Тираж 1100; Заказ 3445;
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

СОДЕРЖАНИЕ — შიგნისი — CONTENTS

Н. Н. Дзидзишвили, П. М. Сеченов и современные проблемы нейрофизиологии эмоций	485
ბ. ძიძიშვილი, პ. სეჩენოვი და ემოციის ნეიროფიზიოლოგიის თანამედროვე პრობლემები	
N. Dzidzishvili, I. Setchenov and problems of modern emotion neurophysiology	
М. Г. Дашиани, Г. И. Мачавариани, Т. Л. Нанейшвили. Динамика нейронной активности коры вокруг средней трети главной борозды раздвужающихся макак резусов на фоне разномодальных периферических раздражений	493
მ. დაშანიანი, გ. მაქავარიანი, თ. ნანეიშვილი. მღვიმარე მაკაკ რეზუსების შთავარი ღარის შუა ერთი მესამედის არგულივი ქერქის ნეირონული აქტივობის დინამიკა სხვადასხვა მოდალობის პერიფერიულ გაღზიანებათა ფონზე	
M. G. Dashiani, G. I. Machavariani, T. L. Naneishvili. The dynamics of neuronal activity of the cortex surrounding the middle third of <i>sulcus principalis</i> of the waking rhesus monkeys during peripheral stimulation of different modalities	
Д. М. Метревели. Спонтанная биоэлектрическая активность яйцеводов крольчих при беременности	501
ჯ. მეტრეველი. ბოცვერების კვერცხსავალთა სპონტანური ბიოელექტრული აქტივობა მკეობის დროს	
Dj. M. Metreveli. Spontaneous bioelectrical activity of female rabbit oviducts during pregnancy	
Е. Г. Мхендзе, Э. И. Дзамоева, И. К. Сванидзе. Становление ультраструктуры нейронов и глиальных клеток коры головного мозга кошки в постнатальном онтогенезе	511
ე. მხენძე, ე. ძამოევა, ი. სვანიძე. კატის თავის ქერქის ნეირონებისა და გლიური უჯრედების ულტრასტრუქტურა პოსტნატალური ონტოგენეზის სხვადასხვა ეტაპზე	
E. G. Mkhaidze, E. I. Dzamoeva, I. K. Svanidze. Formation of ultrastructure of neural and glial cells of the cat cerebral cortex in postnatal ontogenesis	
Л. Р. Гонгадзе, А. Г. Гиоргадзе. О значении базофильной линии суставного хряща в дифференциальной диагностике старческих и артротических процессов	521
ლ. ონღაძე, ა. გიორგაძე. სასახსრე ზრტილის ბაზოფილური ხაზის მნიშვნელობის შესახებ ართროზულ და მოხუცებულობის პროცესთა დიფერენციალურ დიაგნოსტიკაში	
I. R. Gongadze, A. G. Giorgadze. On the importance of basophilic line of joint cartilage in the differential diagnostics of senile and arthrotic processes	
К. С. Ахведиани]. Идентификация вещества с $Rf=0,25$, обладающего ацетилхолинноподобной активностью	527
კ. ახვედიანი]. $Rf=0,25$ აცეტილქოლინის მსგავსი ნივთიერების იდენტიფიკაცია	
[K. S. Akhvlediani]. Identification of the substance similar to acetylcholine with $Rf=0,25$	
Н. Н. Нуцубидзе, Р. В. Гогия. Изменение интенсивности фиксации молекулярного азота в течение дня в проростках сои	532
ბ. ნუცუბიძე, რ. გოგია. სოის ნაზარდებში მოლეკულური აზოტის ფიქსაციისა და ნიტრატრედუქტაზული აქტივობის ცვლილება დღის განმავლობაში	
N. N. Nutsubidze, R. V. Gogia. Diurnal changes of molecular nitrogen fixation and nitrate reductase activity in soybean seedlings	
Ж. Р. Казахашвили. О палеобиоценозах соленовского горизонта Ахалцихской депрессии	536
	483

საქართველოს აკადემიის გამომცემლობა



ე. ჯახაშვილი. ახალციხის დპარსიის სოლენოვის პორიზონტის პალეობიოცენოზების შესახებ

Zh. R. Kazakhshvili. On the palaeobiocoenoses of the Solenovskii horizon in the Akhaltsikhian depression

Д. Т. Патарая, Н. В. Дурмишидзе, Н. С. Агре. Зависимость формы колонии *Streptomyces spp* от среды выращивания инокулята 543

დ. პატარაია, ნ. დურმიშიძე, ნ. აგრე. *Streptomyces spp.* კოლონიის ფორმის დამოკიდებულება ინოკულატის საკვებზე

D. T. Pataraya, N. V. Durmishidze, N. S. Agre. Dependence of the *streptomyces spp.* forms of colonies on inoculate nutrient

Т. А. Лезжава, Р. Я. Читашвили. Изменчивость расположения гомологичных хромосом в метафазах соматических клеток человека в зависимости от возраста 544

თ. ლეჯავა, რ. ჩიტაშვილი. ადამიანის სომატური უჯრედების მეტაფაზებში ჰომოლოგურ ქრომოსომათა განლაგების ცვალებადობა ასაკთან დაკავშირებით

T. A. Lezhava, R. Y. Chitashvili. Variation of the distribution of homologous chromosomes in metaphases of human somatic cells as related to age

А. Г. Пирцхелани, К. В. Чачава, Д. И. Кристесашвили, Б. М. Корсантия. Эмбриотоксическое и мутагенное действие вируса гриппа Ао на лабораторных мышей 554

ა. ფირცხელანი, კ. ჩაჩავა, ვ. ქრისტესაშვილი, ბ. კორსანტია. ლაბორატორიულ თავებზე გრიპის ვირუსის А₀ ემბრიოტოქსიკური და მუტაგენური მოქმედება

A. G. Pirtskhelani, K. V. Chachava, J. I. Kristesashvili, B. M. Korsantia. An embryotoxic and mutagenous effect of influenza A₀ virus in laboratory mice

К. Ш. Надарейшвили, Г. Б. Фейгин, В. Я. Сандодзе, Р. Н. Кордзадзе. Изменения ритмики потенциалов мозга кроликов при общем облучении дозой 800 P 560

კ. ნადარეიშვილი, გ. ფეიგინი, ვ. სანდოძე, რ. კორძაძე. ბოცერების თავის ტვინის ბიოპოტენციალების რითმიკის ცვლილებები 800 რ დოზებით ზოგადი დასხივების დროს

K. Sh. Nadareishvili, G. B. Feigin, V. I. Sandodze, R. N. Kordzadze. Changes of brain biopotential rhythms in total irradiated rabbits with 800R

Л. М. Височек. Калориметрическое исследование плавления рибонуклеазы в бинарных растворах вода-диоксан 575

ლ. ვისოჩეკი. რიბონუკლეაზა ლუბის კალორიმეტრული შესწავლა წყალ-დიოქსანის ბინარულ გამსხნელებში

L. M. Visochek. Calorimetric study of ribonuclease melting in the mixed water-dioxan solution

Указатель авторов пятого тома 575

К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И. М. СЕЧЕНОВА

И. М. СЕЧЕНОВ И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ НЕЙРОФИЗИОЛОГИИ ЭМОЦИЙ

Н. Н. Дзидзишвили

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

Вопрос о существенной роли физиологических отправления для познания психических процессов ставился еще Иммануилом Кантом [4] в знаменитой работе «Критика чистого разума», вышедшей в 1781 году в Риге. Качаясь предмета психологии, он рассматривает ее как «физиологию внутреннего чувствования» (*Physiologie des Innerensinnes*). Знаменательно, что Гердер, разбирая «Критику чистого разума», называет этот труд «физиологией сил человеческого познания» (*Physiologie der menschlichen Erkenntnisskräfte*) [3].

Рейль [8] в 1807 году говорил о физиологии мозга в аспекте проявлений психических функций. О значении физиологических основ в зрительном восприятии говорит само название книги Иоганнеса Мюллера «О сравнительной физиологии зрительного ощущения» (*Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes*), вышедшей в 1826 году [6].

В знаменитой книге Густава Фехнера [2] «Элементы психофизики» (1860 г.) психофизика рассматривается как учение о взаимодействии между физическим и психическим миром. В этом труде, например, прямо указывается, что мышление невозможно без соответствующих мозговых процессов. Вскоре после выхода в свет книги Фехнера печатается работа И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга» (1863 г.), ставшая вехой в изучении физиологических основ психических функций.

Несмотря на то, что у Сеченова были именитые предшественники, говорившие о значении изучения физиологических отправления для познания психических процессов, можно сказать, что он был первым, конкретно указавшим физиологам пути изучения психических функций и проникновения в физиологические механизмы, лежащие в основе этих функций.

Известно, что некоторые вопросы, поднятые И. М. Сеченовым, не потеряли актуальности и по сегодняшний день. В числе этих вопросов заслуживают внимания высказывания и о структурных основаниях эмоциональных проявлений. Я постараюсь вкратце изложить эти положения и сопоставить их с современными течениями нейрофизиологических исследований по изучению механизмов эмоций. Правда, многие из положений Сеченова могут показаться сегодняшнему исследователю само собою разумеющимися, но если учесть историческое значение многих научных высказываний, сыгравших в свое время важную роль в развитии научной мысли, будет понятным, почему эти «само собою разумеющиеся» положения — сегодняшняя истина, были в свое время прогрессивными и основополагающими в развитии научной мысли, в развитии материалистического мировоззрения.



Одним из самых трудных вопросов в нейрофизиологии является, пожалуй, вопрос о том, по каким параметрам, по каким признакам следует изучать эмоциональные проявления, дабы выявить в их нейрофизиологические механизмы. Всякому известно, что эмоции, как и любая другая психическая деятельность человека и животных, не могут быть объективно измерены. В этом аспекте очень важно высказывание Сеченова о том, что двигательные акты, рефлекторно возникающие при тех или иных эмоциональных возбуждениях, являются единственными актами, которые могут оказаться ценными для исследователя физиологических основ психической деятельности. В частности, установление законов, лежащих в основе этих двигательных актов, может помочь в понимании тех закономерностей, которые управляют эмоциональными актами. «Психическая деятельность человека выражается, как известно, внешними признаками, и обыкновенно все люди, и простые, и ученые, и натуралисты, и люди, занимающиеся духом, судят о первой по последним, т. е. внешним признакам», — пишет Сеченов [1, с. 146]. И далее: «Повесьте лягушку за морду вертикально и... дотроньтесь потихоньку пальцем до ее задней лапы. Часте лягушка, как говорится, испугается и начнет снова биться... Про медведей рассказывают, что от внезапного испуга ...они бросаются бежать со всех ног и с ними даже делается кровавый понос» (там же).


В настоящее время, когда ведутся многочисленные и многоплановые исследования нейрофизиологических основ эмоций, можно с уверенностью сказать, что в этих исследованиях главенствующая роль придается изучению именно поведенческих актов — соматомоторных и вегетативных ответов, эмоционально мотивированных и возникающих при стимуляции определенных мозговых структур. Много было приложено усилий исследователями, чтобы определить, какие именно двигательные и вегетативные акты следует принимать за проявление подлинных эмоций. В настоящее время известно, что множество соматических и вегетативных ответов на стимуляцию мозговых структур не являются эмоциональными по характеру. Подлинные эмоциональные ответы отличаются тем, что они бывают непременно целенаправлены, биологически целесообразны — они проявляются при наличии тех или иных мотиваций, возникающих в результате биологических потребностей организма. Одним из характерных признаков эмоциональности внешних соматических и вегетативных актов является то, что на базе раздражения эмоциогенных структур мозга легко вырабатывается условный эмоциональный ответ. При наличии же псевдоэмоциональных ответов условная реакция не вырабатывается даже после многочисленных сочетаний условного сигнала с безусловным раздражением, т. е. прямым раздражением мозговой структуры. Подлинные эмоциональные ответы характерно отличаются от псевдоэмоциональных наличием длительного последствия как от безусловного, так и условного раздражения.

Если не считать с этими характерными особенностями подлинных эмоциональных ответов, можно прийти к неправильному заключению, будто любая рефлекторная активность является проявлением эмоционального, биологически мотивированного деяния. Так, например, может показаться, будто рефлекторные реакции спинального животного в ответ на кожные раздражения являются выражением эмоционального переживания животного. К такому заключению приходит, между прочим, и Сеченов, говоря о том, что лягушка, висятая вертикально, «испугается», если пальцем дотронуться до ее задней лапы. «При том всякий знает, — пишет он, — что испуг может происходить как в сфере спинномозговых, так и в сфере черепных

первов». Однако в результате анализа известных ему фактов он также делает правильное заключение, что эмоциональные ответы возникают при обязательном участии больших полушарий головного мозга. Вот, что он пишет по этому поводу: «Разберем случай, когда испуг произошел от раздражения нерва, родящегося в спинном мозгу. Здесь возбуждение идет к головному мозгу, так как только этот орган рождает сознательные ощущения, и именно к частям его, лежащим больше всего впереди — к так называемым мозговым полушариям, потому что вырезывание последних лишает возможности пугаться». [1, с. 155]. Теперь хорошо известно, что любая эмоциональная реакция может возникнуть лишь при активировании структур головного мозга. В частности, эмоциональный ответ избегания, которым сопровождается эмоция страха («испуга» по Сеченову), возникает при прямом раздражении таких структур головного мозга, как латеральный и вентромедиальный гипоталамус, ядра миндалевидного комплекса, дорсальный и вентральный гиппокамп, энторинальная кора, центральное серое вещество среднего мозга и другие.

Говоря о взаимодействии различных структур мозга, Сеченов обращает внимание на тот факт, что внешние, «отраженные» движения психических феноменов значительно усиливаются, если при вызове этих движений активируются мозговые полушария. В качестве доказательства этого положения он приводит наблюдение студента Пашутина. По его данным «движения лягушки от прикосновения к ее коже значительно усиливаются, если раздражать ее электрическим током средней части головного мозга» [1, с. 156]. По современным данным раздражение структур среднего мозга на самом деле оказывает «усиливающее» влияние на двигательные реакции в результате того, что стимуляция определенных участков этих структур генерирует эмоциональные ответы, по всей видимости, при участии нервных образований, лежащих в более высоких этажах мозга. В этом, «усиливающем» влиянии, как теперь всем хорошо известно, важную роль играет и активация активирующей системы мезэнцефалической ретикулярной формации, оказывающей прямое воздействие на неокортикальные структуры. Кроме того, по современным данным, стимуляция центрального серого вещества и синего места среднего мозга генерирует хорошо выраженные эмоциональные ответы аверсивного характера с проявлением бурной двигательной активности. Учитывая все это, становится понятным, какое для своего времени ценное заявление было сделано И. М. Сеченовым об «усиливающем» влиянии среднего мозга на двигательную рефлекторную активность.

На примере эмоционального ответа страха выше было показано, что эмоциональные ответы могут возникать при стимуляции многих мозговых структур. Теперь хорошо известно, что в вызове этих ответов принимают участие структуры как филогенетически древнего и старого образования, так и наиболее новые, неокортикальные структуры. Сорок с лишним лет тому назад, в 1937 году Пейпсом [7] было выдвинуто ставшее популярным положение о том, что эмоциональные ответы возникают в результате активации так называемого лимбического круга, включающего такие структуры, как гиппокамп, свод, мамиллярные тела гипоталамуса, передние таламические ядра и поясная извилина, имеющая со своей стороны тесные морфологические связи с гиппокампом. Теперь хорошо известно и то, что в возникновении эмоциональных ответов важную роль играют и другие структуры. Это — стволые структуры, о которых шла речь выше, ядра латерального и вентромедиального гипоталамуса, ассоциативные ядра таламуса — дорсомедиальное и заднее латеральное, ядра миндалевидного комплекса, энторинальная кора, прозрачная перегородка и другие. У высокораз-



витых организмов особое место занимают новейшие филогенетические образования — неокортикальные структуры. Среди них самым нашим лабораторией, ведущими являются ассоциативные области. Исходя из множества экспериментальных данных, следует заключить, что взаимодействие всех этих структур является необходимым условием для формирования конечного характера эмоциональных проявлений.

Говоря об эмоциогенных структурах, следует подчеркнуть, что не вся масса того или иного образования является эмоциогенной. Мы в своей работе обращаем внимание на тот факт, что лишь немногие пункты той или иной структуры при прямом раздражении генерируют определенный эмоциональный ответ, со всеми характерными особенностями, о которых шла речь выше. Таких пунктов в среднем около одной десятой части всего объема структуры. Громадное большинство исследуемых пунктов, т. е. около 90% всей массы, при стимуляции дает такие ответы, которые, правда, содержат определенные соматические и вегетативные компоненты эмоциональных ответов, но не являются эмоциональными. Эти псевдоэмоциональные ответы отличаются от подлинных по многим признакам. Одним из основных признаков, который может служить некоторым критерием эмоциональности ответа, является то, что ни соматические, ни вегетативные компоненты псевдоэмоциональных ответов нельзя вызвать условнорефлекторным путем, тогда как сложный эмоциональный ответ со всеми соответствующими элементами возникает на условный сигнал после нескольких сочетаний его с раздражением эмоциогенной структуры.

Несколько слов о роли неокортикальных образований в генерации эмоциональных ответов. Как всем хорошо известно, И. П. Павлов, творчески развивая учение о рефлексах Сеченова, приписывал коре головного мозга верховодящую роль в возникновении и течении всех жизненных отправления. Все помнят, как в одно время увлекались этим учением не только среди физиологов, но и среди клиницистов, усердствующих в попытках доказать, что причиной всех функциональных расстройств, более того, причиной любого недуга являются расстройства в регулировании физиологических процессов корой головного мозга. Но вот наступила пора изучения физиологических механизмов эмоциональных проявлений, и представления о верховодящей роли новой коры были оттеснены на задний план или полностью забыты. Сорок с лишним лет тому назад были применены вживленные в мозговые структуры электроды и было выяснено, что при стимуляции некоторых подкорковых образований возникает мотивированная биологической потребностью реакция. Вместе с тем, было замечено, что многие ответы, возникающие на стимуляцию мозговых структур, аналогичны натуральным аффективным ответам. Наличие эмоциональной окраски этих ответов определило новое направление в исследовании физиологических и структурных основ эмоциональных состояний. Так как эти типичные ответы возникали при стимуляции палео- и архикортикальных либо стволовых образований мозга, все внимание исследователей, полностью игнорируя значение неокортикальных образований в регуляции психического феномена — эмоции, было направлено на эти подкорковые структуры.

Однако за последние годы появились некоторые указания на возможность возникновения определенных эмоциональных ответов и на стимуляцию неокортикальных ассоциативных областей у гирицефалических животных. С другой стороны, сотрудниками нашей лаборатории было показано, что у кошки теменная ассоциативная кора играет решающую роль в проявлении эмоции страха с убегающим в

ответ на стимуляцию гиппокампа. Такого влияния не оказывает на этот ответ префронтальная ассоциативная область, с которой, как известно, у гиппокампа морфологически не обнаружены прямые связи.

Сейчас у нас в лаборатории ведутся исследования по выяснению влияния префронтальной ассоциативной области на эмоциональные ответы тех структур, у которых морфологически установлены нервные связи. Такими структурами являются, в частности, таламические ассоциативные ядра — дорсомедиальное и переднее латеральное. Кроме того, мы исследуем проблему взаимодействия различных мозговых структур в проявлении тех или иных эмоциональных ответов.

Не будет преждевременным, если я выскажу предположение, что в возникновении психического феномена — эмоции и в регулировании ее проявлений у высокоразвитых организмов, включая приматов, чрезвычайно важную роль играют неокортикальные, в частности, самые молодые филогенетические образования — ассоциативные области.

В настоящее время нередко ставится вопрос об изменчивости ответов, вызываемых из тех или иных эмоциогенных структур. Этот вопрос со всей очевидностью был поставлен еще Сеченовым. При обозрении эмоциональных ответов, возникающих, по его концепции, рефлекторно, он обращал сугубое внимание на тот факт, что одно и то же раздражение, воздействующее на одну и ту же структуру, может вызывать совершенно различные ответы в зависимости от функционального состояния мозга. «Одно и то же явление, действующее на те же чувствующие нервы, один раз дает человеку наслаждение, другой раз нет», — пишет Сеченов [1, с. 158]. Он приводит бросающийся всем в глаза пример того, как один и тот же пищевой раздражитель может вызывать неоднородные ответы в зависимости от того, сыт или голоден человек: вид пищи у голодного человека вызывает приятные эмоции, а у сытого — неприятные, иногда даже отвращение к ней, т. е. отрицательную эмоцию. Исходя из таких фактов, Сеченов ставит вопрос: «Нельзя ли... принять, что для каждого видоизменения ощущения (имеется в виду эмоция — Н. Д.) существуют особые аппараты? Конечно нет, потому, что имея... в виду случай влияния запаха на пос голодного и сытого, пришлось бы допустить только для него существование по крайней мере уже трех отдельных аппаратов: аппарата наслаждения, равнодушия и отвращения» (с. 158). И он здесь же отвечает на поставленный им вопрос: «Гораздо проще допустить, что характер ощущения видоизменяется с переменной физиологического состояния первого центра» (с. 158).

Если рассмотреть вопрос, поставленный Сеченовым, в аспекте современных исследований, можно констатировать, что самые различные структуры мозга генерируют ответы различного эмоционального оттенка. Эти ответы выражаются либо в агрессивном нападении животного на раздражитель, либо в защитном убежании от раздражителя (эмоция страха), либо, наконец, в виде тяги к раздражителю, как источнику приятных эмоций. Последняя хорошо проявляется в опытах с самораздражением — начиная от кроликов и крыс и кончая приматами, включая человека: раздражение некоторых структур мозга бывает источником настолько приятных эмоций, что животные самораздражаются до полного изнеможения, а больные с вживленными в мозговые структуры электродами, настойчиво просят врача почаще раздражать одну определенную структуру. И вот ставится вопрос, который в свое время был поставлен Сеченовым: нужно ли считать, что эмоциогенные структуры являются генетически строго детерминированными? Иначе говоря, можно ли думать, что одна какая-либо структура при акти-



вировании генерирует ответ лишь одной определенной эмоциональной окраски, а другие структуры — другой окраски? Или, как предположил Сеченов, характер эмоции видоизменяется «с переменной физиологического состояния нервного центра»?

Если бы эмоциогенные структуры мозга были генетически строго детерминированы в смысле генерации лишь одной эмоциональной активности, то следовало бы думать, что один и тот же раздражитель при одном функциональном состоянии активирует одну структуру мозга, а при другом — другую. На примере голодного и сытого состояния это бы означало, что в голодном состоянии вид пищи активирует латеральное гипоталамическое ядро («центр» приема пищи), а в сытом состоянии — вентромедиальное ядро («центр» насыщения).

Современные данные дают возможность ответить на этот вопрос. Приведу некоторые из них. Шахтер Стенли [9] проводил наблюдения на людях при различных функциональных состояниях организма. Он вводил испытуемым симпатикомиметические вещества (адреналин либо эфедрин) и наблюдал за их поведением. Оказалось, что введение в кровь симпатикомиметиков не вызывает определенных эмоций, но создает эмоциональный фон, эмоциональный настрой, и испытуемые в это время реагируют на те или иные ситуационные раздражители определенным образом. А именно, если перед испытуемым демонстрировали фильм, в котором были сцены с ужасами, он переживал необъяснимый страх, но если тот же испытуемый находился в обществе красивой женщины, ему казалось, что он безумно влюблен в нее и бывал сексуально возбужден. Если же он начинал спорить по какому-либо вопросу, мог взорваться в бешенстве и быть неистовым.

Приведу другой пример изменения ответной реакции при стимуляции одной и той же структуры мозга, в зависимости от влияния другой структуры или отсутствия этого влияния. Сотрудник нашей лаборатории А. Г. Корели вызывал реакцию избегания у кроликов путем стимуляции медиального или вентромедиального гипоталамуса. Судя по характеру ответа, эта реакция сопровождалась неприятной эмоцией страха. Раздражение вентрального гиппокампа не оказывало влияния на этот ответ. Однако раздражение того же вентрального гиппокампа оказывало влияние на другой, «приятный» эмоциональный ответ: на фоне раздражения вентрального гиппокампа реакция самораздражения сходилась на нет. Можно было бы подумать, что вентральный гиппокамп угнетает активность лишь той гипоталамической структуры, стимуляция которой порождает приятную эмоцию, и не оказывает влияния на ту гипоталамическую структуру, которая генерирует неприятную эмоцию страха. Однако опыты показали, что это не так: вентральный гиппокамп не является индифферентной структурой и для медиального и вентромедиального гипоталамуса, т. е. тех образований, при стимуляции которых возникает эмоция страха с избеганием животного. А именно, после билатерального повреждения вентрального гиппокампа ответ на стимуляцию этих структур в корне менялся: их стимуляция теперь вызывала не отрицательную реакцию избегания, а наоборот, положительную, т. е. реакцию с приятной эмоциональной окраской — после раздражения медиального либо вентромедиального гипоталамуса животные начинали самораздражаться. Другая реакция самораздражения, которая у животных бывала выработана на стимуляцию латерального гипоталамуса, после повреждения вентрального гиппокампа оставалась неизменной. Дорсальный гиппокамп такого влияния не оказывал.

Эти опыты с «переделкой» аверсивного ответа в ответ, сопровождающийся приятной эмоцией, явно говорят о том, что вентральный гиппокамп оказывает влияние на дискретные пункты гипоталамуса:

тормозит реакцию самораздражения от латерального гипоталамуса и сильно видоизменяет ответ на стимуляцию медиального и вентромедиального гипоталамуса.

Факт «переделки» ответа мозговых структур говорит о том, что характер эмоционального ответа находится в сильной зависимости от взаимодействия различных структур мозга. Они говорят и о том, как предполагал Сеченов, структуры мозга могут генерировать совершенно различные ответы в зависимости от того, какое функциональное влияние оказывают на них другие образования, имеющие с ними прямые или косвенные связи. Здесь же следует отметить, что функциональное состояние этих структур во многом зависит от гуморальных влияний со стороны определенных эмоциогенных структур, особенно стволовой части головного мозга. Этим структурам придается сегодня большое значение в проявлении ответов той или иной эмоциональной окраски. Об этом говорят, между прочим, и те данные Шахтера Стенли, которые вкратце были приведены выше. Этот раздел физиологических механизмов эмоций представляет особый интерес, но специальный разбор результатов, полученных в этом направлении, выходит за пределы данного сообщения.

Эмоции тесно связаны с биологическими потребностями организма. При отсутствии эмоций эти потребности не давали бы знать о себе и высокоразвитые организмы были бы лишены основных стимулов к жизни. При отсутствии потребностей поведенческая деятельность была бы лишена биологической целенаправленности и фактически превратилась бы в автоматическую, машинообразную деятельность, т. е. была бы лишена основных признаков поведенческой деятельности индивида.

Функции эмоциогенных структур с историческим развитием организмов усложняются и качественно видоизменяются: чем выше развитие животного, тем более дифференцированы функции этих структур и тем сложнее взаимодействие между ними.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сеченов И. М. В кн.: И. М. Сеченов, И. П. Павлов, Н. Е. Еведенский, Изд-во медицинской литературы, М., 1, 1952, 143—211.
2. F e s c h n e r G. Elemente der Psychophysik, Leipzig, 1860.
3. H e r d e r. Verstand und Erfahrung, eine Metakritik zur Kritik der reinen Vernunft. Suphansche Ausgabe, Berlin, 1881. Nach Ziehen Th. «Leitfaden der physiologischen Psychologie», 11. Ausgabe, Gustav Fisher, Jena, 1920.
4. K a n t I. Kritik der reinen Vernunft, Hamburg, 1971.
5. K o r e l i A. Physiol. Behav., 19, 713—717, 1977.
6. M ü l l e r J. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes, Leipzig, 1826.
7. P a p e z J. W. Arch. Neurol. Psychiat., 38, 725—743, 1937.
8. R e i l. Arch. f. Physiol., 8, 4, 1807. Nach Ziehen Th. «Leitfaden der physiologischen Psychologie», 1920.
9. S c h a c h t e r S. In: Magda Arnold (ed.), Feelings and Emotions. Academic Press, New York, 1970, 111—121.

ნ. ძიძიშვილი

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

რეზიუმე

რუსეთის ფიზიოლოგიის მამამთავარმა ექსპერიმენტატორთა შორის პირველმა დასახა კონკრეტული გზები ფსიქიკურ მოვლენათა ფიზიოლოგიური საფუძვლების საკვლევად. ამ თვალსაზრისით საინტერესოა ი. სეჩენოვის ზოგი დებულება ემოციათა ნეიროფიზიოლოგიური მექანიზმების დღევანდელი მკვლევარისთვის. ნაშრომში მოკლედ არის მიმოხილული ის თანამედროვე გამოკვლევები და ექსპერიმენტული ფაქტები, რომლებიც გამოდგება ი. სეჩენოვის თეორიულ დებულებათა საბუთად.

I. SETCHENOV AND PROBLEMS OF MODERN EMOTION NEUROPHYSIOLOGY

N. DZIDZISHVILI

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

Summary

Ivan Setchenov, the founder of physiology in Russia, was the first experimenter who outlined concrete ways for studying the physiological mechanisms of psychic phenomena. Some aspects of Setchenov's physiological theory are of interest to a modern investigator of emotion neurophysiology. Some new neurophysiological data and experimental evidence testifying to Setchenov's theoretical assumptions are surveyed.

ДИНАМИКА НЕЙРОННОЙ АКТИВНОСТИ КОРЫ ВОКРУГ СРЕДНЕЙ ТРЕТИ ГЛАВНОЙ БОРОЗДЫ БОДРСТВУЮЩИХ МАКАК РЕЗУСОВ НА ФОНЕ РАЗНОМОДАЛЬНЫХ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ РАЗДРАЖЕНИЙ

М. Г. Дашниани, Г. И. Мачавариани, Т. Л. Нанейшвили

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

Поступила в редакцию 20.6.1978

На бодрствующих макаках резусах изучалось изменение нейронной активности коры вокруг средней трети главной борозды под влиянием тактильных, слуховых и зрительных раздражителей. Наиболее эффективными для вызова ответной реакции нейронов данной структуры оказались тактильные, затем слуховые и зрительные раздражители. Показано, что нейроны данной структуры наиболее реактивны в отношении натуральных и новых раздражителей. В данной структуре представлены как полимодальные, так и мономодальные в отношении применяемых раздражителей нейроны. Делается заключение, что кора вокруг средней трети главной борозды является модально неспецифическим образованием и на нейронах данной структуры происходит конвергенция специфического и неспецифического импульсов.

В нейрофизиологических исследованиях последних лет прослеживается все нарастающий интерес к изучению функции различных участков лобной области коры [20, 21, 5, 6, 11, 2], среди которых особое внимание привлекает кора вокруг средней трети главной борозды макак резусов [13, 14]. В работах, посвященных изучению функции префронтальной области коры, показана ее важная роль в исполнении пространственных отсроченных ответов [24, 29, 18, 3, 31]. Однако на фоне обильного материала, полученного в опытах с экстирпацией данной структуры, парадоксально, что в литературе существуют лишь одиночные работы [10], по изучению динамики активности нейронов коры вокруг главной борозды под влиянием различных сенсорных воздействий. Исследования, посвященные этому вопросу, в основном проведены на наркотизированных животных [22, 15, 12, 8] и, естественно, они не могут отражать действительную картину закономерностей динамики нейронной активности данной структуры, имеющую место в нормальных условиях у бодрствующих животных. Следовательно, изучение динамики нейронной активности коры вокруг средней трети главной борозды бодрствующих макак резусов при разномодальных сенсорных воздействиях может внести определенную ясность в дальнейшее понимание функций данного образования.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на взрослых макаках резусах. Животные оперировались под эфирным наркозом. Для регистрации активности отдельных нейронов коры вокруг средней трети главной борозды применялась методика, представляющей собой модифицированный ва-

риант метода Эвартса [16]. В черепе над средней третью главной борозды делалось трепанационное отверстие диаметром 10 мм, в котором фиксировался цилиндр, изготовленный из нержавеющей стали. Кроме того, в череп животного вживлялись металлические винты для последующей фиксации головы.

Активность отдельных клеток регистрировалась с помощью вольфрамовых микроэлектродов. Диаметр кончика электрода равнялся 1—3 мк, сопротивление варьировало в пределах 10—20 мом. Во время опыта металлический цилиндр заполнялся жидким вазелином и на нем с помощью специального переходника укрепляли механический микроманипулятор. Микроэлектрод находился в направляющем стержне, который укреплялся на основании микроманипулятора и одновременно выполнял функцию электрода, отводящего суммарную электрическую активность. Таким образом, наряду с нейрограммой регистри-

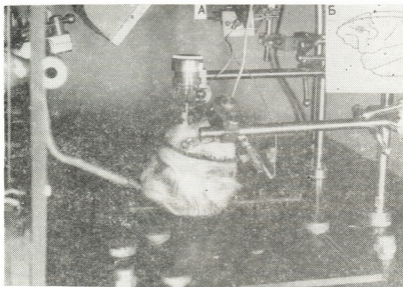


Рис. 1. А—обезьяна, находящаяся в опытной обстановке; Б—схематическое изображение латеральной поверхности мозга макаки резуса. Точками обозначена область коры вокруг главной борозды, из которой регистрировалась нейронная активность

ровалась электроэнцефалограмма от поверхности исследуемой области човой коры. Свободный конец микроэлектрода присоединялся к входу катодного повторителя и после соответствующего усиления спайковые разряды преобразовывались в стандартные импульсы. Последние регистрировались на чернилопишущем электроэнцефалографе. В отдельных опытах производилась регистрация движения глазных яблок, общих движений и кожно-гальванической реакции (КГР) по Ферле [16]. В качестве сенсорных раздражителей применялись различные слуховые (тоны различной частоты, хлопанье, постукивание, покрякивание и т. д.), зрительные (вспышка, диффузный свет, показ пищи и различных лабораторных предметов) и тактильные (струя воздуха, поглаживание ворса в различных участках тела) раздражители.

Во время опыта животные находились в приматологическом кресле (рис. 1А). Несмотря на то, что голова животного фиксировалась, обезьяны привыкали к такому состоянию, брали и охотно поедали из рук экспериментатора пищу, адекватно реагировали на предъявление

внешних раздражителей. Наблюдение за поведением животного производилось с помощью телевизионной установки. По окончании опытов животные забивались и точно устанавливалась регистрируемая область коры (рис. 1Б).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На четырех макаках резусах зарегистрирована активность 285 клеток. В спокойном состоянии у бодрствующих животных подавляющее большинство клеток характеризовалось спонтанной активностью среднего уровня (0,3—8 *имп/с*) с нерегулярным распределением разрядов. В единичных случаях встречались нейроны с активностью регуляторного типа. Встречались также нейроны, которые в фоне не проявляли активность и разряжались при внешних воздействиях на животное или при осуществлении животным каких-либо поведенческих актов.

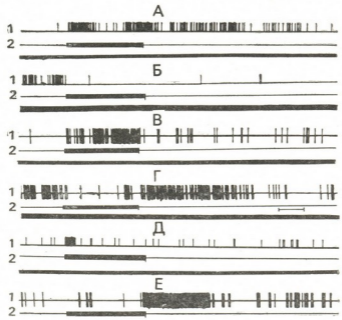


Рис. 2. Реакции различных нейронов коры вокруг средней трети главной борозды в ответ на предъявление сенсорных раздражителей: 1—нейронная активность; 2—сигнальная линия сенсорных раздражителей. Калибровка: 2 с

Из всех зарегистрированных нейронов в отношении применяемых нами внешних воздействий реактивными оказались 43%. Из всех нейронов, тестируемых на зрительные стимулы, отвечали 24%, на слуховые раздражители — 21%, на тактильные — 29%. Приведенные результаты подтверждают полисенсорный характер афферентных проекций в лобной области [12, 7]. Большинство реактивных нейронов (74%) отвечали на применяемые раздражители учащением (рис. 2А) или урежением (рис. 2Б) спайковых разрядов, которое продолжалось на протяжении нескольких секунд после устранения раздражителя. 22% реагировали лишь во время действия раздражителя (рис. 2 В, Г). В единичных случаях регистрировалась реакция нейронов по on и off типам ответа (рис. 2Д, Е). 42% реактивных нейронов реагировали на предъявление какого-либо одного из применяемых нами сенсорных раздражителей. Эти нейроны, реагируя учащением или урежением спайковых разрядов на предъявление раздражителя одной модальности (рис. 3А), не меняли «паттерн» фоновой активности при предъ-

явлении раздражителей другой модальности (рис. 3Б), эффективных для вызова поведенческой ориентировочной реакции животного. Объективным показателем наступления ориентировочной реакции является возникновение КГР в обоих случаях (рис. 3А, Б). Однако нейроны, которые условно можно обозначить унимодальными, часто проявляли способность внутримодальной конвергенции. Например, нейрон, реагирующий на тон в 500 Гц, реагировал и на тоны других частот. Следует отметить, что различные раздражители одной модальности (500 Гц, 1000 Гц) часто на один и тот же нейрон оказывали различные влияния. Например, если тон в 500 Гц вызывал учащение нейронных разрядов, то при предъявлении тона в 1000 Гц наблюдалось угнетение активности данного нейрона (рис. 4).

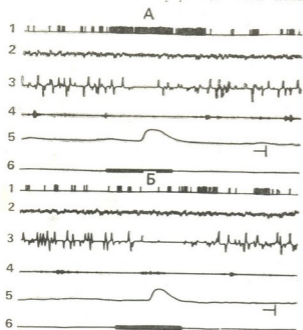


Рис. 3. Динамика активности нейрона коры вокруг средней трети главной борозды (1, электрокортикограммы той же области коры (2), движения глазных яблок (3), общих движений животного (4) и КГР (5) в ответ на предъявление: А—звукового, Б—зрительного раздражителей (6), вызывающих поведенческую ориентировочную реакцию у животного. Калибровка: 1 с, 200 мкВ (для ЭКоГ)

58% реактивных клеток проявляли полисенсорный характер, т. е. отвечали учащением или урежением спайковых разрядов в ответ на предъявление раздражителей различных модальностей. Некоторые мультимодальные нейроны при предъявлении раздражителей одной модальности активировались (рис. 5 А, Б), а при предъявлении раздражителей других модальностей тормозились (рис. 5 В, Г), что

должно указывать на способность нейронов коры вокруг средней трети главной борозды различать конкретные свойства сенсорной информации. По-видимому, указанные высокодифференцированные ответы ней-

ронов данной области обеспечиваются импульсацией, приходящей из специфических структур мозга. Анатомической основой для проведения такой импульсации могут быть многочисленные корково-корковые свя-

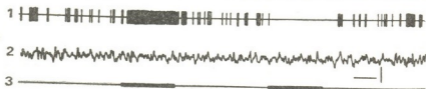


Рис. 4. Динамика активности нейрона коры вокруг средней трети главной борозды (1) и электрокортикограммы той же области коры (2) в ответ на предъявление звуковых раздражителей в 500 и 1000 Гц (3). Калибровка: 2 с, 200 мкВ (для ЭКоГ)

ронов данной области обеспечиваются импульсацией, приходящей из специфических структур мозга. Анатомической основой для проведения такой импульсации могут быть многочисленные корково-корковые свя-

зи, которыми, как указывают исследователи, весьма богата лобная область коры [28, 23, 4, 25].

Следует отметить, что как для мультимодальных, так и для унимодальных нейронов, наиболее эффективными были новые раздражители. Общей характерной чертой нейронов главной борозды является заметное понижение реактивности в связи с повторными применениями раздражителей. На всех 4 животных основная часть реактивных нейронов зарегистрирована в первой декаде тестирования. В

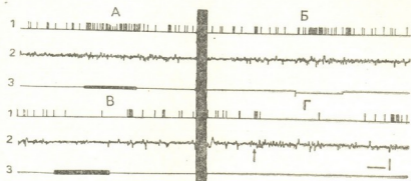


Рис. 5. Динамика активности нейрона коры вокруг средней трети главной борозды (1) и электрокортикограммы той же области коры (2) в ответ на предъявление сенсорных раздражителей различных модальностей (3). Калибровка: 2 с, 200 мкВ (для ЭКОГ)

последующих сериях опытов реакции нейронов регистрировались значительно реже. Повторно применяемые раздражители постепенно теряли также эффективность для вызова ответной поведенческой реакции. По этой причине приведенные в работе данные о количестве реактивных нейронов главной борозды бодрствующих макаков резусов, естественно, должны быть несколько заниженными. При этом эффективными для вызова ответной реакции отдельных нейронов, а также поведенческой ориентировочной реакции животного, оставались биологически значимые раздражители. В результате сопоставления данных, полученных нами на разных этапах выработки условного поведения, выясняется, что если индифферентным раздражителям путем подкрепления придать биологическое значение, то они становятся более эффективными для вызова ответной реакции нейронов изучаемой структуры. Так, например, в первых сериях опытов свет, излучаемый лампочкой, являлся индифферентным стимулом и после нескольких предъявлений стал малоэффективным для вызова ответных реакций нейронов. В последующих сериях опытов, вследствие подкрепления, тот же раздражитель превратился в условный сигнал для пищевого поведения и в ответ на применение данного раздражителя в исследуемой области нами зарегистрировано существенное количество реагирующих нейронов. Описанные различия в реактивности нейронов коры вокруг средней трети главной борозды в одном и другом случае должны быть следствием изменения отношения животного к данному раздражителю путем придания ему биологической значимости. Таким образом, можно заключить, что реактивность нейронов лобной коры, в частности ее дорсолатеральной поверхности (в области средней трети главной борозды), зависит от биологической значимости, новизны раздражителя. Надо полагать, что такая корреляция реактивности нейронов изучаемой области с неспецифическими параметрами (биологическая значимость, новизна) стимула обусловлена импульсацией, приходящей из неспецифических структур мозга.

Такое предположение подкрепляется существованием тесных нервных связей лобной коры с неспецифическими образованиями мозга [19, 26, 27, 9, 14].

Таким образом, полученный нами фактический материал дает основание полагать, что на нейронах коры вокруг средней трети главной борозды макак резусов взаимодействуют разнородные возбуждения, поступающие к ней как из внешней, так и из внутренней среды. Наличие унимодальных нейронов, а также полимодальных нейронов с разнонаправленными ответами на разные стимулы, многообразие приходящей импульсации указывает на то, что эфферентная импульсация данной структуры несет информацию о разных параметрах стимула. С другой стороны, учитывая данные о наличии многочисленных эфферентных связей префронтальной коры с различными образованиями мозга, можно полагать, что высококодифференцированный выход исследуемой структуры может обеспечить избирательное дифференцированное влияние.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айвазшвили И. М. Значение префронтальной коры больших полушарий головного мозга в механизмах памяти, «Медицина», Тбилиси, 1974.
2. Батуев А. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга, «Медицина», Л., 1973.
3. Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение, «Медицина», Тбилиси, 1968.
4. Блинков С. М., Бразовская Ф. А. В сб.: Проблемы современной нейрохирургии. Медгиз, М., I, 1957, 41—61.
5. Брутковский С. В сб.: Лобные доли и регуляция психических процессов, МГУ, М., 1966, 100—117.
6. Гросс Г., Вейскрантц Л. В сб.: Лобные доли и регуляция психических процессов, МГУ, М., 1966, 133—156.
7. Егорова М. П. В сб.: Нервная система, МГУ, М., 1964, 94—111.
8. Мачавариани Г. И. Нейронная организация афферентации в прореальной извилине кошки (Автореф. канд. дисс.), Тбилиси, 1974.
9. Науга У. В сб.: Проблемы динамической локализации функций мозга, «Медицина», М., 1968, 67—74.
10. Орлов А. А. Анализ импульсной активности нейронов лобной коры бодрствующих обезьян (Автореф. канд. дисс.). Л., 1978.
11. Хомская Е. Д. Мозг и активация. М. МГУ, 1972.
12. Bignall K. E., Imbert M. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **2**, 206—215, 1969.
13. Butters N., Pandya D. *Science* **165**, 1271—1272, 1969.
14. Butters N., Pandya D., Stein D., Rosen J. *Acta Neurobiol. Exp.*, **32**, 2, 305—329, 1972.
15. Engabo H. N. D., Ruarte A. C. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **22**, 210—219, 1967.
16. Evaris E. V. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, **24**, 83—86, 1968.
17. Fere Ch. 1888. Цит. по Хомской Е. Д. В сб.: Лобные доли и регуляция психических процессов, Изд. МГУ, М., 1966, 190—253.
18. Ghent L., Mishkin M., Teuber H. L. *J. comp. physiol. Psychol.*, **55**, 705—709, 1962.

19. French G. D., Hernandez-Peon R., Livingston R. B. J. Neurophysiol., 18, 174—187, 1955.
20. Jacobsen C. F. Arch. Neurol. Psychiat., 33, 558—569, 1935.
21. Konorski J., Lawicka W. Acta Biol. Exp., 19, 221—231, 1959.
22. Korn H., Wendt R., Albe-Fessard D. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 21, 3, 209—226, 1966.
23. McCulloch W. S. In: The Prefrontal Motor Cortex. P. C. Bucy (Ed.), University of Illinois Press, 1955, 211.
24. Mishkin M. J. Neurophysiol., 20, 615—622, 1957.
25. Pandya D. N., Kupers H. G. Brain Res., 13, 13—36, 1969.
26. Pribram K. H. In: Biological Bases of Behavior, H. F. Harlow, C. N. Woolsey (Eds). Univ. of Wisconsin Press, 1958.
27. Pribram K. H. In: Electrical Stimulation of the Brain, D. E. Sheer (Ed.), University of Houston Press, Austin, 1961, 311—320.
28. Pribram K. H., McLean H. J. Neurophysiol., 16, 324—340, 1953.
29. Rosvold H. I., Szwarchart M. K., Mirski Ch., Mishkin M. J. comp. phys. Psychol., 54, 368—374, 1961.
30. Segundo J. P., Naquet R., Buser P. J. Neurophysiol., 18, 226—245, 1955.
31. Warren G. M. Acta Neurobiol. Exp., 32, 581—593, 1972.



16319

მღვიძარე მაკაკ რეზუსების მთავარი ღარის შუა ერთი მესამედის ირგვლივი ქერქის ნეირონული აქტივობის დინამიკა სხვადასხვა მოვალეობის პერიოდებში გაღვივანებათა ფონზე

ა. ლაშინი, ბ. მამაკარიანი, თ. ნანიშვილი

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

რეზიუმე

მღვიძარე მაკაკ რეზუსებზე შესწავლილ იქნა მთავარი ღარის შუა ერთი მესამედის ირგვლივი ქერქის ნეირონების აქტივობის ცვლილებები ტაქტილურ, სმენით და მხედველობით გაღვივანებათა საპასუხოდ. აღმოჩნდა, რომ ამ სტრუქტურის ნეირონებში საპასუხო რეაქციების გამოსაწვევად ყველაზე ეფექტურია ტაქტილური, ხოლო შემდეგ სმენითი და მხედველობითი გამღვივანებლები. ჩვენს მიერ შესწავლილი სტრუქტურის ნეირონები განსაკუთრებით რეაქტიულნი არიან ნატურალური და ახალი გამღვივანებლების მიმართ. ამ ნეირონთა შორის გვხვდება როგორც მონომოდალური, ისე პოლიმოდალური უჯრედები. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ მთავარი ღარის შუა ერთი მესამედის ირგვლივი ქერქი მოდალურად არასპეციფიკური სტრუქტურაა და მის ნეირონებზე ხდება სპეციფიკური და არასპეციფიკური იმპულსაციის კონვერგენცია.

ე. ბერიტაშვილის სახ. სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ინსტიტუტი
 ეროვნული მეცნიერებათა აკადემია

04135320
002001033

THE DYNAMICS OF NEURONAL ACTIVITY OF THE CORTEX SURROUNDING THE MIDDLE THIRD OF *SULCUS PRINCIPALIS* OF THE WAKING RHESUS MONKEYS DURING PERIPHERAL STIMULATION OF DIFFERENT MODALITIES

M. G. DASHNIANI, G. I. MACHAVARIANI, T. L. NANEISHVILI

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

Summary

In waking rhesus monkeys changes of neuronal activity of the cortex surrounding the middle third of *sulcus principalis* during tactile, acoustic and visual stimulations were studied. The most effective elicitors of neuronal activity in the studied structure were tactile stimuli, then acoustic and visual. The neurons of this structure were shown to be most responsive to the natural and novel stimuli. In this structure both poly- and monomodal neurons were found. It is concluded that the cortex surrounding the middle third of *sulcus principalis* is modality-unspecific and specific, and unspecific impulses converge on the neurons of this structure.

01310

УДК 591+575; 577.9, 591.56

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

СПОНТАННАЯ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЯЙЦЕВОДОВ КРОЛЬЧИХ ПРИ БЕРЕМЕННОСТИ

Д. М. Метревели

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

Поступила в редакцию 26.2.1979

В опытах *in situ* изучена спонтанная биоэлектрическая активность яйцеводов крольчих. Опыты поставлены на 44 крольчихах в разные сроки беременности. Показано, что различные периоды биоэлектрической активности яйцеводов крольчих в разные сроки беременности имеют почти одинаковую продолжительность. Биопотенциалы ампулярных и истмических частей правого и левого яйцеводов в разные сроки беременности мало отличаются друг от друга по амплитуде, частоте и продолжительности.

В настоящее время известно, что сократительная способность яйцеводов и обусловленная ими нормальная миграция оплодотворенного яйца в направлении матки зависит от различных факторов, среди которых ведущую роль играют гормональные воздействия.

Изучение этого вопроса имеет давнишнюю историю [1, 2, 3, 4, 5, 6], однако данные исследований различных авторов слишком противоречивы. Причиной столь противоположных результатов, по нашему мнению, надо считать проведение исследований различными методами и на разных животных. Внедрение более точных методов исследования, в том числе и электрографических, позволяет получить более точные представления о процессах, разыгрывающихся в различных органах.

Исходя из этого, мы задались целью электрофизиологически изучить зависимость сократительной функции яйцеводов крольчих от фаз овариального цикла. Метод этот описан нами ранее [3].

Как известно, в организме животных в фазах проэструса и эструса превалирует влияние эстрогенных гормонов, а метэструса — влияние гормона желтого тела. Так как у крольчих овуляция наступает только после совокупления, для выяснения влияния гормона желтого тела на возбудимость мышц яйцеводов мы провели исследования во время беременности.

Спонтанную биоэлектрическую активность яйцеводов крольчих мы изучали в разные сроки беременности. Как известно из литературы [4, 6], яйцеводы в разные сроки беременности проявляют разную сократительную способность. Запись биотоков яйцеводов крольчих производили буквально с первого дня беременности и кончая предродовым состоянием. Сроки беременности устанавливали подсаживанием самца-производителя в клетку подопытной крольчихи в течение суток и точным учетом времени подсаживания.

Опыты поставлены *in situ* на 44 крольчихах в различные сроки беременности: от 1 до 7—8-го дня — на 18 крольчихах, от 14 до

18-го дня — на 12 крольчихах и от 20 до 30—31-го дня крольчихах.

Одновременно регистрировались биотоки истмических (20 случаев) или ампулярных (23 случая) частей левого и правого яйцеводов.

Спонтанная электросальпингограмма (СЭСГ) состоит из медленных и быстрых потенциалов действия. Медленные потенциалы действия регистрируются в виде медленных волнообразных колебаний. Быстрые потенциалы имеют форму пикообразных колебаний.

Спонтанная биоэлектрическая активность (СБА) яйцеводов крольчих характеризуется периодичностью. Отмечаются периоды интенсивной активности, снижения активности, т. е. относительного покоя, и полного покоя, когда на электросальпингограмме наблюдается полное электрическое безмолвие. Два или несколько активных периодов, чередующихся с периодами относительного покоя, составляют цикл периодов активности, после чего наступает период полного покоя.

Опыты показали, что во все сроки беременности с ампулярных и истмических частей яйцеводов крольчих отводились как волнообразные колебания (в периоды относительного покоя), так и пикообразные потенциалы действия (в периоды интенсивной активности).

Различные периоды биоэлектрической активности ампулярных и истмических частей правого и левого яйцеводов почти всегда имели одинаковую продолжительность. В первые дни беременности (до 7—8-го дня) периоды интенсивной активности продолжались 22—24 с, периоды относительного покоя — 11—12 с, периоды полного покоя — 20—24 с, цикл периодов активности — 68—74 с, если он состоял из двух периодов интенсивной активности и относительного покоя, или же 102—111 секунд, если состоял из трех периодов интенсивной активности и относительного покоя.

В первые дни беременности в периоды интенсивной активности как с ампулярных, так и истмических частей яйцеводов крольчих отводятся высокоамплитудные и частые пикообразные потенциалы действия.

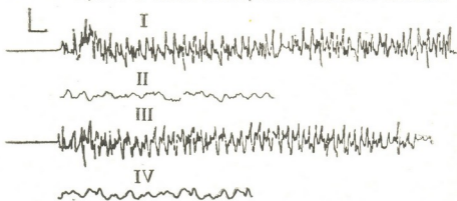


Рис. 1. СБА ампулярных частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в первые дни беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с. Здесь и на всех остальных рисунках II электрограмма является продолжением I, а IV—III

Амплитуда пикообразных биопотенциалов, отводимых в периоды интенсивной активности с ампулярных частей яйцеводов правой стoнoны, равняется 45—130 мкВ, частота — 4—5 колеб/с, а продолжительность 0,13—0,20 с. Следует отметить, что в большинстве случаев на электрограмме наблюдаются пиковые потенциалы с величиной пиков

110—130 мкВ (рис. 1, I). В периоды относительного покоя с этих же частей яйцеводов регистрировались медленные волнообразные биотоки с высотой амплитуды 20—35—40 мкВ, продолжительностью 0,52—2,74 с и частотой 10 колебаний в течение 12,5 с, т. е. в течение всего периода относительного покоя. В этот период электрической активности отводились также медленные колебания с амплитудой 5—10 мкВ и продолжительностью 0,066—0,13 с (рис. 1, II).

В первые дни беременности в период интенсивной активности с ампулярных частей яйцеводов левой стороны регистрировались пикообразные биотоки с амплитудой 100—140 мкВ, частотой 2—3 колеб/с и продолжительностью 0,066—0,13 с. Отмечались также единичные пикообразные токи действия с высотой пиков 60—70 мкВ (рис. 1, III). В периоды относительного покоя в эти же сроки беременности с ампулярных частей этих же яйцеводов отводились медленные потенциалы действия с величиной амплитуды 30—40 мкВ и продолжительностью 0,65—1,13 с. Частота медленных потенциалов действия равнялась 11—12 колебаниям в течение всего периода относительного покоя, т. е. в течение 11,5 с. На этом фоне наблюдались также волнообразные колебания с амплитудой 3—5 мкВ и продолжительностью 0,04—0,066 с (рис. 1, IV).

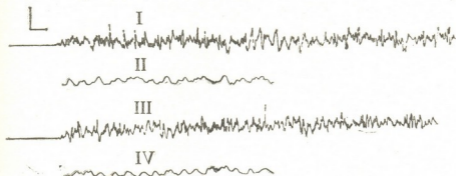


Рис. 2. СБА истмических частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в первые дни беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с

С истмических частей яйцеводов правой стороны в первые дни беременности в периоды интенсивной активности на электрограмме чаще регистрировались пиковые электрические импульсы с величиной пиков 55—65 мкВ. Нередко отмечались также пиковые колебания с амплитудой 100—110 мкВ и колебания с высотой пиков 10—20—30 мкВ. Эти потенциалы действия были частотой 4—5 колеб/с и продолжительностью 0,066—0,52 с (рис. 2, I). В периоды относительного покоя амплитуда медленных волнообразных электрических разрядов истмических частей этих яйцеводов равнялась 25—40 мкВ, продолжительность — 0,46—1,11 с, частота — 12 колебаниям в течение 12,5 с (т. е. всего периода относительного покоя). Отмечались и единичные волны с амплитудой 3—5 мкВ и продолжительностью 0,04—0,066 с (рис. 2, II).

При этом сроке беременности с истмических частей левосторонних яйцеводов в периоды интенсивной активности в большинстве случаев отводились быстрые потенциалы действия с амплитудой пиков 60—65 мкВ. Наблюдались также пиковые электрические разряды с амплитудой 20—35 мкВ. Частота быстрых потенциалов действия равнялась 3—4 колеб/с, а продолжительность — 0,13—0,33 с (рис. 2, III). В данном случае на электрограмме в периоды относительного покоя из этих частей яйцеводов регистрировались медленные потенциалы дей-

ствия с амплитудой 20—25 мкВ, продолжительностью 0,39—0,78 с и частотой 14—15 колебаний в течение всего периода относительного покоя (12,5 с). На фоне этих колебаний отмечались электрические импульсы высотой 3—5 мкВ и продолжительностью 0,04—0,066 с (рис. 2, IV).

В середине беременности (от 14 до 18-го дня), также как в первые дни, из всех частей яйцеводов крольчих отводились высокоамплитудные и частые потенциалы действия. В данном случае периоды интенсивной активности продолжались 21—24 с, периоды относительного покоя — 12—13 с, периоды полного покоя — 21—23 с. Цикл периодов активности продолжался 66—74 с, если он состоял из двух периодов интенсивной активности и относительного покоя, или же 99—111 с, если состоял из трех периодов интенсивной активности и относительного покоя. Быстрые потенциалы действия, отводимые с ампулярных частей яйцеводов правой стороны, с амплитудой 50—90—120—160 мкВ, частотой 3—5 колеб/с и продолжительностью 0,066—0,39 с и

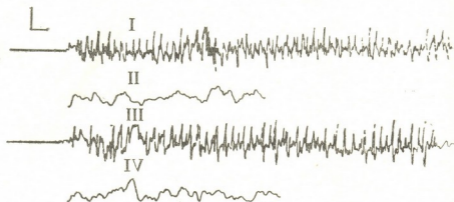


Рис. 3. СБА ампулярных частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в середине беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с

здесь возникали самостоятельно в периоды интенсивной активности или наблюдались на фоне медленных колебаний в периоды относительного покоя (рис. 3, I). В периоды относительного покоя при этом сроке беременности с ампулярных частей яйцеводов правой стороны регистрировались медленные потенциалы действия с амплитудой 40—70 мкВ, частотой 5—6 колебаний в течение всего периода электриче-

Таблица 1
Продолжительность периодов биоэлектрической активности в с

Период биоэлектрической активности	В первые дни беременности	В середине беременности	В последние дни беременности
Интенсивная активность	22—24	21—24	22—24
Относительный покой	11—12	12—13	10—12
Полный покой	20—24	21—23	19—22
Цикл периодов активности	68—74 или 102—111	66—74 или 99—111	64—72 или 96—108

ской активности (11,5 с) и продолжительностью от 0,52 до 1,75 с. Амплитуда некоторых волнообразных электрических разрядов, даваемых в этом периоде, равнялась 5—10 мкВ, а продолжительность 0,04—0,20 с.

Как видно из III электрограммы рис. 3, в середине беременности амплитуда пиковых потенциалов действия, отводимых с ампулярной части левого яйцевода, равняется 50—80—120—140—190—200 мкВ, частота 4—5 колеб/с, продолжительность — 0,066—0,26 с. В середине беременности в период относительного покоя с ампулярных частей левого яйцевода отводятся медленные волнообразные колебания с амплитудой 40—50 мкВ и продолжительностью 0,65—1,3 с. Они имеют частоту 10—11 колебаний в продолжении всего этого периода, т. е. в продолжении 12,5 с.

В периоды относительного покоя на электрограмме отмечаются также потенциалы действия с амплитудой 5—10 мкВ и продолжительностью 0,04—0,13 с (рис. 3, IV).

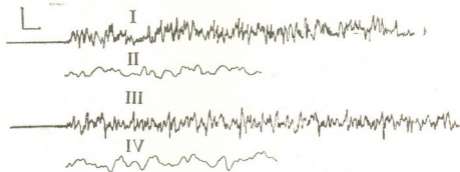


Рис. 4. СБА истмических частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в середине беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с

I электрограмма рис. 4 показывает, что быстрые пиковые колебания, которые сводятся в середине беременности с истмической части яйцевода правой стороны, в период интенсивной активности имеют амплитуду 20, 50, 70, 100 мкВ. Частота этих потенциалов действия равняется 3—4—5 колеб/с, а продолжительность — 0,066—0,26 с. При таком сроке беременности в период относительного покоя из этой части яйцевода на электросальпингограмме регистрируются медленные волнообразные электрические разряды с высотой амплитуды 30—40—55 мкВ, частотой 11—12 колебаний в течение всего периода относительного покоя (12 с) и продолжительностью 0,78—2,74 с. Наблюдаются и колебания с амплитудой 5, 7, 10 мкВ и продолжительностью 0,066—0,26 с (рис. 4, II).

С истмических частей левосторонних яйцеводов в середине беременности в периоды интенсивной активности отводятся быстрые пикообразные колебания, которые имеют амплитуду 20, 50, 70, 120, 150 мкВ, частотой 3, 4, 5 колеб/с и продолжительностью 0,066—0,39 с (рис. 4, III). При этом сроке беременности в периоды относительного покоя с истмических частей яйцеводов левой стороны на электрограмме регистрируются медленные волнообразные колебания, амплитуда которых равняется 35—70 мкВ, частота — 8—9 колебаниям в течение всего этого периода (12,5 с), а продолжительность — 0,52—2,6 с. В периоды относительного покоя на электрограмме отмечаются также потенциалы действия с величиной амплитуды 5, 20, 25 мкВ и продолжительностью 0,13—0,26 с (рис. 4, IV).

Срок беременности	Часть яйцевода	Быстрые
		Амплитуда (мкВ)
В первые дни беременности	Ампул. часть правого яйцевода	45—130
	Ампул. часть левого яйцевода	100—140
	Истмич. часть правого яйцевода	55—65
	Истмич. часть левого яйцевода	60—65
В середине беременности	Ампул. часть правого яйцевода	50—90 —130—160
	Ампул. часть левого яйцевода	50—80—120 —140—190 —200
В последние дни беременности	Истмич. часть правого яйцевода	20—50—70 —100
	Истмич. часть левого яйцевода	20—50—70— —120—150
В последние дни беременности	Ампул. часть правого яйцевода	60—160
	Ампул. часть левого яйцевода	70—175
	Истмич. часть правого яйцевода	15—145
	Истмич. часть левого яйцевода	15—95



электросальпингограммы

потенциалы действия		Медленные потенциалы действия		
Частота (колеб/с)	Продолжительность (с)	Амплитуда (мкВ)	Частота (колеб/с)	Продолжительность (с)
4—5	0,13—0,20	20—35—40	10	0,52—2,74
2—3	0,066—0,13	30—40	11—12	0,65—1,18
4—5	0,66—0,52	25—40	12	0,46—1,11
3—4	0,13—0,33	20—25	14—15	0,39—0,78
3—5	0,066—0,39	40—70	5—6	0,52—1,75
4—5	0,066—0,26	40—50	10—11	0,65—1,3
3—4—5	0,066—0,26	30—40—55	11—12	0,78—2,74
3—4—5	0,066—0,39	35—70	8—9	0,52—2,6
3—5	0,066—0,33	35—60	7—8	0,46—0,78
3—5	0,066—0,26	15—70	6—7	0,46—1,3
3—5	0,066—0,52	10—110	6—7	0,39—1,04
3—4	0,13—0,52	10—40	8—9	0,39—0,78

Биотоки, отводимые из яйцеводов в последние дни беременности (от 20 до 30—31-го дня), мало отличались от биотоков, отводимых в первые дни и середине беременности. В последние дни беременности периоды интенсивной активности продолжались 22—24 с, периоды относительного покоя — 10—12 с, периоды полного покоя — 19—22 с, цикл периодов активности — 64—72 с, если он состоял из двух периодов интенсивной активности и относительного покоя, или 96—108 с, если состоял из трех периодов интенсивной активности и относительного покоя (рис. 5, 6).

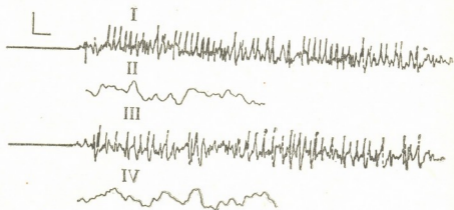


Рис. 5. СБА ампулярных частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в последние дни беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с

Как показывает I электрограмма рис. 5, амплитуда быстрых потенциалов действия, отводимых с ампулярной части яйцевода правой стороны в период интенсивной активности, равняется 60—160 мкВ, частота — 3—5 колеб/с, а продолжительность — 0,066—0,33 с. В период относительного покоя с указанной части того же яйцевода на электрограмме регистрируются медленные потенциалы действия с амплитудой

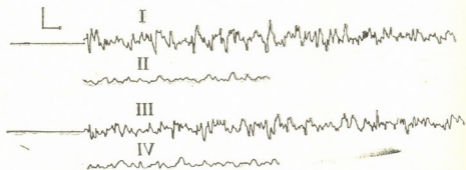


Рис. 6. СБА истмических частей правого (I и II) и левого (III и IV) яйцеводов в последние дни беременности. Калибровка: 100 мкВ, 1 с

35—60 мкВ, частотой 7—8 колебаний в течение всего периода относительного покоя (10,5 с) и продолжительностью 0,46—0,78 с (рис. 5, II). В этот период электрической активности на электрограмме наблюдаются также единичные медленные потенциалы действия с амплитудой 10—15 мкВ и продолжительностью 0,20—0,26 с.

Из III электрограммы рис. 5 видно, что в большинстве случаев в ампулярной части левого яйцевода в период интенсивной активности возникают пикообразные потенциалы действия с высотой амплитуды 70—175 мкВ. Наблюдаются также пиковые колебания с величиной пиков 20—45 мкВ. Частота быстрых потенциалов действия составляет 3—5 колеб/с. Быстрые потенциалы действия продолжаются 0,066—0,26 с. Из этой части того же яйцевода в период относительного покоя отводятся медленные волнообразные колебания с амплитудой 15—70 мкВ и продолжительностью 0,46—1,3 с, частота которых равняется 6—7 колебаниям в течение 12 с, т. е. в течение всего периода относительного покоя (рис. 5, IV). В этот период электрической активности отмечаются и колебания с амплитудой 7—10 мкВ и продолжительностью 0,066—0,13 с.

Как выясняется из I электрограммы рис. 6, в период интенсивной активности амплитуда регистрируемых из истмической части правого яйцевода пикообразных биотоков равна от 15 до 145 мкВ, а частота — 3—5 колеб/с. Эти потенциалы действия продолжаются 0,066—0,52 с. II электрограмма рис. 6 показывает, что в период относительного покоя из истмической части того же яйцевода отводятся медленные потенциалы действия, амплитуда которых колеблется от 10 до 140 мкВ, частота — от 6 до 7 колебаний в течение периода относительного покоя (11,5 с), а продолжительность — от 0,39 до 1,04 с. На этой электрограмме наблюдаются также единичные медленные потенциалы действия с амплитудой пиков от 5 до 20 мкВ и продолжительностью от 0,13 до 0,20 с.

Из III электрограммы рис. 6 видно, что в период интенсивной активности амплитуда отводимых из истмической части левого яйцевода быстрых потенциалов действия достигает от 15 до 95 мкВ. Частота этих потенциалов равняется 3—4 колеб/с, а длительность — 0,13—0,52 с. В период относительного покоя в этой же части яйцевода возникают медленные потенциалы действия с амплитудой 10—40 мкВ, продолжительностью 0,39—0,78 с и частотой 8—9 колебаний в течение всего этого периода, т. е. в течение 12,5 с (рис. 6, IV). На этом фоне отмечаются также электрические разряды с величиной амплитуды 10—40 мкВ и длительностью 0,13—0,26 с.

Анализируя проведенные опыты, мы приходим к заключению, что различные периоды биоэлектрической активности яйцеводов крольчих в разные сроки беременности имеют почти одинаковую продолжительность. Анализ показателей компонентов электросальпингограмм также показал, что биопотенциалы ампулярных и истмических частей правого и левого яйцеводов в разные сроки беременности мало отличаются друг от друга по амплитуде, частоте и продолжительности.

ЛИТЕРАТУРА

1. В и к ш р а й т и с Ч. Ю. Диагностика нарушенной функции яйцеводов у бесплодных женщин (Автореф. канд. дисс.), Вильнюс, 1960.
2. М а й з е л ь Е. П. В сб.: Вопросы акушерства и гинекологии, II, М., 1950, 79—80.
3. М е т р е в е л и Д. М. Сообщения АН СССР, 91, 3, 701—704, 1978.
4. О с я к и н а - Р о ж д е с т в е н с к а я А. И. К этиологии и патогенезу висматочной беременности (Автореф. докт. дисс.), Л., 1940.
5. D u g o f f R. Geburtsh. u. Gynäk, 1932, 91, 287—306.
6. C e l l a C., G e o r g e s c u I. Arch. Gynäk, 1938, 165, 36—37.
7. E r b H. Zur hormonalen Regulation der Tubernmotilität, Karger-Basel, New York, 1969.

ჯ. მებრევილი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

მწვავე ცდის პირობებში *in situ* ჩვენ შევისწავლეთ ბოცვერების კვერცხსავალთა ბიოელექტრული აქტივობა მაკობის დროს. ცდები ჩატარებულია სულ 44 ბოცვერზე მაკობის სხვადასხვა ვადაში. მაკობის 1-დან 8 დღემდე — 18 ბოცვერზე, 14-დან 18 დღემდე — 12 ბოცვერზე და 20-დან 30—31 დღემდე — 14 ბოცვერზე. ყველა შემთხვევაში ბიოდენები ერთდროულად გამოგვყავდა მარჯვენა და მარცხენა კვერცხსავლის ამპულარული ან ისთმური ნაწილებიდან. ბიოდენების რეგისტრაციას ვაწარმოებდით 16-არხიანი ელექტროენცეფალოგრაფით „ЭЭГУ 16—02“-ით.

როგორც ჩვენს მიერ ჩატარებულმა ცდებმა გვიჩვენეს, მაკობის ყველა ვადაში კვერცხსავალთა ამპულარული და ისთმური ნაწილებიდან გამოიყვანება მაღალი ამპლიტუდის ხშირი ბიოდენები. მარჯვენა და მარცხენა მხრის კვერცხსავლების სხვადასხვა ნაწილები ამჟღავნებენ თითქმის ერთნაირ ბიოელექტრულ აქტივობას.

SPONTANEOUS BIOELECTRICAL ACTIVITY OF FEMALE RABBIT OVIDUCTS DURING PREGNANCY

DJ. M. METREVELI

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

Summary

Spontaneous bioelectrical activity of female rabbit oviducts was studied during pregnancy in acute experiments *in situ*. The experiments were carried out totally in 44 female rabbits during various periods of pregnancy: 1 to 7—8 day pregnancy in 18 female rabbits; 14 to 18 day pregnancy in 12 rabbits and 20 to 30—31 day pregnancy in 14 rabbits. In all experiments biopotentials were recorded simultaneously from ampullar or isthmic parts of both left and right oviducts. Biopotentials were recorded on a 16-channel electroencephalograph „ЭЭГУ—16—02“ with DC amplifier with two recording electrodes (interelectrode distance 5—8 mm).

The experiments have shown that in all periods of pregnancy high-amplitude and frequent action potentials can be recorded from all parts of female oviducts of rabbit.

УДК 611.018.822.5

ГИСТОЛОГИЯ

СТАНОВЛЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ НЕЙРОНОВ И ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Е. Г. Мхендзе, Э. И. Дзамоева, И. К. Сванидзе

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

Поступила в редакцию 5.5.1978

Изучено становление и дифференциация нервных и глиальных клеток в зрительной, моторной и слуховой областях коры головного мозга новорожденных, 1, 3, 5, 7, 12, 15, 20 и 30-дневных котят. Установлено, что в ранние сроки постнатального онтогенеза происходит увеличение объема цитоплазмы и перераспределение хроматина, тогда как в более поздние сроки отмечается усложнение ультраструктурной организации цитоплазматических оргanelл. Сравнение процесса дифференцировки нервных и глиальных клеток в зрительной, двигательной и слуховой областях коры головного мозга не обнаружило специфических особенностей, характерных для какой-либо из исследуемых областей. Однако была отмечена преимущественная дифференциация как нейрональных, так и глиальных элементов в нижних слоях изученных отделов коры головного мозга.

Вопросам постнатального созревания ультраструктурной организации нейронов и глии посвящено большое количество работ [1, 3, 5, 10, 12, 15, 18, 19]. Однако существующие данные касаются какого-либо одного анализатора без сравнительного анализа с другими областями коры головного мозга, и особое внимание в этих работах уделяется становлению синаптического аппарата [2, 4, 9, 17]. Кроме того, исследования по становлению глиальных клеток в основном проведены в белом веществе мозга [8, 11, 13, 14, 20, 21, 22, 23], тогда как сведения относительно созревания нейроглии в коре головного мозга весьма малочисленны и выполнены на мелких животных (крысы) [7].

Целью настоящего исследования явилось изучение динамики процесса созревания нервных и глиальных клеток различных в функциональном отношении областей коры головного мозга кошки на разных стадиях постнатального онтогенеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследована ультраструктура нейронов и нейроглиальных клеток верхних и нижних слоев моторной (4 поле), зрительной (17 поле) и слуховой (22 поле) областей коры головного мозга новорожденных, 1, 3, 5, 7, 12, 15, 20 и 30-дневных котят. Головной мозг животных перфузировали 2,5%-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере в течение 15 мин. Кусочки изучаемых областей дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе четырехоксида осмия на фосфатном буфере в течение 2 ч.

Последующую обработку материала производили по общепринятой методике. Срезы просматривали в электронном микроскопе JEM-100 С.



Изучение полученного материала показало, что в коре новорожденных и однодневных котят (как в 17, так и в 4 и 22 поле) недифференцированные клеточные элементы образуют плотноупакованные группы. Эти клетки (рис. 1А) обычно имеют четко очерченные контуры

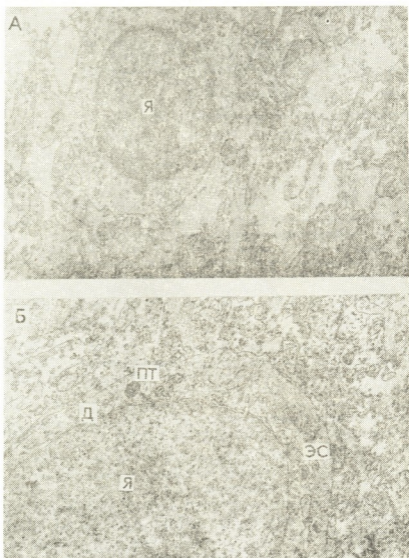


Рис. 1. А— новорожденный котенок: 17 поле, верхние слои, недифференцированная клетка. $\times 30000$; Б—3-дневный котенок: 22 поле, верхние слои; Нб—нейробласт, Я—ядро, ЭС—цистерны эндоплазматической сети, ПТ—плотные тела, Д—дивертикул ядерной мембраны. $\times 24000$

тела, относительно крупное ядро, окруженное узкой каемкой цитоплазмы. Последняя бедна органеллами и содержит единичные узкие цистерны эндоплазматической сети и пузырьки разных размеров. Клеточные тела отличаются друг от друга формой и электронной плот-

ностью ядра, что является одной из характерных черт матричных клеток нейробластов и спонгиобластов.

Наряду с недифференцированными клетками встречаются также нейробласты и спонгиобласты.

Нейробласты (рис. 1Б) имеют округлое большое ядро с четко очерченной ядерной мембраной, межмембранное пространство по всей окружности ядра различной ширины. Наружная мембрана ядра часто

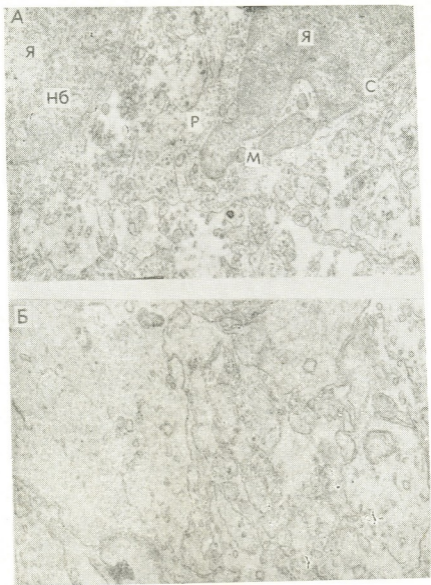


Рис. 2. А—Новорожденный котенок: 17 поле, нижние слои; С—спонгиобласт, НБ—нейробласт, Я—ядро, Р—рибосомы, М—митохондрии. $\times 18000$; Б—1-дневный котенок: 17 поле, нижние слои, нейропиле. $\times 45000$

образует выпячивания в виде дивертикул в цитоплазму, где наблюдаются в большем числе мелкие цистерны эллипсоидной или округ-

3. Серия биологическая, т. 5, № 6



лой формы. Цитоплазма этих клеток бедна органеллами; эндоплазматический ретикулум слабо развит и представлен в виде узких цистерн.

Ядра спонгиобластов (рис. 2А) угловатой, овально-удлиненной или причудливой формы. Хроматин в ядре распределен неравномерно. Электронная плотность ядра выше, чем в нейробластах. В цитоплазме наблюдаются редкие полиморфные цистерны эндоплазматического ретикулума, встречаются свободные рибосомы, иногда собранные в виде небольших розеток. Комплекс Гольджи сформирован и в некоторых клетках представлен несколькими участками. Митохондрии малочисленны.

Нейропилль новорожденных и однодневных котят плохо развит, межклеточные пространства широкие (рис. 2Б). Чаще наблюдаются хрупкие дендритные стволы со светлым матриксом, дендритные трубочки представлены скудно, мелкие митохондрии располагаются по периферии отростков. Встречаются также более мелкие отростки, прорастающие в широкие межклеточные пространства нейропиля.

При сравнении клеток поверхностных и глубоких слоев моторной, зрительной и слуховой областей коры в целом отмечается идентичность ультраструктурной организации нейробластов и глииобластов. Однако в глубоких слоях отмечается тенденция образования клетками небольших группировок. Нейробласты имеют более обильную цитоплазму, сконцентрированную на одном полюсе клетки, где и локализована большая часть органелл.

У 3-, 5- и 7-дневных котят созревание нейробластов ведет к увеличению объема цитоплазмы и гомогенизированию ядерного хроматина. Количество свободно расположенных и связанных с мембранным компонентом эндоплазматического ретикулума рибосом значительно увеличивается. Комплекс Гольджи располагается около ядра и состоит из многочисленных мелких, овально-круглых и удлиненных цистерн.

Следует отметить, что в данные сроки обнаруживается большая вариабельность в клеточном составе как поверхностных, так и глубоких слоев коры. В частности, наряду с недифференцированными клетками, нейробластами и спонгиобластами появляются астробласты, олигодендробласты и относительно дифференцированные нейроны.

Астробласты (рис. 3А) имеют ядро овально-удлиненной или несколько угловатой формы. Хроматин распределен равномерно, однако в некоторых клетках отмечается скопление ядерного хроматина на периферии ядра. В отличие от спонгиобластов у астробласта эндоплазматический ретикулум развит лучше и состоит из полиморфных цистерн. Свободные рибосомы представлены в виде одиночных гранул и розеток. В цитоплазме астробластов наблюдается большое число зерен гликогена. Обращает на себя внимание обилие мелких везикул.

По сравнению с новорожденными и однодневными котятами отростки астробластов как в нейропиле, так и контактирующие с капиллярами представлены в большем количестве. Они различной формы и величины, содержат митохондрии, мелкие везикулы и большое число зерен гликогена.

Олигодендробласты (рис. 3Б) имеют ядро округло-овальной формы, окруженное узкой каемкой цитоплазмы. Хроматин распределен неравномерно. Эндоплазматическая сеть представлена уплощенными и расширенными цистернами, много свободных рибосом в виде полисом.

Следует отметить, что на ранних стадиях развития нейроглиальные клетки располагаются свободно вне связи с нейробластами. По мере созревания нейронов (на 5—7 день) начинают появляться клетка-сателлиты. Как правило, они обнаруживаются у более или менее сформированных нейронов.

У 12—15 дневных котят в исследуемых областях коры отмечаются характерные ультраструктурные сдвиги в цитоплазме нейрональных элементов. Объем цитоплазмы дифференцирующихся нейронов значительно увеличивается. Эндоглазматическая сеть развита хорошо, ее цистерны расширены, извилисты, мембраны усыпаны многочисленными рибосомами. Количество рибосомальных розеток, равно как свободно расположенных рибосом, резко увеличено. Комплекс Гольджи

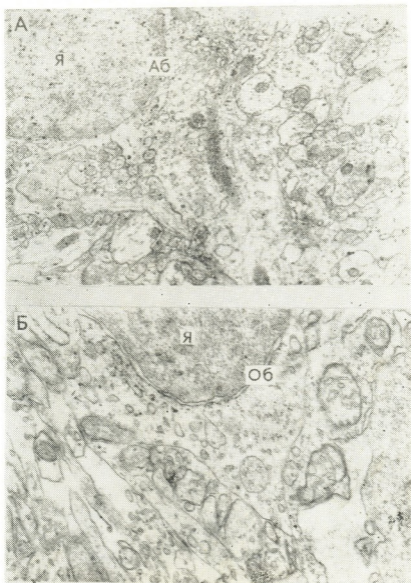


Рис. 3. А—5-дневный котенок: 4 поле, нижние слои, астробласт (Аб) · × 45000; Б—7-дневный котенок: 17 поле, нижние слои, олигодендробласт (Об) · × 30000

хорошо развит и представлен в виде многочисленных продольных и округлых цистерн (рис. 4А). Митохондрии продолговатой формы с плотным матриксом и упорядоченными кристами. Нервные клетки огра-

дене друг от друга развивающимися элементами нейрона, Объем межклеточного пространства уменьшен. Дендритные отростки — вращивной величины и характеризуются наличием микротрубочек. Аксоны в инициальной части содержат большое количество внутриклеточных органелл.

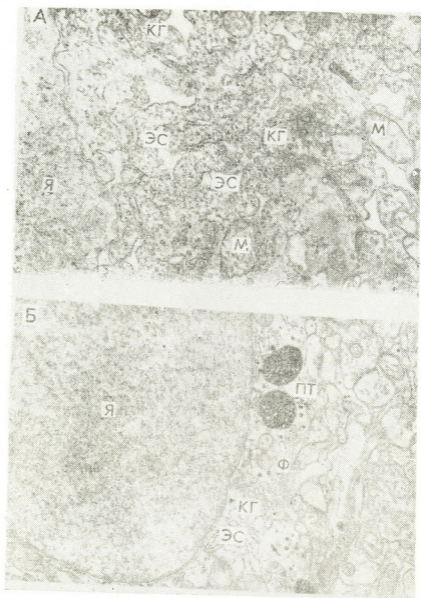


Рис. 4. А—12-дневный котенок: 4 поле, верхние слои, участок цитоплазмы нейрона; Я—ядро, ЭС—цистерны эндоплазматической сети, КГ—комплекс Гольджи, Р—рибосомы, ПТ—плотные тела, М—митохондрии. $\times 45000$; Б—месячный котенок: нижние слои, астроцит; Я—ядро, ЭС—цистерны эндоплазматической сети, КГ—комплекс Гольджи, ГК—частицы гликогена, Ф—глиофибриллы

На этих этапах постнатального развития коры головного мозга отмечается большая переменность форм глиальных клеток. Могут быть

обнаружены молодые формы, а также зрелые астроциты и олигодендроциты. Однако следует подчеркнуть, что дифференцированные глиальные клетки чаще встречаются в нижних слоях коры.

На более поздних этапах постнатального онтогенеза (20-дневный котенок) наряду с большим числом зрелых нейронов можно видеть отдельные нейробласты (рис. 5Б).

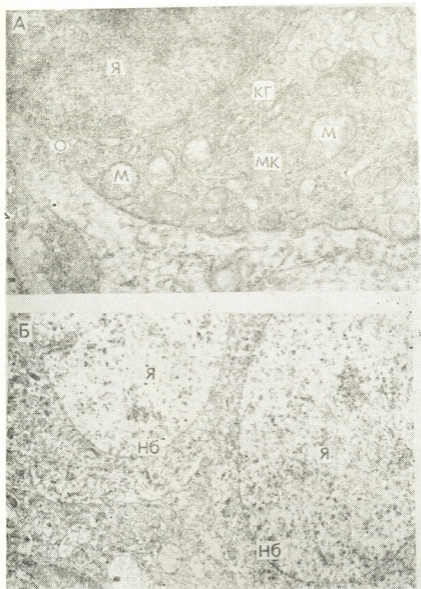


Рис. 5. А— 20-дневный котенок: 4 поле, нижние слои; О — олигодендроцит, Я— ядро, ЭС— цистерны эндоплазматической сети, ПТ— пластинчатые тела, КГ— комплекс Гольджи, МК— микротрубочки, $\times 48000$. Б— месячный котенок: 17 поле, верхние слои, нейробласты (НБ) $\times 12000$

Для дифференциальных нейронов характерно небольшое овальное ядро с гомогенным хроматином. Ядерная мембрана четко выражена.

Межмембранное пространство имеет одинаковую ширину по окружности ядра.

Цитоплазма обильна и содержит большое число внутриклеточных органелл. Комплекс Гольджи хорошо развит и состоит из многих длинных округлых и длинных цистерн, расположенных как в перинуклеарной, так и в периферической зоне цитоплазмы нейрона. Эндоплазматический ретикулум представлен удлиненными цистернами, с плотно расположенными рибосомами на поверхности мембран. Свободные рибосомы разбросаны в виде полисом и розеток в цитоплазме нейрона. Митохондрии овально-удлиненной формы с регулярными кристами.

У 30-дневных котят в исследуемых областях коры головного мозга как в верхних, так и нижних слоях астробласты и олигодендроциты наблюдаются значительно реже. Макроглия представлена в основном зрелыми астроцитами и олигодендроцитами (рис. 4Б, 5А).

Не останавливаясь на детальном описании ультраструктурной организации этих клеток, можно отметить, что в цитоплазме астроцитов наблюдается большое количество гликогена, беспорядочно распределенного в перикарионе и в отростках. При этом количество частиц гликогена в различных клетках колеблется в широких пределах. В некоторых астроцитах наблюдаются тонкие фибриллы, образующие параллельные пучки различной толщины и длины (рис. 4Б), тогда как основная масса астроцитов лишена их.

В телах олигодендроцитов характерно наличие большого числа микротрубочек, расположенных по всей цитоплазме равномерно.

У 30-дневных котят отмечаются единичные малодифференцированные глиальные клетки, которые нами не были идентифицированы и отнесены к какому-либо типу клеток.

Представленный материал дает возможность заключить, что созревание нейронов и клеток нейроглии в моторной, слуховой и зрительной областях коры совпадает во времени.

Следует отметить, что на всех стадиях постнатального развития в изученных областях коры отмечалось преимущественное изменение эндоплазматического ретикулума, которое достигало максимальной выраженности к 12—15 дню, что, по-видимому, является отражением высокого уровня синтетических процессов, происходящих в клетке. Наши данные согласуются с исследованиями других авторов [6, 24], указывающих на наличие развитого шероховатого ретикулума с большим количеством рибосом уже на 9 день и в течение всей второй недели.

При послыжном анализе дифференциации клеточных тел в различных областях коры головного мозга стало очевидным, что становление и последующая дифференцировка нервных и глиальных элементов имеет идентичный характер, однако происходит неодновременно: клеточные популяции в нижних слоях созревают раньше, чем в верхних.

В противоположность данным Овчарова [16] было установлено, что процесс дифференцировки полностью не заканчивается к одному месяцу, так как наряду с вполне дифференцированными глиальными и нервными клетками наблюдаются незрелые формы. Подтверждением этого факта является также наличие в нейропиле светлых, так называемых выхолощенных дендритных профилей, которые, по-видимому, являются отростками малодифференцированных клеток.



1. Поляков Г. И. Развитие центральной нервной системы, «Медицина», М. 1969.
2. Приймак, Э. Х., Ханаш Ф. Онтогенез, 2, 3, 246—252, 1971.
3. Яковлева Н. И. Арх. анат., 64, 2, 29—38, 1973.
4. Adinolfi A. M. Exp. Neurol., 34, 3, 372—383, 1972.
5. Altman J. J. Exp. Neurol., 16, 3, 263—373 1966.
6. Caley D. W., Maxwell D. S. J. Comp. Neurol., 133, 1, 17—74, 1968.
7. Caley D. W., Maxwell D. S. J. Comp. Neurol., 133, 1, 45—70, 1968.
8. Hirose G., Bass N. H. J. Comp. Neurol., 152, 2, 201—210, 1973.
9. Jones L. G. Phil. Trans. Roy Soc. London, 257, 1—11, 1970.
10. Kobajashi T., Inman O. R., Buno W., Himwich H. Progress in Brain Research, 9, 87—88, 1964.
11. Kozik M. B. Folia histochem. cytochem., 14, 2, 99—105, 1976.
12. Lavelle A. Progress in Brain Research, 9, 93—96, 1964.
13. Lung E. A. Anat. Rec., 169, 2, 368, 1971.
14. Lung E. A. J. Anat., 121, 1, 29—45, 1976.
15. Noback C. R., Purpura D. P. J. Comp. Neurol., 117, 3, 291—301, 1961.
16. Ovcharov V. A. Докл. Болг. АН, 23, 3, 419—423, 1974.
17. Purpura D. P. Ann. N. Y. Acad. Sci., 94, 604—654., 1961.
18. Ramsey H. Anat. Rec., 138, 134—333, 1961.
19. Scheibel M., Scheibel A. Progress in Brain Research, 9, 6—25., 1964.
20. Stensaas L. J. Cell and Tissue Res., 158, 4, 517—519, 1975.
21. Sturrock R. P. J. Anat., 117, 1, 37—53, 1974.
22. Vaughn Y. Z. Zellforsch., 94, 293—324, 1969.
23. Vaughn Y., Peiers A. Ann. J. Anat., 121, 1, 131—152, 1975.
24. Voeller K., Pappas G. D., Purpura D. P. Exp. Neurol., 7, 2, 107—130, 1963.

კატის თავის ტვინის ქერქის ნეირონებისა და გლიური უჯრედების ულტრასტრუქტურა კოსტანტალური ონტოგენეზის სხვადასხვა ეტაპზე

მ. მიმიძე, მ. ქაშოვიძე, ი. სპანიძე

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

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილ იქნა ახალშობილ, 1, 3, 5, 7, 12, 15, 20 და 30-დღიანი კნუტების თავის ტვინის მხედველობის, სმენისა და მოტორული ქერქის ზედა და ქვედა შრეების ნეირონებისა და გლიური უჯრედების ულტრასტრუქტურა.

გამოირკვა, რომ ქერქის შესწავლილ უბნებში ნერვული და გლიური უჯრედების ნატიფი სტრუქტურების ჩამოყალიბება და შემდგომი სრულყოფა იდენტურია, მაგრამ უჯრედთა მომწიფება ქერქის ქვედა შრეებში განვითარების უფრო ადრეულ სტადიებში ხდება, ვიდრე ზედა შრეებში.

პოსტნატალური ონტოგენეზის ადრეულ პერიოდში აღინიშნება ბირთვის ქრომატინის გადანაწილება და ციტოპლაზმის მოცულობის მატება, ხოლო შედარებით გვიან სტადიებში — ციტოპლაზმის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაციის სრულყოფა.

FORMATION OF ULTRASTRUCTURE OF NEURAL AND GLIAL CELLS
OF THE CAT CEREBRAL CORTEX IN POSTNATAL ONTOGENESIS

135320
202409033

E. G. MKHEIDZE, E. I. DZAMOEVA, I. K. SVANIDZE

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

Summary

The ultrastructure of neural and glial cells was studied in the upper and lower layers of visual, motor and auditory areas of the cerebral cortex in newborn, 1, 3, 5, 6, 12, 20 and 30 day old kittens.

Formation of fine structure of neural and glial cells and their further maturation appeared to be identical in the studied cortical areas. Yet the maturation of cells took place earlier in the lower layers than in the upper ones.

In early postnatal ontogenesis redistribution of the nuclear chromatin and the enlargement of cytoplasm were observed, while at later stages the ultrastructural organization of cytoplasm attained completion.

О ЗНАЧЕНИИ БАЗОФИЛЬНОЙ ЛИНИИ СУСТАВНОГО ХРЯЩА В ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ДИАГНОСТИКЕ СТАРЧЕСКИХ И АРТРОТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Л. Р. Гонгадзе, А. Г. Гиоргадзе

НИИ травматологии и ортопедии Минздрава ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 7.6.1978

Морфогистохимическими методами изучены дистрофическо-деструктивные изменения суставного хряща людей и животных в процессе физиологического старения и при деформирующем артрозе. Установлено, что в каждом указанном случае имеется специфические изменения межфазной структуры, так называемой базофильной линии, что в процессе физиологического старения обуславливает поддержание более или менее нормального тканевого питания между хрящем и костью, а при деформирующем артрозе приводит к резким нарушениям метаболизма и межтканевых взаимоотношений. Выявленные специфические изменения межфазной структуры указывают на разный генез дистрофическо-деструктивных процессов при физиологическом старении и деформирующем артрозе, что имеет большую диагностическую ценность.

Суставной хрящ, как и все другие ткани организма, подчиняется общим законам старения, что, в первую очередь, наряду с нарушением в нем метаболизма выявляется в дегенеративно-дистрофических изменениях его структуры и в снижении функции сустава [1, 3, 4, 5].

Однако изменения схожего характера, ведущие к резкому снижению, а порой и полному выпадению функции сустава, развиваются и при деформирующем артрозе. В большом количестве случаев эти изменения накладываются на старческие изменения суставов. Между тем симптомокомплекс патологических изменений при этом тяжелом, патогенетически еще не выясненном заболевании, особенно на ранних его стадиях, не только клинико-рентгенологически, но и анатомо-морфологически трудно разграничить от старческих изменений, что создает большую диагностическую трудность.

В исследованиях, проведенных нами ранее в этом направлении, были выявлены некоторые морфогистохимические критерии, позволяющие разграничить старческие изменения от артротических [2].

Настоящая работа посвящается изучению микроструктуры так называемой базофильной линии с целью использовать его морфогистохимические признаки в дифференциальной диагностике старческих и артротических изменений.

МЕТОДИКА

Исследованы суставные хрящи животных разного возраста (белые крысы и кролики — 100 случаев), а также секционный (50 случаев) и операционный (50 случаев) материал. Материал обрабатывался гистологическими и гистохимическими методами исследования.

Ступенчато-серийные срезы окрашивались гематоксилин-эозином и пикрофуксином по ван Гизону. Кислые мукополисахариды выявлялись толлуидиновым синим при разных значениях pH, нейтральные мукополисахариды и гликоген — шиф-периодатом по Мак-Манусу, соли кальция — по Косса и Эреса, фосфомоноэстеразы — по Гомори. Импрегнация срезов производилась по Футу. Соответственно ставились все необходимые аналитические и ферментативные реакции. Измерение микроструктур производили окулярмикрометром с предварительным вычислением его деления по делению объективометра.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение материала показало, что в молодом возрасте при спокойной гистологической картине сустава базофильная линия представляет собой тонкую (2—4 мк у животных, 10—12 мк у людей), фибриллярного типа структуру, расположенную у хряще-костной границы и ограничивающую гиалиновый суставной хрящ от кальцифицированной зоны хряща (рис. 1).



Рис. 1. Базофильная линия в суставном хряще головки бедренной кости мужчины 40 лет. Окраска гематоксилин-эозином. $\times 56$



Рис. 2. Базофильная линия в суставном хряще головки бедра кролика 2 лет. Окраска гематоксилин-эозином. $\times 56$

У изученных животных, в связи с большим размером зоны кальцифицированного хряща (по сравнению с человеком), расположение базофильной линии намного выше и суставной хрящ местами разделен ею на равные части. Базофильная линия во всех случаях довольно прямолинейна и в каждом отдельном случае более или менее одинаковой толщины (рис. 2).

Базофильная линия дает положительную реакцию на кислые мукополисахариды (обусловленную наличием в ней хондритинсульфатов) и на кальциевые соли. У неполовозрелых особей она отсутствует и в молодом возрасте выявляется тем интенсивнее, чем взрослее индивид. Базофильная линия шик-негативна. Отрицательна реакция и по Гомори. Реакция по Футу положительна примерно до одной трети толщины линии и четко дифференцируется по всему длиннику хряще-костной границы.

В процессе старения базофильная линия теряет прямолинейность и характеризуется извилистым ходом, образуя при этом узур и уг-

дубления, к которым примыкают интенсивно окрашенные изогенные группы хрящевых клеток.

Нередко наблюдается раздвоение линии (рис. 3), реже распад ее на более многочисленные нити. Местами возможны незначительные (до 20—25 мк) утолщения. Лишь при выраженном старческом остеопорозе вслед за рассасыванием субхондральной кости наблюдается рассасывание и участков базофильной линии. В подобных случаях гиалиновый суставной хрящ непосредственно граничит с межкостным пространством и элементы костного мозга непосредственно соприкасаются с хрящевой тканью. Однако рассасывание отдельных участков, так-

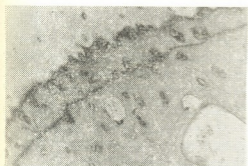


Рис. 3. Раздвоение базофильной линии в головке бедра женщины 73 лет. Окраска гематоксилин-эозином. $\times 56$

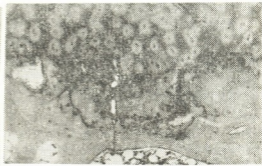


Рис. 4. Микроперелом в области субхондральной кости охватывает и кальцифицированную зону хряща. Базофильная линия, распадаясь на волоконца, окаймляет поврежденный участок (головка бедра женщины 78 лет). Окраска гематоксилин-эозином. $\times 56$

же как и микротравмы в области хряще-костной границы, наблюдаемые иногда в старческом возрасте (рис. 4), не вызывают реактивных изменений со стороны кости и хряща, мало нарушают в данном возрасте метаболизм и никогда не приводят к резким дистрофическо-деструктивным изменениям ткани. В области травмы базофильная линия распадается на несколько волоконцев и, не теряя структурной целостности, окаймляет поврежденный участок хряща и кости. Процесс блокируется на месте и хрящевая ткань остается строго отграниченной от подлежащих тканей.

С возрастом изменяется гистохимическая характеристика базофильной линии, что в первую очередь выражается в снижении концентрации хондроитинсульфатов и их перераспределении в пользу кератосульфата (реакция не снижается и после обработки препаратов тестикулярной гиалуронидазой). В старческом возрасте нарушается распределение солей кальция, которые часто выявляются в виде очаговых скоплений мелких зерен.

Шик-негативность, характерная для молодого возраста, в старческом сменяется слабой позитивностью. По-видимому, эта реакция обусловлена не только появлением нейтральных мукополисахаридов, что подтверждается ацетилированием, но и наличием кератосульфата, на шик-позитивность которого указывают и другие авторы. Реакция по Футу становится более интенсивной, положительна и реакция на щелочную фосфатазу по Гомори.

При деформирующем артрозе структурные изменения базофильной линии характеризуются пестротой картины. Наиболее часто ба-

зофильная линия представлена сильно утолщенными (до 50 мк) обрывками, часто стдельными, разволокненными на множество фрагментами, реже фрагменты линии имеют более или менее нормальное строение, но характеризуются размытыми и расплывчатыми контурами. Наиболее характерным для деформирующего артроза признаком, встречающимся почти без исключения, является распад и исчезновение базофильной линии на обширных участках, сопровождающиеся бурной реакцией.

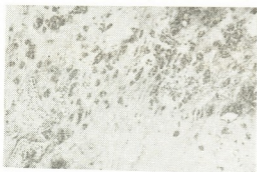


Рис. 5. Замещение базофильной линии метаплазированной тканью, состоящей из клеток на разной стадии дифференциации (головка бедра женщины 70 лет). Окраска толлуидиновым синим. $\times 56$

В таких участках граница между хрящем и костью стерта и замещена метаплазированной тканью, состоящей из клеток на разной стадии дифференциации (рис. 5). Околокостные участки, а нередко и более глубокие слои хряща, пронизаны сосудами и элементами костного мозга, проникающими через разрушенную хряще-костную границу. Наблюдаемая в подобных случаях реактивация остео- и хондрогенеза приводит к склеротическому утолщению отдельных субхондральных участков, а прорастание хряща сосудами

и элементами костного мозга — к усилению резорбции и оссификации резорбированных участков.

В сохранившихся обрывках базофильной линии гистохимические изменения небольшие, но более значительные, чем таковые в старческих суставах. При деформирующем артрозе, обрывки базофильной линии по составу хондроитинсульфатов близки к норме. Следовательно, утолщенные участки базофильной линии отличаются от нормы только преобладанием количественных показателей. Реакции по Косса и Эреса значительно усилены. Реакция по Гомори на кислую фосфатазу — отрицательна или слабо положительна, на щелочную фосфатазу — резко положительна. Резко увеличена шик-позитивная окраска, обусловленная в основном увеличением содержания нейтральных мукополисахаридов. Интенсивная реакция по Футу в базальной части хряща затрудняет ее идентификацию по этому методу.

Таким образом, изучение материала показало, что изменения базофильной линии при дистрофическо-деструктивных процессах в старческих и артрогически пораженных суставах не однозначны и носят специфический характер. Своеобразная химическая перестройка базофильной линии в старости обеспечивает сохранность структуры в течение всего периода физиологического старения, что, по-видимому, является гарантией поддержания типичного метаболизма и нормальных межтканевых взаимоотношений между хрящем и костью. Структурные изменения же при деформирующем артрозе всегда сопровождаются ее распадом и исчезновением на больших участках, способствуют прорастанию в толщу хряща кровеносных сосудов и элементов костного мозга, резорбирующих и разрушающих его. Одновременно смещение границы и нарушение нормального метаболизма приводят к активации пролиферативных процессов и ко всем тем по-

სледствиям морфофункциональных изменений, которые характеризуют деформирующий артроз.

Проведенное исследование дает право использовать базофильную линию в дифференциальной диагностике дистрофическо-деструктивных изменений при деформирующем артрозе и в процессе старения и считать, что дальнейшее всестороннее ее изучение будет иметь большое значение в деле профилактики преждевременного старения и лечения деформирующего артроза.

ლიტერატურა

1. Гонгадзе Л. Р. Арх. анат., гист. и эмбр., 7, 99—103, 1974.
2. Гонгадзе Л. Р., Накашидзе Д. К. Актуальные вопросы геронтологии и гериатрии (Mat. I респ. конф.), «Мецნიერება», Тбилиси, 1975, 236.
3. Подрушник Е. М. В сб.: Основы геронтологии, «Медицина», М., 1969, 452—465.
4. Benhaman J. D., Ludowieg J. J., Anderson C. E. Clin. Biochem., 2, 461, 1969.
5. Silberberg M., Silberberg R. In Bourne G. H.: Structural Aspects of Ageing, 85, 1, Pitman edit., Londres, 1951.

სასახსრე ხრტილის ბაზოფილური ხაზის მნიშვნელობის შესახებ ართროზულ და მოხუცებულობის პროცესთა დიფერენციალურ დიაგნოსტიკაში

ლ. ლონაძე, ა. გიორგაძე

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ტრავმატოლოგიისა და ორთოპედიათა სამეცნიერო კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა სასახსრე ხრტილის დისტროფიულ-დესტრუქციული ცვლილებები ფიზიოლოგიური სიბერისა და დეფორმაციის გამომწვევი ართროზის დროს, ადამიანსა და ცხოველებზე. გამოვლენილია ფაზათაშორისი სტრუქტურის ე. წ. ბაზოფილური ხაზის სპეციფიკური ცვლილებები, რომლებიც ფიზიოლოგიური დაბერების პროცესში ძვალსა და ხრტილს შორის ნორმალურ ნივთიერებათა ცვლას განაპირობებენ. ართროზის დროს ადგილი აქვს ბაზოფილური ხაზის სტრუქტურისა და ქიმიზმის დამახასიათებელ დარღვევებს, რომლებიც იწვევენ მეტაბოლიზმისა და ქსოვილთა შორის ურთიერთობის მნიშვნელოვან შეცვლას.

ჩვენს მიერ გამოვლენილი სტრუქტურული ცვლილებები მოწმობენ იმას, რომ დისტროფიულ-დესტრუქციული პროცესები სიბერეში და დეფორმაციის გამომწვევი ართროზის დროს სხვადასხვა წარმოშობისაა და ამ ცვლილებების შესწავლას გარკვეული დიაგნოსტიკური მნიშვნელობა ენიჭება.

ON THE IMPORTANCE OF BASOPHILIC LINE OF JOINT CARTILAGE
IN THE DIFFERENTIAL DIAGNOSTICS OF SENILE AND ARTHROTIC PROCESSES



I. R. GONGADZE, A. G. CIORGADZE

Institute of Traumatology and Orthopedics,
Georgian Ministry of Health, Tbilisi, USSR

Summary

Dystrophic-destructive modifications of joints in the process of physiological aging and in deforming arthrosis have been studied histologically and histochemically on the human and animal material. It has been demonstrated that each separate case has specific modifications of the interphase structure of the so-called basophilic line, which maintain a more or less normal exchange between the bone and the cartilage in the process of physiological aging while they result in marked disturbances of the metabolism and intertissue relations in deforming arthroses. The revealed specific changes of the interphase structure point to a different course of dystrophic-destructive processes in physiological aging and deforming arthroses and have a great diagnostic value.

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВЕЩЕСТВА С $R_f = 0,25$, ОБЛАДАЮЩЕГО АЦЕТИЛХОЛИНОПОДОБНОЙ АКТИВНОСТЬЮ*

К. С. Ахведиани

Тбилисский государственный университет

Поступила в редакцию 23.7.1979

Синтезированный химическим и ферментативным путем ацетилфосфорилхолин (АФХ) обладает АХ-подобным физиологическим действием, особенно сильным в отношении сердца лягушки; имеет $R_f = 0,25$ в растворителе и-бутанол-этанол-уксусная кислота-вода (8:2:1:3) и образует ацетилгидрокамат с гидроксиламином в слабокислой среде.

Во всех отделах мозга, его синаптической фракции и селезенке было обнаружено вещество, имеющее такие же свойства. Оно содержит в эквимолярных количествах ацетиловую группу и ФХ, который идентифицирован по соотношению P:N=1:1, образованию ортофосфата и холина при гидролизе в жестких условиях и электроподвижности. Этими свойствами могут обладать АФХ и диацетил — P¹, P²-дихолинпирофосфат. Нулевая электроподвижность при pH—6-8 доказывает идентичность обнаруженного нами вещества с АФХ.

АФХ удовлетворяет всем биохимическим критериям медиатора возбуждения, и, во всей вероятности, в клетках содержатся цвиттероны и других ацил-ФХ, которые могут являться ацилирующими агентами и (или) переносчиками ацилов через биомембраны.

Принятым в настоящее время критериям нейротрансмиттера в наибольшей степени удовлетворяет ацетилхолин (АХ). Поиск других медиаторов возбуждения, которые в такой же степени удовлетворяли бы всем критериям, остаются пока что безрезультатными.

В 1943 г. Нахмансон и Мачадо [13] высказали предположение, что предшественником АХ может являться фосфорилхолин (ФХ). В 1951 г. П. А. Кометиани показал, что при ферментативном ацелировании ФХ образуется вещество, которое вызывает, подобно АХ, сокращение прямой брюшной мышцы лягушки [9]. Затем Берри и Штоц [10] подтвердили, что в аналогичных условиях образуется вещество, которое, подобно АХ, определяется методом Хестрина. Однако активность ферментного препарата — ацетонового порошка (АП) в этих опытах была выше, чем в опытах П. А. Кометиани. Наши эксперименты подтвердили, что в продукте ферментативного ацелирования химически определяется ацетила больше, чем это соответствует количеству АХ, найденному биотестированием. Учитывая, что образование АХ из ФХ подразумевает разрыв весьма прочной связи между остатками холина и фосфорной кислоты, мы предположили следующее объяснение обнаруженного несоответствия: из ФХ образуется ацетилфосфорилхолин (АФХ), который обладает меньшей биоактивностью в отношении прямой мышцы лягушки, чем АХ и, подобно ему, образует ацетилгидрокамат.

Пространственная модель АФХ (набор «Эугон», Венгрия) показала, что он может принять конфигурации, соответствующие АХ-рецепто-

* Статья публикуется посмертно



рам как N-, так и M-типа. На рис. 1 приведена проекция модели АФХ: в плоскости схемы лежат атомы углерода (3) и (4), азот (1) и (2), выше же группа P=O (5) и CH₂(2). При вращении вокруг связи C(1)—C(2) атом азота может принять любое положение на окружности, изображенной пунктиром, в том числе и в точности соответствующее молекуле АХ.

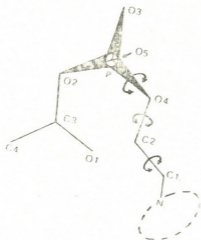


Рис. 1. Проекция модели ацетилфосфорилхолина

Поскольку ангидридная связь CO—O—PO должна обладать высокой реакционной способностью, следует полагать, что АФХ будет скорее ацетилировать АХ-гидролазы, чем образовывать с ними непродуктивное соединение. Следовательно, это вещество не должно обладать антихолинэстеразной активностью.

Эти соображения обосновали попытку химического синтеза АФХ. Действительно, синтезированный нами АФХ образовывал при pH 3,8 с NH₂OH·HCl ацетилгидроксамат и обладал АХ-подобным действием на прямой брюшной мышце [4] и на сердце лягушки [5]. В последнем случае его активность превосходила активность АХ при одинаковой скорости возвращения к исходной амплитуде сокращения, что указывает на способность АФХ гидролизиться ферментами.

Затем было показано, что в присутствии АП мозга крыс из Ац-КоА и ФХ также образуется АФХ, но не АХ [6].

Поскольку в АП обнаружился АФХ-синтезирующий фермент, а его субстраты находятся в любой клетке, мы попытались обнаружить АФХ в мозге [3] и селезенке [1], используя то обстоятельство, что в растворителе БЭУВ: н-бутанол-этанол-уксусная кислота-вода (8:2:1:3) происходит четкое разделение ФХ, АФХ и АХ ($R_f = 0,15, 0,25$ и $0,46$ соответственно). Действительно, на хроматограммах участки, соответствующие $R_f = 0,25$ проявляли АХ-подобную активность и образовывали ацетилгидроксамат. В дальнейшем было показано, что это АХ-подобное вещество находится во всех отделах головного мозга и полученной из него фракции синапсом [2]. При инкубировании срезов головного мозга по Манну [12] также накапливается вещество с $R_f = 0,25$ [6].

В работе [8] показано, что в веществе с $R_f = 0,25$ не обнаружены сера, гидроксильная и карбоксильная группы, а соотношение Ац:P:N близко к 1:1:1. После гидролиза элюата зоны $R_f = 0,25$ при комнатной температуре и хроматографии на бумаге пятно с $R_f = 0,25$ не обнаруживается, зато появляется новое — с $R_f = 0,15$, соответствующее ФХ. Элюат этой зоны содержит азот и фосфор в соотношении 1:1, что указывает на отсутствие в нем P- или N-содержащих примесей. Вещество с $R_f = 0,15$, в жестких условиях гидролизует на ортофосфат и холин и по электрофоретической подвижности не отличается от ФХ [7].

Эти данные доказывают, что вещество с $R_f = 0,25$ может быть либо АФХ, либо диацетильным производным P¹, P²-дихолинпирофосфата, образование которого (по реакции Корана [11]) нельзя исключить. Выбор между ними может быть однозначно проведен по электрофоретической подвижности.



Выделение АФХ. Кору головного мозга кошек и белых крыс подвергли гомогенизации в 10-кратном объеме раствора прозерина (17 мг на 100 мл воды) подкисляли соляной кислотой до pH 3, прогревали в продолжении 10 мин при 100°C для освобождения «связанного» ацетилхолина и депротенизировали добавлением 1/20 объема 50%-ного раствора ТХУ. После центрифугирования надосадочную жидкость дважды промывали равными объемами смеси хлороформа и метанола (2:1) и затем грижды эфиром. Водные растворы концентрировали до минимального объема в вакууме при температуре не выше 40°C. Концентраты наносили на хроматографическую бумагу Ватман 3ММ в виде полосок. Бумагу затем промывали смесью хлороформа и метанола (19:1). Восходящую хроматографию проводили в растворителе: н-бутанол-этанол-уксусная кислота-вода (8:2:1:3). Зону, соответствующую АФХ ($R_f = 0,25$), элюировали водой.

Электрофорез элюата зоны $R_f = 0,25$ и определение биоактивности.

На стартовую линию бумаги Ватман 3ММ наносили полоской элюат зоны $R_f = 0,25$ и отдельно пятно раствора декстрана голубого. Электрофорез проводили 4 ч в 0,05 М фосфатном буфере (pH 6,7 и 8) при силе тока 13 мА (ширина бумаги 12 см). Часть электрофореграмм высушивали и проявляли щелочным раствором гидроксилamina и подкисленным раствором $FeCl_3$. Остальные электрофореграммы нарезались полосками, которые раздельно экстрагировали раствором Рингера. В экстрактах стандартным методом по величине сокращения прямой брюшной мышцы лягушки определяли биоактивность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После электрофореза при всех указанных значениях pH выделенного из коры головного мозга вещества с $R_f = 0,25$ биоактивность оставалась на стартовом участке. Следовательно, это вещество является ацетилфосфорилхолином.

Если бы элюат зоны $R_f = 0,25$ содержал одно чистое вещество, вышеприведенные результаты опытов были бы беспорядочными доказательством его идентичности с АФХ. Однако это заключение могло оказаться ложным, если бы в зоне $R_f = 0,25$ находились одновременно два вещества, одно из которых образует ацетилгидроксамат, а другое — ФХ. При этом физиологической активностью должен обладать либо Ац—Х (вариант 1), либо Y—ФХ (вариант 2), либо оба вещества (вариант 3). Очевидно, оба эти гипотетические соединения должны были содержаться в элюатах в строго эквимолярных количествах.

Общезвестно, что для проявления холинномиметического действия необходимо наличие в молекуле вещества четвертичного (или третичного) азота. Поэтому в случае биоактивности Ац—Х (где $X \neq$ ФХ) в зоне $R_f = 0,25$ на один атом фосфора должно приходиться два атома азота. То же должно быть и в зоне $R_f = 0,15$. Поскольку это не так [12], физиологически активное соединение Ац—Х отсутствует в зоне $R_f = 0,25$. В этом случае должно отсутствовать в ней и парное соединение Y—ФХ. Таким образом, варианты 1 и 3 достоверно исключаются.

Не менее достоверно исключается и вариант 2: нами неоднократно отмечалось, что вещество с $R_f = 0,25$ очень легко гидролизуеться до ФХ. Следовательно, оно может быть только ацильным, но не труднорастворимым алкильным производным. Примененными нами пробами [8], несомненно, была бы обнаружена любая карбоновая кислота, спо-



собная образовывать в клетках смешанный ангидрид с ФХ; найдена же только уксусная кислота. Далее, алкилпроизводные ФХ, как правило, являются холинэстеразами и (или) обладают антихолинэстеразной активностью.

Таким образом, несмотря на то, что работа проведена с неочищенным препаратом вещества с $R_f=0,25$, следует признать доказанным его идентичность с АФХ.

Обнаружение АФХ-синтезирующей способности живых клеток позволяет допустить наличие в них и других ацил-ФХ. В связи с этим следует отметить их весьма интересные свойства: 1) наличие ангидридной связи позволяет допустить, что они могут являться ацилирующими агентами; 2) при физиологических значениях pH ацил-ФХ могут существовать в виде цвиттерионов, способных переноситься через биомембраны.

Изложенное приводит к заключению, что АФХ удовлетворяет всем биохимическим и некоторым другим критериям, предъявляемым к медиатору, специфическому в отношении М-холинорецепторов.

Вне зависимости от того, окажется ли он таковым, становится необходимым пересмотреть все данные о содержании АХ в тканях, полученных путем химических определений ацетила или биотестирования без предварительного его изолирования, ибо такими методами определяется сумма АХ и АФХ.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Григолава И. В., Мурванидзе Г. В. Депонировано в ГрузНИИТИ, РЖ, Биол., 1976, 12, реф. 12, п. 44.
2. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Григолава И. В., Мурванидзе Г. В., Шарикадзе В. В. Депонировано в ГрузНИИТИ, РЖ, Биол., 1976, 12, реф. 12, п. 68.
3. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Кекелидзе Л. В. Сообщения АН ГССР, 69, 1, 173—175, 1973.
4. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Ломоури И. Д. Сообщения АН ГССР, 65, 2, 466—468, 1972.
5. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Ментешашвили Н. П., Адамия Р. Ш. Депонировано в ВИНТИ, РЖ, Биол., 1977, 10, реф. 10, п. 70.
6. Ахвледиани К. С., Логуа Г. Ш., Чиковани И. А., Чейшвили М. Ш., Хелашвили К. В. Депонировано в ВИНТИ, РЖ, Биол., 1977, 8, реф. 8, п. 106.
7. Ахвледиани К. С., Хелашвили К. В. Депонировано в ВИНТИ, РЖ, БХ, 1977, 3, реф. 34204.
8. Ахвледиани К. С., Хелашвили К. В. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 4, 367—369, 1977.
9. Коветиани П. А. Биохимия, 17, 1, 108—118, 1952.
10. Berry J. F., Stotz F. J. Biol. Chem., 218, 871—876, 1956.
11. Khorana H. G., Vizsolvi J. P. J. Amer. Chem. Soc., 81, 4660—4661, 1959.
12. Mann P. J. G., Tenpenbaum M., Quastel J. H. Biochem. J., 33, 822—835, 1939.
13. Nachmansohn D., Machado A. L. J. Neurophysiol., 6, 397—403, 1943.

ბენკი проявляют в тот период дня, когда они из фотосинтезирующего растения в максимальном количестве получают ассимилянты.



ЛИТЕРАТУРА

1. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта, «Колос», М., 1965.
2. Кретович В. Л., Асеева К. Б., Евстигнеева З. Г., Шапошников Г. Л., Радюкина Н. А., Романов В. И., Мартынова Е. М. Физиология растений, 20, 6, 1209—1211, 1973.
3. Манрик А. В. Физиология и биохимия культурных растений, 2, 2, 129—136, 1970.
4. Шапошников Г. Л., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б., Кретович В. Л. Физиология растений, 22, 4, 786—793, 1975.
5. Bergersen F. J. J. Gen. Microbiol., 19, 312—325, 1958.
6. Burris R. H. In: Methods Enzymol., 24 B, Ed. by A. San Pietro, Academic Press, New York and London, 415—431, 1968.
7. Hardy R. W. F., Halsten R. D., Jackson E. K. a. Burns R. C. Plant Physiol., 43, 8, 1185—1207, 1968.
8. Mulder E. L., Boxma H. Plant and Soil, 10, 335—342, 1959.
9. Wong P. P., Evans H. J. Plant Physiol., 47, 750—767, 1971.

სოიოს ნაზარდებში მოლეკულური აზოტის ფიქსაციისა და ნიტრატრედუქტაზული აქტივობის ცვლილება დღის განმავლობაში

ნ. ნუცუბიძე, რ. გოგია

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მეცნიერთა ბიოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა მოლეკულური აზოტის ფიქსაციის ინტენსიობისა და ნიტრატრედუქტაზული აქტივობის ცვლილება დღის განმავლობაში სოიოს ორ ჯიშში: „ადრეულა-6“ და „უნივერსალური-1“.

დადგინდა იქნა, რომ კოყრების აზოტმაფიქსირებელი აქტივობა იცვლება დღის განმავლობაში. ყველაზე მაღალ აქტივობას ორივე ჯიშის კოყრები ამჟღავნებენ დღის 12 სთ.

მეცნიარის ნიტრატრედუქტაზული აქტივობა კორელაციურ დამოკიდებულებაშია მის აზოტმაფიქსირებელ აქტივობასთან.

DIURNAL CHANGES OF MOLECULAR NITROGEN FIXATION AND NITRATEREDUCTASE ACTIVITY IN SOYBEAN SEEDLINGS

N. N. NUTSUBIDZE, R. V. GOGIA

Institute of Plant Biochemistry, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

The intensity of molecular nitrogen and diurnal changes of nitratereductase activity in two species of soybean „Adreula-6“ and „Universalluri-1“ have been studied.

It has been established, that nitrogen fixing activity of nodules changes during a day. The nodules of these species exhibit the highest activity at 12 a. m.

The nitratereductase activity of the plant is in correlation with its nitrogen fixing activity.

УДК 577.15

БИОХИМИЯ

ИЗМЕНЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ФИКСАЦИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА И НИТРАТРЕДУКТАЗНОЙ АКТИВНОСТИ В ТЕЧЕНИЕ ДНЯ В ПРОРОСТКАХ СОИ

Н. И. Нуцубидзе, Р. В. Гогия

Институт биохимии растений АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 13.3.1978

Исследовано изменение интенсивности фиксации молекулярного азота и нитратредуктазной активности в течение дня в 2 производственных сортах сои («Адреула-6» и «Универсальная-1»).

Обнаружено, что активность процесса азотфиксации клубеньков изменяется в течение дня. Наиболее высокая активность у обоих сортов наблюдается в 12-часовой пробе.

Изменение нитратредуктазной активности находится в коррелятивной зависимости от азотфиксирующей способности клубеньков.

По литературным данным известно, что азотфиксирующая активность клубеньков бобовых, в том числе и сои, изменяется в зависимости от фазы развития растений и максимальная ее активность совпадает с фазой бутонизации [2, 3, 5, 7].

Установлено, что максимальная активность обнаруживается в клубеньках 35-дневных растений сои [9].

Данных об изменении интенсивности фиксации молекулярного азота в бобовых в течение дня очень мало [4].

Задача данной работы — проследить за изменением интенсивности фиксации молекулярного азота и нитратредуктазной активности в течение дня в проростках сои.

МЕТОДИКА

Объектом исследования были производственные сорта сои: «Адреула-6» и «Универсальная-1». Растения сои выращивались в поле, перед посевом семена инокулировались *Rhizobium japonicum* 646. Образцы отбирались в фазе бутонизации, т. е. в период, когда процесс фиксации молекулярного азота происходит наиболее интенсивно. Отбор проб проводился в течение дня с 3-часовым интервалом. Азотфиксирующую активность клубеньков определяли ацетиленовым методом [6].

Разделение этилена и ацетилена проводили газовой-хроматографическим методом на хроматографе ГЖХ Хром-3 с пламенно-ионизационным детектором и на колонке (3×2000 мм) из нержавеющей стали, заполненной окисью Al 80—100 меш. Температура обогрева колонки — 90°, давление газа-носителя гелия — 0,8 атм, расход водорода — 50 мл/мин, воздуха — 80 мл/мин. Объем вводимой пробы 1 мл. Время удерживания этилена — 3,8 мин.

Результаты анализа количественно подсчитывали путем сравнения площади опытных и стандартных пиков.

Параллельно в клубеньках и проростках растений сои определяли нитратредуктазную активность по методу Мульдера [8].

Данные обрабатывались статистически [1].



РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

При сравнительном изучении двух производственных сортов сои — «Адреула-6» и «Универсальная-1» нами было показано, что листья растений отличаются очень высокой нитратредуктазной активностью. Активность нитратредуктазы в корнях сравнительно меньше. А в стеблях этот показатель еще ниже (табл. 1).

Таблица 1
Азотфиксирующая и нитратредуктазная активность двух сортов сои
(35-дневные растения)

Сорт растения	Органы растения	Нитратредуктазная активность $\gamma\text{NO}_2^-/\mu\text{г мат}$	Азотфиксирующая активность клубеньков мкмоль $\text{C}_2\text{H}_4/\text{г кл в час}$
Адреула—6	Клубеньки	22,8±1,8	3,7±0,14
	Корень	3,9±0,14	
	Стебель	0,9±0,1	
	Лист	39,7±2,3	
Универсальная—1	Клубеньки	25,1±1,5	4,3±0,16
	Корень	4,4±0,14	
	Стебель	1,3±0,16	
	Лист	43,5±1,9	

Также было показано, что нитратредуктазная активность клубеньков обоих сортов сои довольно высокая и этим показателем особенно выделяется сорт «Универсальная-1».

Азотфиксирующая и нитратредуктазная активность у сорта «Универсальная-1» выше, чем у «Адреула-6».

При изучении изменения интенсивности фиксации молекулярного азота было показано, что активность процесса азотфиксации клубеньков изменяется в течение дня (рис. 1).

Наиболее высокая активность наблюдалась в 12-часовой пробе у обоих сортов. В 13 и 15-часовых пробах активность была значительно меньше. А в 18 и 21-часовых пробах активность незначительна.

Нитратредуктазная активность растения также меняется в течение дня (табл. 2).

Самая высокая активность листьев и корней у обоих сортов растения наблюдалась в 12-часовой пробе. В других пробах дня этот показатель был ниже, особенно после 15 часов дня.

Изменяется в течение дня и нитратредуктазная активность клубеньков. Максимальную нитратредуктазную активность клубеньки проявляли также в 12-часовой пробе.

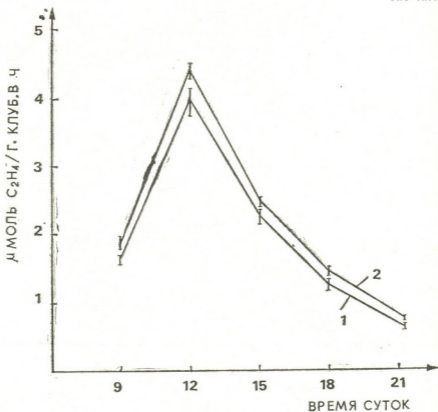


Рис. 1. Изменение интенсивности азотфиксации в клубеньках сои в течение дня: 1—«Адреула-6», 2—«Универсальная-1»

Полученные нами данные еще раз свидетельствуют о том, что активность азотфиксирующей способности клубеньков связана с процессом фотосинтеза растения. И поэтому максимальную активность клу-

Таблица 2

Изменение нитратредуктазной активности в течение дня в симбиотических системах двух сортов сои (35-дневные растения)

Сорт растения	Органы растения	Нитратредуктазная активность γNO_2^- /ч/ г мат				
		9 ч	12 ч	15 ч	18 ч	21 ч
Адреула-6	Клубеньки	21,0±2,08	25,0±2,3	23,4±1,05	18,3±0,7	14,1±1,2
	Корень	3,8±0,14	4,1±0,3	4,0±0,4	3,7±0,3	3,5±0,23
	Лист	36,2±2,3	38,1±3,3	37,7±3,4	35,3±2,4	31,2±2,08
Универсальная	Клубеньки	24,7±2,8	27,1±1,7	25,6±1,1	22,4±1,3	18,7±2,6
	Корень	4,1±0,23	4,3±0,4	4,2±0,3	3,9±0,35	3,6±0,23
	Лист	39,0±2,6	40,7±2,3	39,9±1,6	38,3±3,07	34,9±2,0

ა. ახვლედიანი

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რ ე ზ ი უ მ ე

აღრე ქიმიურად და ფერმენტაციულად სინთეზირებული იყო აცეტილ-ფოსფორილქოლინი (აშმ), რომელსაც გააჩნია აცეტილქოლინის მსგავსი ფიზიოლოგიური აქტივობა, განსაკუთრებით გულის მიმართ და $Rf=0,25$ გამხსნელში: ნ-ბუტანოლი-ეთანოლი-ძმარმევა-წყალი (8:2:1:3); იგი რაოდენობრივად რეაგირებს NH_2OH -თან მქავე არეში.

ტენში, მის სინაფსურ ფრაქციაში და ელენთაში აღმოჩნდა აღწერილი თვისებების მქონე ნივთიერება, რომელიც შეიცავს აცეტის და ფოსფორილქოლინის ეკვივალენტური რაოდენობით; რბილ პირობებში ჰიდროლიზდება ფოსფორილქოლინის წარმოქმნით ($P:N=1:1$; ეს კი მკაცრ პირობებში ჰიდროლიზდება ორთოფოსფატამდე და ქოლინამდე; ელექტროძვრადობით არ განსხვავდება ფოსფორილქოლინისაგან). ეს თვისებები შეიძლება ჰქონდეს მხოლოდ აშმ-ს ან დიაცეტის— P^1, P^2 -დი ქოლინპიროფოსფატს. ნულოვანი ელექტროძვრადობით მტკიცდება, რომ აღმოჩენილი ნივთიერება არის აშმ.

აშმ ამჟღავნებს მედიატორისათვის დამახასიათებელ ყველა თვისებას. გამოთქმულია აზრი, რომ: 1) ცოცხალ ორგანიზმში შეიძლება არსებობდნენ ცვიტერიონური ფორმის სხვა აცილ-ქოლინებიც, რომლებსაც აცილები ზომემბრანაში გადააქეთ; 2) ისინი წარმოადგენენ უჯრედშიდა მათელორებელ აგენტებს.

IDENTIFICATION OF THE SUBSTANCE SIMILAR TO ACETYLCHOLINE WITH $Rf=0.25$

K. S. AKHVELDIANI

State University, Tbilisi, USSR

Summary

Acetylphosphorylcholine (AphCh) which shows physiological activity similar to that of ACh especially with respect to heart has been previously synthesized both chemically and fermentatively and in solvent: butanol-ethanol-acetic acid-aqua (8:2:1:3) has $Rf=0.25$ it was found to react quantitatively with NH_2OH at pH 3.8.

The substance with the properties described contained acetyl and PhCh in equivalent amounts and was found in brain, its synaptic fraction and spleen; its hydrolyzation under mild conditions was followed by formation of PhCh ($P:N=1:1$); under severe conditions the latter was hydrolyzed to orthophosphate and choline; according to its electromobility it does not differ from PCh).

AphCh and diacetyl— P^1, P^2 —cholinepyrophosphate are the only substances which have the above-said properties. Zero electromobility proves the discovered substance to be AphCh.

AphCh meets all the biochemical demands claimed to a mediator.

We are of the opinion that 1) a living organism may have other kinds of acylphosphorylcholines in zwitterion form transferring acyls to the biomembrane and 2) they are the intracellular acylating agents.

О ПАЛЕОБИОЦЕНОЗАХ СОЛЕНОВСКОГО ГОРИЗОНТА АХАЛЦИХСКОЙ ДЕПРЕССИИ

Ж. Р. Казахавили

Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 27.4.1978

На примере донных палеобиоценозов соленовского горизонта Ахалцихской депрессии показано, как изменение биосценозов во времени зависит от изменений абиотической среды. На основании изучения исторического развития донных обитателей рюпельского моря сделано заключение, что соленовские, или поздерюпельские, биоценозы сформировались в результате угнетения и постепенного угасания раннерюпельских реликтов и экогенетической экспансии эндемичных форм. Эти процессы происходили в условиях изменения гидрологического режима, в основном на фоне прогрессирующего понижения солености.

Олигоценовые отложения Ахалцихской депрессии содержат разнообразные комплексы характерных донных моллюсков, благодаря которым можно восстановить последовательность смены событий, происходивших здесь в течение всего олигоцена. Таковы в геохронологическом порядке каратубанский (нижнерюпельский), оцхинский (соленовский), нижнекорбулевый, лигнитовый, верхнекорбулевый и бенарский комплексы, отражающие шесть этапов в развитии ахалцихского олигоценового водоема. Из них четыре этапа составляют первый цикл развития, соответствующий нижнему + среднему олигоцену, а последующие два — второй цикл, отвечающий верхнему олигоцену. Начало циклов характеризуется нормальноморскими или близкими к ним условиями, а окончание — понижением солености вод, обмелением водоема и даже сменой морских условий лагунными и лагуно-континентальными [3, 9].

Соленовский бассейн следует рассматривать как первый солоноватоводный этап раннего цикла развития олигоценового водоема. В соленовский век ахалцихский водоем представлял собой часть большого солоноватоводного полузамкнутого или замкнутого бассейна, который занимал огромную территорию Юга СССР от Украины на западе до Туркмении на востоке. Как отмечал Р. Л. Мерклин [14], в соленовском водоеме, так же как и во всех внутренних полузамкнутых или замкнутых бассейнах, соленость вод довольно резко менялась в основном в зависимости от баланса испарения и притока пресных вод. Понижение солености сопровождалось отбором наиболее эврибионтных обитателей раннеолигоценового моря и соответственно вымиранием стенобионтных форм. Одновременно с понижением солености в соленовском бассейне происходило обеднение родового состава донных организмов и количественное обогащение оставшихся родов.

На всей территории распространения отложения соленовского горизонта содержат резко обедненный комплекс моллюсков, в составе которого преобладают эндемичные виды родов *Rzehakia*, *Cerastoderma*,

Janschinella. Все перечисленные роды морского происхождения, но они известны своей эврибионтностью.

В пределах Ахалцихской депрессии отложения соленовского горизонта обнаружены пока только в двух разрезах: по р. Лерциани и по р. Абастумнис-геле (Оцхе). В первом местонахождении в оцхинских слоях встречаются только эндемичные виды моллюсков: *Cerastoderma samodurovi* Merkl., *Cer. serogosicum* Nossov., *Janschinella gartzkii* Merkl., *Jan. melitopolitana* Nossov., характерные для соленовского горизонта Юга СССР. В разрезе же Абастумнис-геле комплексе моллюсков раннего рюпеля сменяется ассоциацией эндемичных видов соленовского горизонта, однако наряду с ними все еще попадаются единичные представители стеногалинных родов, встречающихся в большом количестве в подстилающих отложениях. По Р. Л. Мерклину и А. С. Столярову [16] аналогичное явление можно наблюдать в Криворожье и в Северном Приаралье, где в составе соленовского комплекса отмечаются некоторые морские формы: *Mytilus*, *Miocardiopsis*, *Emarginula*. По А. П. Ильину [7] на Мангышлаке, наряду с *Rzehakia cimlanica* Zhizh., встречаются также стеногалинные *Carcita kickxi* Nyst et West., *Astarte sp.*, *Lucina batalpaschinica* Korob., *Solecurtus similis* v. Koehn. и др.

Изучение фациальных особенностей отдельных толщ олигоцена Ахалцихской депрессии и палеоэкологический анализ связанных с ними комплексов моллюсков по разрезам, в том числе и по разрезам Лерциани и Абастумнис-геле, проведенные нами [8], не подтвердили существующего предположения о том, что нижнеолигоценовые отложения разреза Абастумнис-геле являются глубоководными аналогами слоев каратубани [18]. Еще в 1895 году Н. И. Андрусов [1] высказал мысль о том, что «...если море стало солоноватым из нормально-соленого, то вымирание глубинных обитателей должно было идти еще в большем размере, чем среди литоральной фауны, так как условия жизни на глубинах не подвержены таким колебаниям, как у берегов». По Л. Ш. Давиташвили [6] «Это положение должно иметь более общее значение, ибо глубоководные донные формы живут в условиях, испытывающих относительно небольшие суточные, сезонные, периодические и непериодические колебания, а потому эти животные в общем менее стойки против резких изменений гидрологического режима, чем представители морского мелководья». Исходя из этого, присутствие на участке Абастумнис-геле в отложениях соленовского горизонта остатков некоторых малочисленных стеногалинных моллюсков, унаследованных от предыдущего бассейна, нам кажется, является еще одним доказательством того, что раннерюпельская фауна этого участка была не глубоководной, а мелководной.

Тот факт, что в соленовских отложениях разреза Лерциани наряду с типичными соленовскими формами не встречаются реликты стеногалинных моллюсков литоральной зоны полносоленого раннерюпельского моря, можно объяснить следующим образом. В разрезе Лерциани на каратубанских отложениях непосредственно залегает довольно мощная толща майкопской серни, за которой следуют песчанистые глины, содержащие раковины моллюсков, характерных для соленовского горизонта Юга СССР. Как известно, накопление майкопских отложений, практически лишенных органических остатков, за исключением чешуй рыб, происходило в бассейне с ухудшенным газообменом и при сероводородном заражении придонных слоев воды. Очевидно, это обстоятельство послужило причиной гибели донной моллюсковой фауны участка Лерциани до наступления соленовского

века. В разрезе же Абастумнис-геле оцхинские слои непосредственно следуют за аналогами каратубанского горизонта. Можно предположить, что на этом участке водоема уменьшение солености с наступлением соленового века не повлекло за собой гибели всех донных обитателей предшествовавшего бассейна — выжили моллюски, обитавшие в литоральной полосе раннерюпельского моря и имевшие широкий солевой диапазон.

В разрезе по р. Абастумнис-геле, в отложениях соленовского горизонта встречаются следующие виды моллюсков, характерные для нижнерюпельских отложений Ахалцихской депрессии: *Nuculoma laevigata* (Sow.), *Chlamys (Hilberia) picta* (Goldf.), *Pecten arcuatus* Brocchi., *Laevicardium cingulatum* (Goldf.), *Cordiopsis westendorpi nysti* (Sow.), *Thyasira nysti* Phil., *Lucina batalpaschinica* Korob., *Musculus elegans* (Sow.), *Natica achatensis* Recl., *Aporrhais speciosa* Schloth. Поскольку в этом разрезе на аналогах горизонта каратубани залегают только самые нижние слои соленовских отложений (верхняя часть перекрыта аллювиальными образованиями), то невозможно проследить содержатся ли эти реликтовые формы и в верхней части оцхинских слоев, или же выпадают из комплекса донных беспозвоночных.

Среди моллюсков, унаследованных от раннерюпельского полносоленого бассейна, нукуломы, тназиры и люцины являются представителями эндобиоса — они довольно глубоко зарываются в донные осадки и относятся к грунтоядным животным. Мускулусы, пектены и ламисы прикреплены к субстрату посредством биссуса, а кардумы и кордиорсисы живут в верхней части грунта, зарываясь неглубоко. Последние относятся к эпибиосу и являются фильтраторами. Представленные здесь брюхоногие — натики и апорраисы — также обитают на поверхности грунта, иногда неглубоко зарываясь. Таким образом, в оцхинских слоях разреза Абастумнис-геле захоронены представители раннеолигоценовых моллюсков, относящихся как к эндобиосу, так и к эпибиосу.

Л. Ш. Давиташвили [6] отмечал: «При более или менее резком изменении условий среды эндобионты, возможно, несколько лучше защищены от пагубного влияния этого изменения, чем эпибионты. Во всяком случае эндобионты, целиком погруженные в осадок, находятся, как кажется, в относительно простых и постоянных условиях, которые не так сильно изменяются при изменении гидрологического режима, как условия жизни моллюсков, не углубляющихся в грунт». И далее: «Поскольку резкое изменение гидрологических условий всегда сопровождается существенным изменением состава населения, часто иммиграцией новых форм, то эти биотические изменения, можно думать, должны отражаться на существовании типичных эндобионтов не так значительно и, пожалуй, не так быстро, как на существовании типичных эпибионтов». Как известно, в солоноватых водах коцахурского бассейна, сходного с соленовским, наряду с представителями солоноватоводных групп и родов пресноводного происхождения, жили также и потомки морских моллюсков — пластинчатожаберные родов *Rzehakia*, *Panope*, *Siliqua*, выжившие благодаря свей эндобионтности.

С другой стороны, по Р. Л. Мерклину [14], в истории развития третичных морей Юга СССР известны немалочисленные факты, ког-

да в замкнутых бассейнах с несколько пониженной соленостью единственными представителями донной фауны оставались подвижные и неглубоко зарывающиеся эндобионты, а иногда и эпибионты. В мером первого случая может служить массовое распространение корбулид в средне- и позднеолигоценовых водоемах, занимавших нынешнюю территорию Юга СССР, а второго — доминирующее развитие устриц в мелководной полосе эоценового бассейна Средней Азии, где соленость была несколько понижена.

На участке Абастумнис-геле соленовского бассейна, как мы уже отмечали, наряду с эндобионтами выжили и эпибионты. Любопытно, что все сохранившиеся формы носят явные следы угнетенности — они мельче и тонкостеннее, чем их предки из предсоленовского бассейна. Особенно бросаются в глаза карликовые размеры *Cordiopsis westendorpi nysti* (Sow.) и *Musculus elegans* (Sow.).

Моллюски, обитающие в литоральной полосе моря, где вода часто и сильно опресняется, приспособлены к широкому солевому диапазону. Последний, по А. Ф. Каревич [10], может расширяться также при постепенном изменении солевого режима, как показали наблюдения над каспийскими кардинами. По Л. Ш. Давиташвили [6] это явление должно распространяться и на других донных моллюсков. При этом происходит действительное изменение природы организма, его наследственности, изменение характера для данного вида солевой зоны.

Поскольку предполагается, что понижение солености в предсоленовском бассейне происходило более или менее постепенно [4, 22], то это могло вызвать у некоторых стеногалинных моллюсков, унаследованных от раннерюпельского водоема, расширение солевого диапазона, что способствовало их выживанию в соленовской среде.

В соленовском бассейне к эврибионтам можно отнести корбулид, представленных рядом эндемичных форм. Среди них особенно многочисленными представители эндемичного рода *Janschinella* Merklin, получившие массовое развитие на всей площади распространения соленовского бассейна. В ахалцихской части водоема обитали представители только двух видов этого рода — *Janschinella garetzkii* Merkl., *Jan. melitopolitana* Nossow. Оба вида характеризуются сильно выраженной внутривидовой изменчивостью. В более молодых отложениях олигоцена Ахалцихской депрессии представители яншинелл не отмечены. По-видимому, в еще более опресненном и менее обширном бассейне, чем соленовский — в нижнекорбулевом — им пришлось уступить место другому эндемичному виду корбулид — *Corbula helmerseni* Mikh.

Единичные раковины *Janschinella garetzkii* Merkl. отмечены К. Г. Татишвили [19] уже в отложениях с типичным раннерюпельским комплексом моллюсков по р. Абастумнис-геле. Аналогичное явление наблюдается и в Северном Приаралье, где на восточной окраине среднеолигоценового моря солоноватоводные корбулевые фации соленовского типа появились еще в карашокинское (раннерюпельское) время. Это дало основание Р. Л. Мерклину предположить, что формирование соленовского солоноватоводного комплекса происходило в окраинных лагунах открытого нормальносоленого раннерюпельского моря. При развитии же в соленовское время солоноватоводных условий на большой площади этот комплекс не только распространился на весь бассейн, но и обогатился эндемичными элементами [14].

Согласно Г. А. Квалишвили [13] размеры замкнутых и полузамкнутых водоемов имеют большое значение, поскольку в обширных бассейнах постепенно меняющиеся условия среды и наличие разнообразия разных экологических ниш способствуют сравнительно быстрому возникновению видов с широкими адаптациями, способных, благодаря приобретенным новым качествам, к быстрому расселению. Кроме того, чем обширнее бассейн, тем больше возможностей для выживания организмов при меняющихся гидрологических условиях, так как изменения наступают не сразу на всех участках водоема и носят более или менее постепенный характер. Возникновение эндемичных фаун происходит исключительно при условиях постепенно меняющихся факторов среды. Следует предположить, что приспособление к изменившимся условиям среды обширного соленовского водоема обусловило широкую экогенетическую экспансию представителей, эндемичных форм родов *Janschinella* и *Cerastoderma*, а на некоторых участках — и рода *Rzehakia*.

О том, что соленовский бассейн образовался в результате сокращения и постепенного понижения солености вод раннериупельского полносолоного моря, говорят также комплексы фораминифер и остракод (остатки этих организмов были любезно определены М. В. Качарава и М. Л. Векуа).

В разрезе по р. Лерциани, в отложениях каратубани содержатся фораминиферы: *Nonion buxovillanum* Andr., *N. laevis* Orb., *N. granosum* Orb., *Valvulinaria iphigenia* Sam., *Pararotalia canui* (Cush.), характерные для зоны *Pararotalia canui* [12]. В песчано-глинистых отложениях майкопской серии, непосредственно следующих за горизонтом каратубани, встречаются *Nonion* aff. *granosum* Orb., *Caucasina schischkinskajae* Sam., *Cibicides lobatulus* W. et J., *Pararotalia canui* (Cush.), *Globigerina officinalis* Subb., характерные для зоны *Caucasina schischkinskajae* [11, 12]. Стратиграфически выше, в оцихинских слоях фораминиферы исчезают и появляются остракоды: *Aulocytheridae serogosa* Scherem., *Paracyprideis rarefistulosa* (Lnl.), *Loxocochlea kuiperi* Keji., которые встречаются в молочанских слоях (аналоги соленовского горизонта) Украины.

В разрезе Абастумнис-геле, в аналогах горизонта каратубани содержатся фораминиферы *Cibicides oligocenicus* Sam., *Caucasina schischkinskajae* Sam., *Virgulina schreibersiana* Czjz., *Uvigerinella majcopica* Краева, *Valvulinaria iphigenia* Sam. По М. В. Качарава эти виды характерны для зоны *Caucasina schischkinskajae*. Выше, в оцихинских слоях этого же разреза, фораминиферы отсутствуют и встречается остракоды: *Paracyprideis aerodynamica* Oertli, *Par. rarefistulosa* (Lnl.), которые характерны для никопольских и молочанских слоев Украины и респельских отложений Бельгии, Германии и Швейцарии [22].

Приведенные данные показывают, что в обоих разрезах комплексы фораминифер, встречающиеся в нижнериупельских отложениях, в оцихинских слоях замещаются комплексами остракод. Аналогичные изменения в составе микроорганизмов отмечены в Причерноморье [4, 22], на Южном Мангышлаке [15], на Устюрте [2], в бассейне Нижнего Дона [17], в Ставрополье [20], а также в Азербайджане [21].

Таким образом, на основании изложенного можно предположить, что биоценоз участка Лерциани соленовского бассейна состоял из эндемичных видов моллюсков и остракод, а участка Абастумнис-геле — из эндемичных видов моллюсков, реликтов раннериупельского моря

и остракод. Изучение исторического развития донных обитателей рюпельского моря показало, что в результате угнетения и постепенного угасания реликтов и экогенетической экспансии эндемичных форм, происходивших путем естественного отбора, действовавшего в условиях изменения гидрологического режима, в основном на фоне прогрессирующего понижения солености, произошло формирование новых соленовских биоценозов. Новые биоценозы отличались от предыдущих (раннерюпельских) способностью переносить значительно пониженную соленость и даже предполагаемый некоторыми исследователями [5, 14] особый йонный состав вод соленовского бассейна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрусов Н. И. Избранные труды, I, Изд. АН СССР, М., 1961.
2. Бронева В. А., Кирюхин А. Г., Меркли Р. Л., Плещеев И. С. Бюлл. МОИП, отд. геол., **39**, 5, 96—100, 1964.
3. Веселов А. А., Казахашвили Ж. Р. Сообщения АН ГССР, **63**, 2, 493—496, 1971.
4. Веселов А. А., Шеремета В. Г. В сб.: Майкопские отложения и их возрастные аналоги на Украине и в Средней Азии, «Наукова думка», Киев, 1964, 101—122.
5. Гарецкий Р. Г., Самодуров В. И., Столяров А. С., Яншин А. Л. Бюлл. МОИП, отд. геол., **47**, 3, 20—34, 1972.
6. Давиташвили Л. Ш. Сообщения АН ГССР, **16**, 9, 699—706, 1955.
7. Ильина А. П. Труды ВНИГРИ, М.-Л., **218**, 380—393, 1963.
8. Казахашвили Ж. Р. Равнеолигоценовые моллюски Ахалцихской депрессии и условия их существования, «Мецниереба», Тбилиси, 1969.
9. Казахашвили Ж. Р. Сообщения АН ГССР, **62**, 1, 237—240, 1971.
10. Каревич А. Ф., Докл. по биологии ВНИРО, **1**, 104—110, 1952.
11. Качарава И. В., Качарава М. В., Хучуа М. Ф. Ann. Inst. Geol. publ. Hung., LIV, fasc. 4, p. II, 67—74, Budapest, 1971.
12. Качарава М. В. Стратиграфия палеогеновых отложений Аджаро-Триалетской складчатой системы, «Мецниереба», Тбилиси, 1977.
13. Квалишвили Г. А. Онкофоровый (рзгакиевый) горизонт Евразии, Изд-во АН ГССР, Тбилиси, 1962.
14. Меркли Р. Л. В сб.: Организм и среда в геологическом прошлом, «Наука», М., 1966, 181—189.
15. Меркли Р. Л., Морозова В. Г., Столяров А. С. ДАН СССР, **133**, 3, 653—656, 1960.
16. Меркли Р. Л., Столяров А. С. Бюлл. МОИП, отд. геол., **37**, 5, 61—68, 1962.
17. Никитина Ю. И. В сб.: Майкопские отложения и их возрастные аналоги на Украине и в Средней Азии, «Наукова думка», Киев, 1964, 52—66.
18. Татишвили К. Г. Моллюски позднего эоцена и раннего олигоцена Ахалцихской депрессии, «Мецниереба», Тбилиси, 1965.
19. Татишвили К. Г. В сб.: Фауна кайнозоя Грузии и ее геонисторическое значение, «Мецниереба», Тбилиси, 1967, 86—88.
20. Тер-Григорьянц Л. С. В сб.: Майкопские отложения и их возрастные аналоги на Украине и в Средней Азии, «Наукова думка», Киев, 1964, 36—51.
21. Халилов Д. М., Кузнецова З. В. В сб.: Майкопские отложения и их возрастные аналоги на Украине и в Средней Азии, «Наукова думка», Киев, 1964, 123—129.
22. Шеремета В. Г. Остракоды палеогена Украины, Изд-во Львовского ун-та, 1969.

შ. ჯაჯახაშვილი

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

ახალციხის დეპრესიის სოლენოვსკის ჰორიზონტის პალეობიოცენოზების მაგალითზე ნაჩვენებია, თუ დროთა ვითარებაში ბიოცენოზების ცვლილება რამდენად არის დამოკიდებული აუზის აბიოტური გარემოს ცვლილებაზე. რუპელური ზღვის ფსკერის ბინადართა ისტორიული განვითარების შესწავლით ავტორი დაასკვნის, რომ სოლენოვსკის (გვიანრუპელური) ბიოცენოზები ადრერუპელური ზღვის რელიქტების დაკნინებისა და თანდათან გადაშენების და ენდემური ფორმების ეკოგენეტიკური ექსპანსიის შედეგად არის ჩამოყალიბებული. ეს პროცესები უმთავრესად მარილიანობის პროგრესული შემცირების ფონზე მიმდინარეობდა.

ON THE PALAEOBIOCOENOSES OF THE SOLENOVSKI HORIZON OF THE AKHALTSIKHIAN DEPRESSION

ZH. R. KAZAKHASHVILI

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

Summary

Taking as an example the benthonic palaeobiocoenoses of the Solenovski horizon of the Akhaltsikhian depression, the temporary variation of the biocoenoses was shown to depend on the change of abiotic conditions of the environment.

Study of the evolution of the Rupelian sea its benthonic dwellers, indicates that the Solenovski (the Late Rupelian) biocoenoses were formed as a result of oppression and gradual extinction of the Early Rupelian relicts and the ecogenetic expansion of the endemic forms. This process occurred largely against the background of a progressive reduction of salinity.

УДК 576.852.1

МИКРОБИОЛОГИЯ

ЗАВИСИМОСТЬ ФОРМЫ КОЛОНИИ *STREPTOMYCES SPP.* ОТ СРЕДЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ИНОКУЛЯТА

Д. Т. Патарая, Н. В. Дурмишидзе, Н. С. Агре

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 31.5.1978

Исследована зависимость формы колонии *Streptomyces* от среды выращивания инокулята. Показано, что среда, на которой формируются споры актиномицетов, служащие посевным материалом, оказывает влияние на характер вырастающих из них колоний. В рассевах спор, сформированных на разных средах, могут встречаться и (или) преобладать разные типы колоний, отличающиеся степенью сформированности, цветом воздушного мицелия, формой или профилем.

Спорообразование актиномицетов зависит, как известно, от ряда факторов внешней среды: источников питания, влажности, РН и аэрации [2]. В литературе имеются единичные сообщения о том, что способность актиномицетной культуры к споруляции может определяться не только условиями, в которых она развивается, но и событиями, которые имели место в предшествующей истории культуры. Так, образование воздушного мицелия *Streptomyces spp.* 67—7 на среде Чапека определялось средой, на которой организм предварительно выращивался: инокулят с почвенного агара обеспечивал более обильное образование воздушного мицелия, чем инокулят со среды Чапека [3]. Приведенное описание является, однако, едва ли единственным и нуждается в проверке. В связи со сказанным, настоящая работа посвящается изучению возможности влияния среды, на которой вырос инокулят, на форму колонии ряда *Streptomyces spp.*

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала исследования использовались следующие штаммы: *Streptomyces sioyaensis*, *Str. galbus*, *Str. erythraeus*, *Str. viridans*, *Str. roseoflavus*, *Str. venezuela var. roseospori*, *Str. albogriseolus*, *Str. polychromogenes*, *Str. streptomycini*, *Str. fradiae*, *Str. griseus*, *Str. biverticillatus*, *Str. aureofaciens*, *Str. roseoflavus var. roseofungini*, *Str. argenteolus*.

Перечисленные штаммы были получены из коллекции отдела взаимодействия микроорганизмов Института микробиологии АН СССР. Культуры в течение трех пересевов выращивали в пробирках на четырех разных средах: мясо-пептонной [3], пептонно-кукурузном агаре [1], Ср1 с глюкозой [3] и овсяном агаре [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В большинстве наших опытов было замечено определенное влияние предшествующей среды выращивания на форму колонии актино-

36.03.70
8.05.1970

мицетов, посеянных уколом на СрI. Чаще всего это влияние сказывалось на степени опушенности колоний. В качестве примера на рис. 1а-б показаны колонии *Str. erythraeus*. Как видно, в том случае, когда посев выращивали на МПА, воздушный мицелий развивался лучше, чем на СрI. Описанный эффект исследовался подробно на *Str. albogriseolus*. Для того, чтобы исключить механическое перенесение среды, на которой

Таблица 1

Количество колоний различных типов, вырастающих при рассевах спор, сформированных на разных средах

Посевной материал выращивался на	Типы колоний в %						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
СрI	80	9	10	1	0	0	0
МПА	8	0	0	2	90	0	0
Овсяном агаре	80	10	3	1	2	4	0
ПКА	60	0	0	1	0	23	16

Примечание: в данном опыте споры, служившие инокулятом, после суспензирования в фосфатном буфере высевали на 7 суток

выращивался инокулят, на свежую среду, культуры выращивали на целлофановой пленке на поверхности четырех указанных выше сред. Споры собирали с поверхности целлофана и 5 раз отмывали в фосфат-

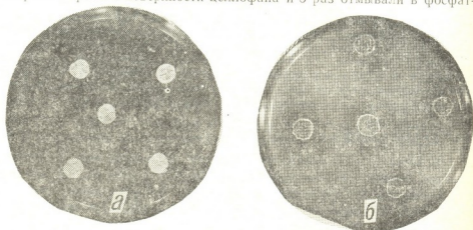


Рис. 1. *Streptomyces erythraeus*: а—споры, сформированные на МПА; б—посеянные уколом на Ср I

ном буфере центрифугированием. Затем из полученных таким образом суспензий спор через 7 суток делали высевы на СрI. Для того, чтобы можно было сравнить форму выросших колоний, старались получить приблизительно одинаковое количество колоний на чашках Петри. Подбирали разведение исходной суспензии, при высеве из которой на чашках вырастало около 50 колоний. В рассевах наблюдали 7 типов колоний: I тип — колония круглая с серовато-белым воздушным мицелием; II

тип — колония круглая с серым воздушным мицелием, образует кольцо на краю голы колонии, в центре колонии пятно белого воздушного мицелия; III тип — колония круглая, выпуклая, с сероватым толстым воздушным мицелием, с голым центром по краям; IV тип — голая, круглая колония; V тип — морщинистые колонии с серым воздушным мицелием, VI тип — колонии круглые с белым воздушным мицелием, VII тип — колонии круглые с серым воздушным мицелием с белым кантом вокруг.



Рис. 2. *Streptomyces albobriseolus*: типы колоний, вырастающие на Ср I из спор, сформированных на МПА (а) и Ср I (б)

Как видно из табл. I, при пересеве на Ср I спор *Str. albobriseolus* сформировавшихся на Ср I, ПКА, или овсяном агаре, в популяциях преобладает I тип колоний (60—80%). При посеве спор, сформировавшихся из МПА, наиболее характерны колонии V типа. Они составляют около 90%. Характерной особенностью колоний, выросших из спор с овсяного агара, является наибольшее разнообразие; из них вырастают 6 из 7 описанных выше типов колоний. На рис. 2а, б показаны типы колоний, вырастающих на Ср I из спор, полученных с МПА и Ср I.

Таким образом, показано, что среда, на которой формируются споры актиномицетов, служащие посевным материалом, оказывает влияние на характер вырастающих из них колоний.

При посеве уколом это влияние сказывается в степени опушенности колоний, в рассевах спор, сформированных на разных средах, могут встречаться или преобладать разные типы колоний, отличающиеся степенью образования, цветом воздушного мицелия, формой или профилем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агре Н. С. Микробиология, 33, 913—916, 1964.
2. Калакуцкий Л. В., Агре Н. С. Развитие актиномицетов, «Наука», М., 1977.
3. Красильников Н. А. В сб.: Биология отдельных групп актиномицетов — продуцентов антибиотиков, «Наука», М., 1960, 57—69.
4. Jones K. L. Ann. N.Y. Acad. Sci., 60, 124—130, 1954.

დ. პატარაია, ნ. დურმიშიძე, ნ. აგრე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ ნ ე

შესწავლილ იქნა *Streptomyces spp.* კოლონიის ფორმის დამოკიდებულება ინოკულატის საკვებზე. ჩატარებული სამუშაოების შედეგად გამოიკვია, რომ საკვები, რომელზედაც ფორმირდება სათესი მასალის — აქტინომიცეტების სპორები, გავლენას ახდენს ამ სპორებიდან აღმოცენებული კოლონიის ფორმაზე.

თუ აქტინომიცეტები ჩხვლეტის მეთოდით დაითესა, ინოკულატის საკვების გავლენა კოლონიის ფორმაზე თავს იჩენს კოლონიათა შებუსვის ხარისხში. სხვადასხვა საკვებზე ფორმირებული სპორებიდან შეიძლება განვითარდეს კოლონიათა ტიპები, რომლებიც განსხვავდებიან საპაერო მიცელიუმის შეფერილობით, ფორმით ან პროფილით.

DEPENDENCE OF THE *STREPTOMYCES SPP.* FORMS OF COLONIES ON INOCULATE NUTRIENT

D. T. PATARAIA, N. V. DURMISHIDZE, N. S. AGRE

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

Summary

The dependence of the *Streptomyces spp.* form of colonies on inoculate nutrient has been studied. It has been demonstrated that the nutrient, on which actinomyces spores are formed and which are used as sowing material affect the forms of developed colonies.

On sowing of actinomyces by pricking the effect of inoculate nutrient on the forms of colonies manifests itself in the rate of downy of colonies. From the spores, formed on different nutrients can develop the types of colonies, which differ in colouring, form or profile of airy mycelium.

УДК 576.312.38

ГЕНЕТИКА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ХРОМОСОМ В МЕТАФАЗАХ СОМАТИЧЕСКИХ КЛЕТОК ЧЕЛОВЕКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА

Т. А. Лежава, Р. Я. Читашвили

*Тбилисский государственный университет,
ЦНИЛ Тбилисского государственного медицинского института*

Поступила в редакцию 2.8.1978

Проведен анализ взаимного расположения гомологичных хромосом групп А (1, 2, 3) и Е (16) в метафазах культур лимфоцитов людей в возрасте 80—110 и 20—48 лет.

Обнаружилось значимое отклонение от гипотезы случайности (в сторону сближения гомологичных хромосом) для объединенной выборки лиц в возрасте 20—48. В старческой группе возможное сближение гомологичных хромосом не наблюдалось.

Исследованиями установлено, что расположение хромосом в метафазе соматических клеток человека не случайно [1, 2, 7, 12, 13, 14, 17, 18, 20, 29]. Однако проблема парного сочетания гомологичных хромосом освещена в литературе весьма противоречиво. Эффект сближения гомологов хромосом 1, 2, 3 и 16-й пар впервые описан Шнейдерманом и Смитом [25]. По данным других авторов [20, 21] значимой разницы в расстоянии между гомологичными и негомологичными хромосомами не обнаружено. Парное сочетание гомологов в метафазах женщин было отмечено Бартоном и др. [12]. При этом аналогичное сближение гомологов у мужчин и в метафазах с ненормальными хромосомными наборами (независимо от пола) не наблюдалось.

Цель настоящей работы — расширить предыдущие наблюдения, включив в исследование ранее не рассмотренную возрастную группу (индивидуумы 80—110 лет), и показать какова вариабельность взаимного расположения гомологичных хромосом групп А (1, 2, 3) и Е (16) в метафазах культур лимфоцитов в зависимости от возраста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования являлись 384 метафазы культур лимфоцитов периферической крови 40 индивидуумов. Из них 20 доноров (96 метафаз от 10 женщин и 96 метафаз от 10 мужчин) в возрасте 20—48 лет — контрольная группа, и 20 клинически здоровых индивидуумов (96 метафаз от 10 женщин и 96 метафаз от 10 мужчин) в возрасте 80—110 лет — старческая группа.

Культуры ставили согласно методике Мурхеда с соавторами [22] с незначительной модификацией [3]. Во всех препаратах, полученных по единой методике, выборочно анализировались округлые сфотографированные метафазы со средним диаметром 10 см. В отобранных



метафазах идентифицировали хромосомы группы А — 1, 2, 3-я пара и группы Е — 16 пара.

Из каждой метафазы в качестве данных бралось последовательное циклическое расположение всех 8 анализируемых хромосом. Эти восемь хромосом (1, 2, 3 и 16 пары) пронумерованы так, что 1—2, 3—4, 5—6 и 7—8 составляют группы гомологичных хромосом. Для проверки гипотезы о случайности взаимного расположения гомологичных хромосом в каждой метафазе подсчитывалось число всех гомологичных хромосом, находящихся в соседстве друг с другом. Гипотеза проверялась сравнением эмпирического распределения таких чисел с теоретическим распределением, выведенным при допущении случайности расположения хромосом.

Для выявления зависимости степени сближения хромосом от типа гомологичных пар подсчитывались расстояния между центромерами хромосом каждой из пар (т. е. число хромосом, находящихся между гомологичными хромосомами). Эмпирические распределения сравнивались с теоретическими распределениями, основанными на гипотезе случайного распределения.

Приводим формулы, определяющие теоретические распределения для общего случая наличия k пар взаимно не различных элементов. Через N_k^i ($i = 0, 1, \dots, k$) обозначим число таких вариантов циклического расположения k пар элементов, когда непосредственно в соседстве находятся i хромосомы из k пар элементов. Через N_k обозначим число всех различных вариантов. Можно вывести формулу, определяющую N_k^i , а также рекуррентные формулы, связывающие числа N_k^i :

$$N_k = \frac{(2k-1)!}{2^k} + \frac{(k-1)!}{2}$$

$$N_k^i = \binom{k}{i} M_k^i$$

$$M_k^i = M_{k-1}^{i-1} (2k-i-1) + (k-i) M_{k-1}^i, \text{ для } i \geq 2$$

$$M_k^1 = M_{k-1}^0 2(k-1) + (k-1) M_{k-1}^1 - (k-1)!$$

Приведенные формулы с использованием очевидного соотношения $N_k = N_k^0 + \dots + N_k^k$ и значений ($M_1^0 = 0, M_1^1 = 1$) определяют искомое распределение последовательно для всех k и $i=0, 1, \dots, k$.

Далее обозначим через L_k^j число таких вариантов последовательного циклического расположения k пар элементов, когда между элементами какой-либо определенной пары находятся j хромосомы. Можно вывести следующую формулу для L_k^j :

$$L_k^j = \frac{(2(k-1))!}{2^{k-1}}, \text{ для } j=0, 1, \dots, k-2$$

$$L_k^{k-1} = \frac{(2(k-1))!}{2^k} + \frac{(k-1)!}{2}$$

И, наконец, число всех вариантов циклического расположения k пар N_k заведомо равняется всем L_k^j по $j=0, 1, \dots, k-1$, т. е.:

$$N_k = \frac{(2k-1)!}{2^k} + \frac{(k-1)!}{2} = \frac{(k-1)(2(k-1))!}{2^{k-1}} + \frac{(2(k-1))!}{2^k} + \frac{(k-1)!}{2}$$

В рассматриваемом нами случае $k=4$; $N_4=318$; $N_4^0=96$;

$$N_1^1=120; \quad N_2^1=72; \quad N_3^1=24; \quad N_4^1=6;$$

$$L_1^0=90; \quad L_2^0=90; \quad L_3^0=90; \quad L_4^0=48;$$

Обозначим через n^i число метафаз с наличием i пар гомологичных хромосом, находящихся в соседстве, через \bar{n}^i — соответствующее ожидаемое число (при гипотезе случайности), тогда

$$\bar{n}^i = N_4^i \frac{n}{318},$$

где n — число всех метафаз.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Проведенные нами исследования показали, что в метафазах лимфоцитов периферической крови у людей контрольной и старческой группы наблюдается ряд закономерностей в расположении гомологичных хромосом по отношению друг к другу.

Результаты расчетов и проверок гипотез приведены в таблицах. Оказалось (табл. 1), что значимое отклонение от гипотезы случайности (в сторону сближения гомологичных хромосом) обнаруживается для объединенной выборки лиц контрольной группы (возраст 20—48 лет) и соответствует больше чем 99%-ному уровню достоверности при 3-х степенях свободы.

Таблица 1

Частота обнаружения пар гомологичных хромосом

Возраст	Пол	Пары гомологичных хромосом					χ^2_3
		N ⁰	N ¹	N ²	N ³	N ⁴	
80—100	♀	26(29)	35(36)	25(22)	8(7)	2(2)	0,8
	♂	30(29)	43(36)	13(22)	10(17)	0(2)	5,2
	♀ + ♂	56(58)	78(72)	38(44)	18(14)	2(4)	2,6
20—48	♀	19(29)	37(36)	22(22)	12(7)	6(2)	12,5
	♂	24(29)	27(36)	28(22)	12(7)	5(2)	11,8
	♀ + ♂	43(58)	64(72)	50(44)	24(14)	11(4)	25,0

Для старческой группы результаты оказались противоположными (табл. 1): достоверное отклонение от гипотезы случайного распределения не обнаруживается, т. е. в старческой группе возможное сближение гомологичных хромосом не наблюдается.

В табл. 2 приведены данные U^i расстояний между хромосомами каждой из 4-х гомологичных пар и соответствующие ожидания (при гипотезе случайности) числа $U^i = L_4^i \frac{n}{318}$.

Подробный анализ сравнения показывает, что значимое отклонение от гипотезы случайности (в сторону сближения) в объединенной выборке лиц среднего возраста обнаруживается для гомологичных хромосом 1-й (1, 2) и 16-й (7, 8) пар и соответствует при 3-х степенях свобо-

Расстояние каждой из 4 пар гомологичных хромосом

Гомологичные пары хромосом	Пол	Расстояние									
		P		P		P		P		X ₁	
		20—48 лет	80—110 лет	20—48 лет	80—110 лет	20—48 лет	80—110 лет	20—48 лет	80—110 лет	20—48 лет	80—110 лет
1—2	♀	36(27)	27(27)	22(27)	35(27)	25(27)	22(27)	13(14,5)	12(14,5)	4,2	3,7
	♂	30(27)	30(27)	27(27)	29(27)	20(27)	28(27)	10(14,5)	9(14,5)	8,6	2,6
	♀+♂	75(54)	57(54)	49(54)	64(54)	45(54)	50(54)	23(29)	21(29)	11,4	4,5
3—4	♀	30(27)	31(27)	27(27)	18(27)	29(27)	25(27)	10(14,5)	22(14,5)	1,9	7,6
	♂	30(27)	22(27)	30(27)	23(27)	23(27)	35(37)	13(14,5)	16(14,5)	1,4	4,5
	♀+♂	60(54)	53(54)	57(54)	41(54)	52(54)	60(54)	23(29)	38(29)	2,2	6,6
5—6	♀	33(27)	32(27)	27(27)	20(27)	23(27)	29(27)	13(14,5)	9(14,5)	2,1	3,2
	♂	32(27)	27(27)	24(27)	32(27)	27(27)	29(27)	13(14,5)	8(14,5)	1,4	4,0
	♀+♂	65(54)	59(54)	51(54)	58(54)	50(54)	58(54)	26(29)	17(29)	3,0	6,0
7—8	♀	40(27)	28(27)	21(27)	30(27)	25(27)	21(27)	10(14,5)	17(14,5)	9,1	2,1
	♂	38(27)	20(27)	21(27)	27(27)	20(27)	30(27)	17(14,5)	13(13,5)	8,1	5,0
	♀+♂	78(54)	48(54)	42(54)	57(54)	45(54)	57(54)	27(29)	30(29)	15,0	1,0
Всего	♀	130(108)	118(108)	97(103)	100(108)	102(108)	97(108)	46(58)	60(58)	12,8	2,1
	♂	130(108)	99(108)	102(108)	111(108)	90(108)	128(108)	53(58)	46(58)	12,7	7,0
	♀+♂	278(216)	217(216)	199(216)	220(216)	192(216)	225(216)	99(106)	106(116)	24,3	1,3

ды уровню достоверности свыше 99%. Для пар (3, 4) и (5, 6) значимое отклонение от гипотезы случайности не наблюдается. При этом в группе индивидуумов женского пола (средний возраст) значимое сближение обнаруживается только в хромосомах 7, 8-й пары, а в группе мужского пола (средний возраст) в хромосомных парах 1, 2 и 7, 8.

В метафазах лимфоцитов группы лиц 80—110 лет значимое отклонение от гипотезы случайности (в сторону сближения) отмечается у женщин для гомологичных пар (3, 4) и у мужчин в отношении гомологичных пар (7, 8).

Для остальных гомологичных хромосом значимое отклонение от гипотезы случайности не наблюдается, т. е. наиболее эффективное расхождение гомологов старческой группы наблюдается в 1 и 3 хромосомных парах обоего пола, в 16-й хромосоме женщины и во 2-й хромосоме мужчин.

Таким образом, в метафазах культур лимфоцитов у индивидуумов в возрасте 80—110 лет отмечается значимое увеличение среднего расстояния между гомологичными хромосомами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из анализа полученных данных следует, что взаимное расположение гомологичных хромосом в метафазах соматических клеток человека изменяется в зависимости от возраста. В контрольной группе наблюдается тенденция к спариванию гомологичных хромосом, в то время как в старческой — расхождение гомологов.

Еще в 1907 году Стевенс [27], изучая клетки дрозофилы *in vivo*, впервые подметил тенденцию к парному сочетанию гомологичных хромосом. В последующие годы в связи с тем, что организация расположения гомологичных хромосом в ядре клетки может создать дополнительную возможность для наследственной информации клетки и что соматическое сдвигание гомологов может сопровождаться кроссинговером, вызывая рекомбинацию генетического материала соматических клеток, феномен соматического сдвигания гомологов стал интенсивно изучаться в растительных [28, 29], животных [15, 23] и соматических клетках человека [12, 17, 18, 20, 24, 25].

В большинстве из представленных литературных исследований была отмечена склонность гомологичных хромосом к ассоциированию друг с другом. В работах указывалось на наиболее сильную тенденцию сближения гомологов у 1 [17], 3 и 16 [25] хромосомных пар (анализировались метафазы культур кожи и периферической крови от нормальных мужских и женских особей). Данные настоящего исследования в основном подтверждают правильность этих наблюдений для возрастной группы 20—48 лет. Так, значимое отклонение от гипотезы случайности (в сторону сближения) обнаруживается для гомологичных пар (1, 2) и (7, 8).

Изучением спаривания гомологов *triticum aestivum* [9, 10, 11] было показано, что соматическая ассоциация гомологов регулируется генной системой, локализованной на гомологичных хромосомах группы 5, т. е. в хромосомах 5A, 5B, 5D. Длинное плечо хромосомы 5B несет ген (S), который подавляет ассоциацию гомологов по длине и таким образом стремится к индуцированию случайного распределения гомологов в ядре соматических клеток. С другой стороны, короткое плечо хромосомы 5B и длинное и короткое плечи хромосом 5A и 5D несут гены, которые запускают соматическую ассоциацию гомологов. Анализируя влияние дозы 5B хромосомы на взаимное расположение гомологов в метафазе митоза, Фельдман с соавторами [16]

пришли к выводу, что гомологичные хромосомы лежат в ядре ближе друг к другу, чем гомеологи и что генетические факторы изменяют относительные положения точек на ядерной мембране, в которых они касаются гомологичные хромосомы.

При старении клеток человека в хромосомах происходит прогрессивная гетерохроматинизация [4, 5, 6, 8], которая в ряде случаев проявляется между гомологами асинхронно [5]. Асинхронная гетерохроматинизация представляет фактор, блокирующий конъюгацию хромосом.

Учитывая это, мы склонны предположить, что развивающаяся с возрастом организма гетерохроматинизация участков хромосом вызывает асинхронность циклических преобразований хромосом в клеточном цикле, и тем самым либо создает условия для блокирования притяжения гетерохроматических районов в гомологичных хромосомных парах, либо инактивирует действие определенных генов, ответственных за проявление соматической ассоциации. Возможно, этот эффект прогрессирует и является причиной усиленного снижения спаривания гомологов от индивидуумов среднего возраста к индивидуумам 80—110 лет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Будяков В. И., Золотарев В. М. В сб.: Успехи современной генетики, «Наука», М., 3, 1971, 254—295.
2. Дубинин Н. П., Гольдман И. Л., Золотарев В. М., Иоффе Э. Л. Цитология, 8, 2, 178—186, 1966.
3. Лежава Т. А. Цитология, 10, 241—248, 1968.
4. Лежава Т. А. Тезисы симпозиума по цитогенетике старения. Тбилиси, 1977, 48—52.
5. Лежава Т. А. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 5, 465—473, 1977.
6. Лежава Т. А., Гогниашвили О. Ш., Гвазава Э. В. Тезисы симпозиума по цитогенетике старения, Тбилиси, 1977, 52—55.
7. Навашин С. Г. ДАН СССР, 4, 142—144, 1926.
8. Прокофьева-Бельговская А. А., Гиндилис В. М., Вешнева И. В., Гринберг К. Н., Богомазов Е. А., Подугольникова О. Н., Исаева И. И., Раджабли С. И., Целларнус С. А. Цитология, 8, 2, 158—168, 1966.
9. Avivi L., Feldman M., Bushuk W. Genetics, 62, 745—752, 1969.
10. Avivi L., Feldman M., Bushuk W. Genetics, 65, 585—592, 1970.
11. Avivi L., Feldman M. Genetics, 73, 379—385, 1973.
12. Barton D. E., David F. N., Fix E. Biometrika, 50, 1—2, 23—29, 1963.
13. Barton D. E., David F. N., Merington M. Ann. hum. genet., 28, 2, 123—128, 1964.
14. Barton D. E., David F. N., Merington M. Ann. hum. genet., 29, 139—146, 1965.
15. Cohen M., Enis P., Pfeifer C. Cytogenetics, 11, 145—152, 1972.
16. Feldman M. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 55, 1447—1453, 1966.
17. Hens L., Kirsch-Volobers K., Susanne K., Galperin-Limaire H. Humangenetik, 28, 303—311, 1975.
18. Hoehn H., Martin G. M. Cytogen. a. cell genet., 12, 443—452, 1973.
19. Juriek D. K. Chromosoma, 50, 313—326, 1975.
20. Kowarzyk H., Stein-Hous H., Szymaniec S. Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Biol., 15, 1, 21—25, 1967.
21. Murrington M., Penrose L. S. Ann. hum. genet., 27, 257—259, 1964.
22. Moorhead P. S., Nowell P. D., Mellman W. J., Battips P. M., Hungerford D. A. Exp. Cell. Res., 20, 3, 613—616, 1960.

23. Nichols W., Bradi C., Dwighi S., Bowni W. *Cytogenetics*, 1, 46—52, 1972.
24. Ros Y. *Humangenetik*, 6, 110—130, 1968.
25. Schneiderman L., Smith C. *Nature*, 195, 1229—1230, 1962.
26. Sele B., Jalbert P., van Cutsem B., Lucas M., Mouriquand C., Bouchez R. *Hum. Genet.*, 39, 1, 36—61, 1977.
27. Stevens N. M. J. *exp. Zool.*, 5, 359—374, 1908.
28. Vogel F., Schroeder R. M. *Humangenetik*, 25, 265—297, 1974.
29. Werry P., Staffelsen K., Engels F., Laan F. *Chromosoma*, 62, 93—101, 1977.



ადამიანის სომატური უჯრედების მეტაფაზებში ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა განლაგების ცვალებადობა ასაკთან დაკავშირებით

თ. ლეჟავა, რ. ჩიტაშვილი

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი,
თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტის ცენტრალური საპრობლემო კვლევითი
ლაბორატორია

რ ე ზ ი უ მ ე

ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა არაშემთხვევითი ურთიერთგანლაგების ჰიპოთეზის შესამოწმებლად თითოეულ მეტაფაზაში ვთვლიდით ერთმანეთის მახლობლად განლაგებულ ყველა ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა რიცხვს.

ჩატარებული ანალიზის შედეგად გამოიკვეა, რომ 80—110 წლის ასაკის მქონე პირთა ლიმფოციტების კულტურათა მეტაფაზებში ჰომოლოგიურ ქრომოსომათა შორის მანძილი მნიშვნელოვნად არის გაზრდილი, ხოლო საშუალო ასაკში ჰომოლოგიური ქრომოსომები ერთმანეთთან უფრო ახლოს არიან განლაგებულნი.

VARIATION OF THE DISTRIBUTION OF HOMOLOGOUS CHROMOSOMES IN METAPHASES OF HUMAN SOMATIC CELLS AS RELATED TO AGE

T. A. LEZHAVA, R. Y. CHITASHVILI

The State University, State Medical Institute, Tbilisi, USSR

Summary

To verify the hypothesis on the non-random interdisposition of homologous chromosomes the number of all adjacent homologous chromosomes was determined.

Analysis has shown that in the metaphases lymphocyte culture of the individuals aged 80—110 shows a considerable increase in the distance between the homologous chromosomes, while in middle age they come closer.

ЭМБРИОТОКСИЧЕСКОЕ И МУТАГЕННОЕ ДЕЙСТВИЕ ВИРУСА ГРИППА А₀ НА ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ

А. Г. Пирцхелани, К. В. Чачава, Д. И. Кристесашвили,
Б. М. Корсантия

*НИИ перинатальной медицины, акушерства и гинекологии МЗ ГССР, Тбилиси,
Тбилисский государственный медицинский институт,
Тбилисский государственный университет*

Поступила в редакцию 15.5.1978

Изучалось эмбриотоксическое и мутагенное действие вируса гриппа А₀ на лабораторных мышей.

Однократное заражение беременных мышей вирусом гриппа А₀/PR8 обусловливало резкое повышение предимплантационной гибели мышинных зародышей. После имплантации эффект эмбриотоксического действия постепенно ослаблялся и достигал максимума на 7 день беременности, когда погибали все эмбрионы. По отношению к вирусу гриппа А₀ хромосомы матерей и их эмбрионов характеризовались высокой чувствительностью. Выявлялось, что к гриппозной инфекции более чувствителен хромосомный аппарат эмбрионов. Частота хромосомных aberrаций у эмбрионов была более высокой на 5 день инфицирования их матерей, когда все метафазы были aberrантными. Диффузные поражения хромосом как у матерей, так и у их эмбрионов обнаруживались чаще ($P < 0,001$), чем единичные.

Объяснение влияния вирусов на генетический аппарат клеток человека и млекопитающих представляет одну из важных проблем медицинской генетики.

Известно, что различные вирусы (в частности вирус гриппа) вызывают нарушения внутриутробного развития. Эмбриотоксическое действие вируса гриппа было показано многими исследователями на основании клинических и экспериментальных данных [5, 6, 20, 3, 11].

В настоящее время известно, что вирус гриппа характеризуется также повреждающим действием на наследственный аппарат. Его мутагенное действие установлено на дрозофилах, в культурах лейкоцитов человека и эмбриональных фибробластов мышей, а также на клетках костного мозга мышей и их плодов [1, 9, 8, 14, 4, 12, 18].

При объяснении механизма эмбриотоксического действия вируса гриппа важная роль принадлежит тщательному анализу цитогенетических изменений в клетках матерей и эмбрионов при гриппозной инфекции в период беременности.

Целью настоящего исследования было изучение влияния вируса гриппа А₀ на эмбриональное развитие мышей и на хромосомный аппарат клеток беременных мышей и их эмбрионов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на мышах линии F₁ (СВА×С₅₇Вl₆). Первым днем беременности считали день обнаружения влагалищных пробок у самок после подсаживания к самцам.

Мышей заражали в различные сроки беременности аллантоическим вирусом гриппа типа A₀/PR₈ (интраназально по 0,2 мл в дозе 10⁶ ЭИД₅₀ (0,2 мл).

Учет результатов эмбриотоксического действия вируса гриппа производили на 18 день беременности. После лапаротомии в яичниках подсчитывали число желтых тел, в матке — число мест имплантации, количество живых и погибших зародышей.

Таблица 1

Влияние вируса гриппа A₀/PR₈ на эмбриональное развитие мышей (учет результатов на 18-й день беременности)

Заражение в указанные дни беременности	Кол-во мышей в группе	Кол-во желтых тел в яичниках	Гибель эмбрионов до имплантации		Кол-во мест имплантации	Гибель эмбрионов после имплантации		Общая эмбриональная смертность		Выжило
			абс. число	% ± стат. ош.		абс. число	% ± стат. ош.	абс. число	% ± стат. ош.	
1	15	128	77	60,1 ± 4,32	51	8	15,6 ± 5,08	85	66,4 ± 4,0	43
3	16	132	73	55,3 ± 4,32	59	30	22,7 ± 5,45	103	78,8 ± 3,6	29
5	14	116	20	17,2 ± 3,5	96	78	67,2 ± 4,79	98	84,4 ± 3,26	18
7	13	106	10	9,4 ± 2,83	96	96	90,6 ± 2,26	106	100,0	0
10	12	92	8	8,6 ± 2,92	84	62	73,8 ± 4,79	70	76,0 ± 4,4	22
15	15	124	12	9,6 ± 2,64	112	20	17,8 ± 3,61	32	25,8 ± 3,9	92
Контроль	30	255	30	11,8 ± 2,02	232	27	10,5 ± 1,71	57	22,3 ± 2,6	198

Хромосомные препараты 4-дневных зародышей готовились методом Тарковского [21] в модификации Баранова [2]. Хромосомные препараты 8—12-дневных эмбрионов готовились по методу Врублевской — Дыбана [22]. Хромосомы беременных самок определяли в клетках костного мозга [17]. Тотальные препараты окрашивали молочнокислым орсеином.

Статистическую обработку материала проводили используя критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Однократное заражение вирусом гриппа беременных мышей на равных стадиях эмбриогенеза вызывало высокую степень предимплантационной гибели эмбрионов (табл. 1). Если показатели смертности при воздействии вируса в начальные сроки внутриутробного развития составляли 66,4—84,4%, то заражение на 7 день беременности сопровождалось гибелью всех эмбрионов.

При заражении вирусом гриппа на 10 день беременности эмбриотоксическое действие вируса постепенно снижалось и заражение на 15 день беременности уже не приводило к статистически достоверному повышению постимплантационной гибели мышинных плодов. Полученные результаты соответствуют данным Барилыка и Кучерова [3], однако в наших опытах при заражении на 1—5 день беременности частота гибели зародышей была выше, что можно объяснить более высокой заражающей дозой вируса.



Результаты цитогенетического анализа клеток костного мозга беременных мышей, зараженных вирусом гриппа Ао/PR8, представлены в табл. 2. Видно, что вирус гриппа вызывает структурные изменения хромосом чаще чем в контроле ($P < 0,001$), причем их частота постепенно возрастает и на 7 сутки заражения достигает 86,08% (в контроле 2,79%).

Хромосомный анализ 8—12-дневных (на стадии активного органогенеза) эмбрионов показал (табл. 2), что их хромосомы оказались более чувствительны к вирусу гриппа, чем хромосомы матерей. Самый большой процент хромосомных нарушений отмечался на 5 день после инфицирования, когда все метафазы были аберрантными.

При изучении хромосом 3—4-дневных эмбрионов было показано (табл. 2), что число хромосомных аберраций на 3 день после заражения достигало 84% (в контроле 16,6%).

Наши данные согласуются с наблюдениями ряда авторов, показавших, что химические мутагены в большей степени повреждают клетки плода и эмбриона, чем клетки взрослого организма [7, 19], что, вероятно, связано с несовершенством защитно-приспособительных механизмов эмбриона, а в случае действия вируса гриппа и с особенностями биологии возбудителя, для которого эмбриональная ткань является оптимальной средой для развития.

При сравнении числа хромосомных нарушений у 4-дневных эмбрионов и 8—12-дневных зародышей на 3 день после заражения, видно, что разница статистически недостоверна.

Цитогенетический анализ показал, что вирус гриппа вызывает два типа повреждений хромосом: единичные (хромосомные и хроматидные аберрации) и диффузные (пульверизация, фрагментация, деспирализация и слипание). Диффузные повреждения вызывались чаще чем единичные ($P < 0,001$).

Диффузные изменения хромосом в виде набухания, склеивания, деспирализации и преждевременного расхождения хроматид в центральной области наблюдали при воздействии вируса кори, герпеса поллиомелита [13, 16, 10, 15]. Кроме того, в диплоидных клетках легкого человека, инфицированных вирулентным вариантом вируса гриппа, были обнаружены метафазы с пульверизацией, фрагментацией, деспирализацией, преждевременным расхождением и слипанием [9].

Исходя из того, что клетки с повреждениями хромосом, особенно при их диффузном поражении, нежизнеспособны, а такие изменения наблюдались в большом количестве (100%) клеток эмбрионов, понятно, что эти индивиды не могут выживать.

Все вышесказанное позволяет думать, что в основе эмбриотоксического действия вируса гриппа лежит именно поражение хромосом, особенно их диффузные изменения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Ю. Н., Малюта С. С. В сб.: Репродукция, молекулярное строение и биохимия вирусов, «Медицина», М., 1, 1971, 109—112.
2. Баранов В. С. Онтогенез, 3, 229—238, 1976.
3. Барилек И. Р., Кучерова Н. Т. Архив анат., 11, 53—58, 1972.
4. Бышовец Т. Ф. Цитология и генетика, 1, 19—21, 1975.
5. Голубев Л. Н. В сб.: Физиология и патология внутриутробного плода и новорожденного, «Здоровья», Киев, 1965, 136—139.
6. Гулкевич Ю. В., Акуш. и гинек., 6, 10—14, 1965.
7. Дыбан А. П., Удалова Л. Д. Генетика, 4, 52—65, 1967.
8. Кучерова Н. Т., Бышовец Т. Ф., Иванова А. П. Акуш. и гинек., 9, 30—31, 1973.



9. Медведева М. Н., Водейко Г. М., Голубев Д. Б. Цитология, 6, 753—760, 1972.

10. Михайлова Г. Р., Горшунова Л. П. Генетика, 5, 48—56, 1969.

11. Оганесян О. Т., Ритова В. В. Акуш. и гинек., 11, 3—8, 1970.

12. Пирцхелани А. Г., Кристесашвили Д. И., Корсаунт Б. М. Мат. к заседанию секции генетических аспектов проблемы «Человек и биосфера», МНТС при ГКНТ СМ СССР, М., 1976, 28.

13. Радышич Н. С., Левенштам М. А., Захарченко А. П. Цитология, 11, 4, 476—485, 1969.

14. Фролов А. Ф., Дядюн С. Т. Цитология и генетика, 4, 296—299, 1970.

15. Bartsch H. D., Habermehl O. K., Diefenthal W. Exp. Cell Res., 4, 48, 671—675, 1967.

16. Voiron M., Tanzer J., Thomas M., Hampe A. Nature, 209, 737—738, 1966.

17. Ford C. E., Wollam D. Exp. Cell. Res., 32, 320—326, 1963.

18. Harnden S. G. Amer. J. Hum. Genet., 16, 204—213, 1964.

19. Roux C., Emerit I., Taillemete J. L. Teratology, 4, 3, 303—315, 1971.

20. Sterckx P. Bull. Soc. Roy. Belg. Gynec. Obstet., 28, 6, 439—441, 1958.

21. Tarkowski A. K. Cytogenetics, 6, 394—400, 1966.

22. Wroblewska L. J., Dyban A. P. Stain Technol., 44, 147—150, 1969.

ლაბორატორიულ თავბეზზე გრიპის A₀ ვირუსის ემბრიოტოქსიკური და მუტაგენური მოქმედება

ა. ფირცხელანი, კ. ჩახავა, ჯ. ჰრისტესაშვილი, ბ. კოსანბთია

საქართველოს სსრ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს პერინატალური მედიცინისა და მენობა-გინეკოლოგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი, თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტი, თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რ ე ზ ი უ მ ე

მაკე თავგების იმპლანტაციამდე ერთჯერადი ინფიცირება გრიპის A₀/PR₈ ვირუსით იწვევს მათი ჩანასახების სიკვდილიანობის მკვეთრ გაზრდას. იმპლანტაციის შემდეგ ვირუსის ემბრიოტოქსიკური მოქმედების ეფექტი თანდათან იზრდება და მაქსიმუმს აღწევს მაკეობის მეშვიდე დღეზე ინფიცირებისას: ამ დროს ყველა ემბრიონი კვდება. ასევე მეტად მგრძობიარენი არიან გრიპის ვირუსის A₀-ს მიმართ დედებისა და მათი ემბრიონების ქრომოსომები. გრიპოზული ინფექციის მიმართ უფრო მგრძობიარე აღმოჩნდა ემბრიონთა ქრომოსომული აპარატი. ემბრიონებში ქრომოსომული აბერაციების სიხშირე ყველაზე მაღალი იყო ინფიცირებიდან მეხუთე დღეს, როცა ყველა მეტაფაზა აბერანტული იყო. როგორც ემბრიონებში, ასევე მათ დედებში უფრო ხშირად გვხვდებოდა ($P < 0,001$) ქრომოსომათა დიფუზური დაზიანებები, ვიდრე ერთეული აბერაციები.

AN EMBRYOTOXIC AND MUTAGENOUS EFFECT OF INFLUENZA
Ao VIRUS IN LABORATORY MICE

A. G. PIRTSKHELANI, K. V. CHACHAVA, J. I. KRISTESASHVILI,
B. M. KORSANTIA



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

Summary

An embryotoxic and mutagenous effect of influenza Ao virus has been studied in laboratory mice. A single infection of pregnant mice with influenza Ao/PR8 virus resulted in a sharp increase of mice embryo preimplantation death. After the implantation this effect increased gradually and reached its maximum by the 7th day of pregnancy when all the embryos died. With respect to influenza Ao virus maternal and embryonal chromosomes were characterized by a high sensitivity. It appeared that the embryonal chromosomal apparatus is more sensitive to the influenza. The frequency of chromosomal aberration in embryos was higher by the 5th day after their mother's infection when all the metaphases were aberrant. Diffuse damages of chromosomes both in mothers and in their embryos were found more often ($P < 0,001$) than single ones.

УДК 612.821.2:577.591.481.1

РАДИОБИОЛОГИЯ

ИЗМЕНЕНИЯ РИТМИКИ ПОТЕНЦИАЛОВ МОЗГА КРОЛИКОВ ПРИ ОБЩЕМ ОБЛУЧЕНИИ ДОЗОЙ 800 Р

К. Ш. Надарейшвили, Г. Б. Фейгин, В. Я. Сандодзе,
Р. Н. Корцадзе

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

Поступила в редакцию 20.2.1978

В хронических опытах на животных с вживленными в соматосенсорную кору (ССК), гиппокамп (ГК), задний гипоталамус (ЗГ) и мезенцефalicескую ретикулярную формацию (МРФ) электродами с помощью ЭВМ и автоматизированной системы частотного анализа была изучена динамика изменений ритмики биопотенциалов в указанных структурах. Частотный анализ, обобщение и сравнение изменений ритмики в этих структурах проводили в динамике на разных этапах развития лучевой болезни (ЛБ) в состоянии пассивного бодрствования с применением методов параметрической и непараметрической статистики. Обнаружено, что наиболее характерными для тотального облучения в дозе 800 Р у кроликов являются: ранняя депрессия суммарной биоэлектрической активности в ССК и ЗГ с тенденцией восстановления исходной ритмики к началу разгара ЛБ, селективная депрессия Δ -активности в коре в период разгара ЛБ с предрасположенностью к развитию судорог и прогрессирующего резкого угнетения θ -активности гиппокампа в поздних стадиях течения ЛБ на фоне резкого увеличения Δ - и θ -активности в ЗГ, а также Δ - и α -активности в ГК и МРФ. Стабильная воспроизводимость результатов позволяет наметить конкретные пути выявления диагностической и прогностической ценности количественного электроэнцефалографического обследования при лучевых поражениях.

К настоящему времени накоплен огромный экспериментальный и клинический материал об изменениях суммарной биоэлектрической активности почти всех функциональных отделов мозга при лучевых поражениях различной тяжести. Однако абсолютное большинство этих работ носит качественный характер. Имеющиеся в литературе единичные количественные исследования, в том числе выполненные в нашей лаборатории [1—4], охватывают лишь некоторые стороны количественного анализа и еще недостаточны для того, чтобы можно было однозначно оценить характер и динамику изменений биоэлектрической активности мозга животных при различных формах ЛБ. В связи с этим практически невозможно сделать конкретные выводы о механизмах наблюдаемых сдвигов, их диагностическом и прогностическом значении, с корреляции наблюдаемых количественных изменений с тяжестью лучевого поражения ЦНС, о значении этих расстройств функции мозга для течения и исхода лучевой болезни вышних животных и человека и т. д.

Значительные трудности на этом пути возникают в связи с тем, что суммарная биоэлектрическая активность различных отделов мозга является исключительно подвижным процессом, характер которого

определяется уровнями мотивации и эмоционального напряжения, суточными и сезонными биоритмами и т. д. Между тем указанные особенности не всегда учитывались в должной мере. Более того, выявленные в обычных экспериментальных условиях изменения практически невозможно однозначно трактовать, поскольку остается невыясненным их перзичный лусковой механизм. Несмотря на это, пока, видимо, нет оснований относить количественную электроэнцефалографию к категории неадекватных методов для изучения нейрорадиобиологических проблем.

Учитывая изложенное, работа нашей лаборатории направлена на многоплановое количественное нейрорадиобиологическое исследование некоторых циклических физиологических состояний, имеющих стабильно воспроизводимые электрографические корреляты, например глубокий медленный сон, пассивное бодрствование или весь цикл бодрствования-сон. Наряду с этим изучались электроэнцефалографические корреляты и тесты на реактивность при воздействии различных сенсорных сигналов. С этой целью были начаты параллельные опыты на кроликах и кошках в условиях поведенческого и электроэнцефалографического наблюдения за животными с хронически вживленными электродами на разных этапах развития ЛБ. В настоящей статье обобщены первые результаты, полученные на кроликах при изучении динамики процессов в состоянии пассивного бодрствования в течение 20 дней после общего облучения в дозе 800 Р. Результаты параллельно проведенных опытов при облучении в той же дозе головы и при экранировании тела, а также при облучении тела с экранированием головы будут рассмотрены в дальнейших публикациях.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

Опыты проведены на 18 кроликах породы шаншилла весом 2,5—2,7 кг. За 5—6 дней до начала поведенческих наблюдений и ЭЭГ-исследований под местным обезболиванием производилось вживление биполярных электродов в ГК, передний и задний гипоталамус (ПГ и ЗГ соответственно), МРФ, ССК и в зрительную кору (ЗК). Облучение проводилось после того, как происходила стабилизация ритмики биопотенциалов указанных структур. В контрольных опытах (6 кроликов) при ежедневном наблюдении в течение месяца без облучения это состояние держалось до 20—25 дней. В дальнейшем заметно изменялись межэлектродное сопротивление и амплитудные показатели биопотенциальной активности указанных структур. Это вынудило нас ограничиться 20 днями ЭЭГ наблюдений, тогда как клинко-физиологическое обследование, в том числе морфологическое, цитохимическое, биофизическое и биохимическое исследование, проводилось в течение месяца.

Облучение проводили на спаренной установке типа РУТ-II при условиях: 200 кВ, 20 мА, фильтры — 0,5 мм Си и 1 мм АI, мощность дозы — 24,5 Р/мин. Дозиметрический контроль осуществлялся с помощью аппарата УА — 18 (РГГ, ГДР).

Биоэлектрическую активность записывали на многоканальный магнитный регистратор оригинальной разработки с последующей (после морфологической идентификации положения вживленных электродов) обработкой записей двумя различными способами: с помощью четырехканального частотного анализатора-интегратора [5—6] и системотехнического комплекса ЭКА-17 [7], разработанных в нашей лаборатории. В настоящей статье рассматриваются данные, полученные путем частотного анализа биоэлектрической активности ССК, ГК, ЗГ и МРФ.

Результаты частотного анализа интегрирования биопотенциалов

этих структур в 10—15 5-секундных эпохах автоматически выводились на перфоленту, вводились в архив ЭВМ «Минск-32» и обобщались для всех контрольных и облученных животных на всех этапах наблюдения. Результаты спектрокогерентного анализа этих записей, ввиду большого объема информации, в настоящую статью не вошли и будут опубликованы отдельно. Более подробно экспериментальная техника и алгоритмы обработки записей биопотенциалов мозга рассмотрены в наших методических разработках [5—7].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлены обобщенные данные результатов частотного анализа биоэлектрической активности ССК всех кроликов данной серии до и на различных этапах ЛБ. Из рисунка видно, что в течение часа после облучения (О) происходит заметное угнетение всех ритмов. Однако это угнетение несколько отличается от обычной диффузной десинхронизации, выявленной нами ранее в процессе облучения и в течение первых минут после воздействия [8, 9]. В последнем случае не отмечалось столь резкого уменьшения амплитуд высокочастотных составляющих, в частности γ -ритма. Тем не менее, в целом по распределению ритмов из данном этапе наблюдения имеет место десинхронизация биоэлектрической активности ССК. Уменьшение абсолютных интегрированных значений ($\mu\text{В/с}$) всех ритмов по сравнению с исходными и фоновыми (Φ) данными статистически достоверно с большой вероятностью. Об этом можно судить по 95%-ным доверительным интервалам, нанесенным на кривых. Более того, не только в течение часа, но и всего первого дня после облучения, наряду с абсолютными, удельные значения всех изученных частотных составляющих (ритмов) коры резко изменены и, судя по непараметрическому критерию χ^2 , эти различия являются существенными ($p < 0,05$).

В целом средние данные всех опытов с общим облучением кроликов говорят о том, что в ССК в условиях пассивного бодрствования в день облучения (О) наблюдается выраженная, но атипичная десинхронизация. Забегая несколько вперед, можно указать, что в коре такое состояние держится в течение всего периода наблюдения, т. е. 20 дней, хотя «структура» десинхронизации не всегда одинакова. Например, через один день после облучения, хотя и намечается тенденция восстановления корковой активности, характерной для пассивного бодрствования кроликов, к моменту появления основных, в том числе гематологических признаков разгара лучевой болезни (третий день после облучения), десинхронизация становится еще более отчетливой с выраженным превалированием высокочастотных компонентов β - γ диапазонов. Обращает на себя внимание и то, что в течение этого времени веретенный ритм (σ) статистически достоверно угнетен.

Начиная с 5 дня вновь намечается тенденция к восстановлению исходной корковой ритмики и, несмотря на значительные различия абсолютных интегрированных значений отдельных ритмов, их распределение, в том числе и по удельным значениям, достоверно не отличается от фоновой картины. Значимость уровня достоверности различий в распределении ритмов коры в течение 7—15 дней после облучения по непараметрическому критерию несущественна ($p > 0,05$). Следовательно, распределение показателей корковой ритмики по абсолютному и удельному значениям можно отнести к одной и той же генеральной совокупности чисел. Исключение составляет длящееся до 1—2 суток селективное угнетение низкочастотного Δ -ритма. Как правило, это на-



блюдается не раньше 9—10 дня после облучения. В это время у облученных животных очень легко вызвать развитие судорог прерывистым звуковым или световым раздражением. Аналогичная картина

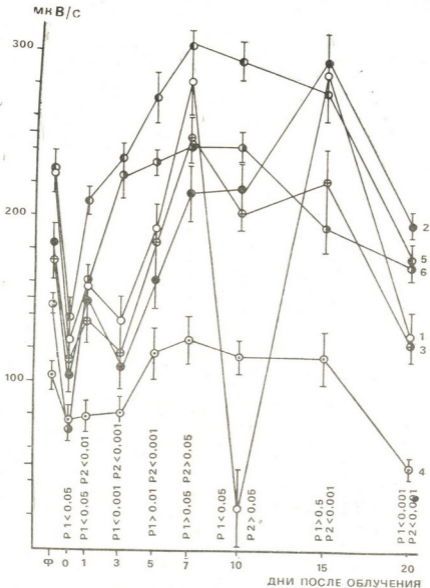


Рис. 1. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности сенсомоторной коры до (Ф) и на разных этапах после тотального облучения в дозе 800 Р. По оси ординат—средние интегрированные значения для отдельных ритмов (мкВ/с); по оси абсцисс—дни после облучения: 1—Δ, 2—Θ, 3—α, 4—σ, 5—β и 6—γ-ритмы. На кривых нанесены 95%-ные доверительные интервалы. p₁—достоверность различий распределений ритмов по критерию χ^2 по сравнению с фоном; p₂— то же для предыдущего этапа наблюдения

была выявлена в нашей лаборатории ранее [3, 4], но при значительно больших дозах и в процессе облучения. Как показали результаты биохимического и физико-химического исследования, выполненного в нашей лаборатории на тех же животных при общем облучении кро-

ликов в дозе 800 P, развитие подобного гиперсенситивного периода можно прогнозировать не только по селективному угнетению в коре, но и по изменению содержания некоторых биогенных аминов и ионов металлов в плазме крови.

Через две недели после облучения вновь возрастает абсолютное и удельное значения Δ -составляющей, склонность к развитию судорог

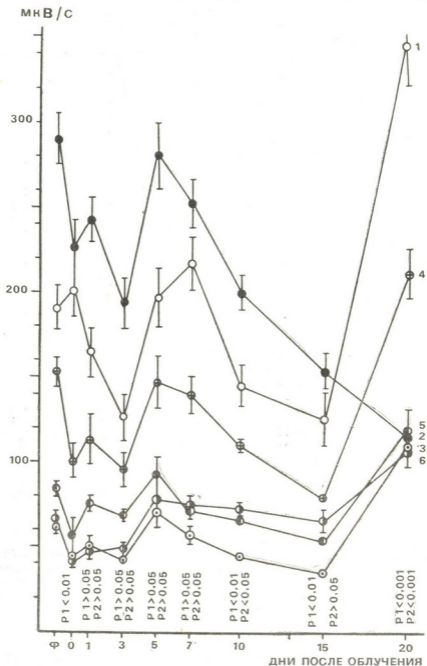


Рис. 2. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности гиппокампа до (Ф) и на разных этапах после тотального облучения в дозе 800 P. Обозначения те же, что и на рис. 1

почти исчезает, а в суммарной активности коры начинает преобладать Θ -ритм. Доминирование Θ -ритма в коре отмечается до конца наблюдения, хотя по абсолютному значению он близок к исходному.

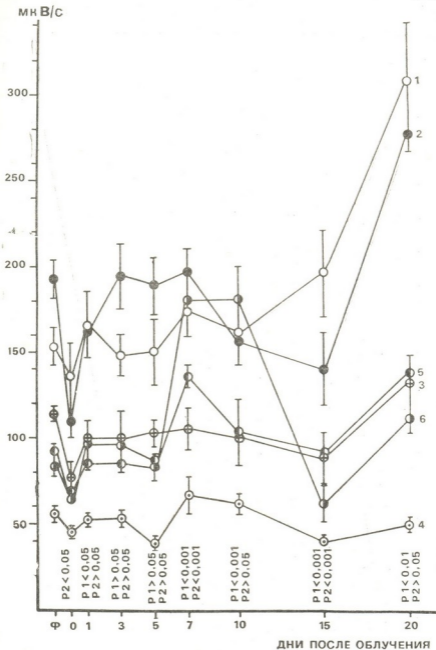


Рис. 3. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности заднего гипоталамуса до (Ф) и на разных этапах после тотального облучения в дозе 800 P. Обозначения те же, что и на рис. 1

тогда как все остальные ритмы, за исключением γ -составляющей, уменьшены по сравнению с исходными данными и контролем на двадцатый день параллельного наблюдения в группе животных без облучения.

Доминирование Θ -активности и угнетение Δ -ритма в коре к 20 дню после облучения животных выявляется на фоне резкого уменьшения Θ -активности и столь же резким увеличением Δ - и α -составляющих в ГК и МРФ. В это же время имеет место некоторый рост удельной Δ - и Θ -активности в ЗГТ, но, как показал спектрокогерентный анализ, это является причиной превалирования Θ -активности в ССК.

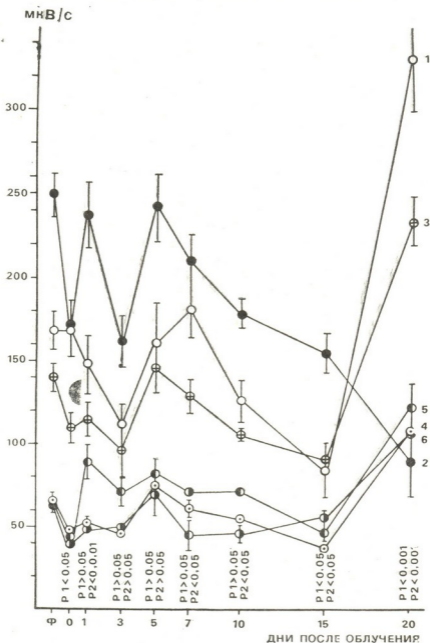


Рис. 4. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности мезенцефалической ретикулярной формации до (Ф) и на разных этапах после тотального облучения в дозе 800 Р. Обозначения те же, что и на рис. 1

Как видно из рис. 1 и 2, доминирование Θ -активности и угнетение Δ -ритма в коре к 20 дню после облучения выявляются на фоне уменьшения Θ -активности более чем в два раза и столь же резким увеличением Δ - и α -составляющих в ГК и МРФ. Правда, в это же время имеет место некоторый рост удельной Δ -, Θ -активности в ЗГТ (рис. 3 и 4).

В ГК (рис. 2) сразу после облучения происходит статистически достоверное угнетение основных ритмов, но в отличие от коры уменьшение абсолютных величин ритмов ($мкВ/с$) не столь резкое, как в коре. К тому же, если в коре Δ -составляющая уменьшалась почти в 2 раза, в ГК происходит даже некоторое ее увеличение. Если по изменению корковой активности можно было еще говорить о возможной десинхронизации в обычном физиологическом смысле, то ранние изменения гиппокампальной активности однозначно указывают на то, что имеющаяся на данном этапе десинхронизация является специфичной для лучевого воздействия и, как это было показано в нашей лаборатории, других стрессоров, например, болевого раздражения. Во всех случаях десинхронизации, вызванной адекватными сенсорными сигналами, происходит заметное увеличение Θ -активности гиппокампа. В рассматриваемых опытах угнетение Θ -ритма наблюдается в течение продолжительного периода (1—3 день после облучения).

Начало разгара лучевой болезни сопровождается почти полным восстановлением гиппокампальной ритмики, но в дальнейшем, вплоть до начала рековалесцентного периода (15 день после облучения), продолжается вторая волна снижения всех или почти всех биоритмов ГК. С 15 дня после облучения суммарная биоэлектрическая активность начинает резко увеличиваться. Но это не является показателем нормализации гиппокампальной активности. Скорее наоборот. На этом фоне происходит резко выраженная селективная депрессия Θ -активности ГК, заметно возрастают удельные Δ - и α -активности гиппокампа. Начиная с десятого дня после облучения распределение ритмов в суммарной биоэлектрической активности гиппокампа заметно изменяется по сравнению с контрольными значениями. Эта перестройка гиппокампальной ритмики, судя по критерию χ^2 , является существенной. Существенными по данному критерию являются также различия между распределением гиппокампальной ритмики на 20 день общего облучения по сравнению с гиперсенситивным периодом (7—15 день лучевой болезни). Обращает на себя внимание тот факт, что в конце наблюдения (20 день) в ГК доминируют Δ - и α -ритмы, тогда как характерный в этой структуре Θ -ритм имеет такую же выраженность, как другие высокочастотные составляющие.

В заднем гипоталамусе (рис. 3), так же как и в ССК и ГК, наблюдается начальная депрессия бисэлектрической активности. На данном и последующем этапах развития ЛБ изменения ритмики ЗГТ имеют характерные особенности. Это, прежде всего, довольно быстрое восстановление Θ -активности, которая несколько снижается в гиперсенситивном периоде (7—10 день) и резко возрастает к концу наблюдения. Особенно следует указать на изменение β -активности ЗГТ. В гиперсенситивном периоде происходит его резкое увеличение (более чем в 3 раза) с таким же резким снижением к началу рековалесцентного периода. По изменению β -активности в ЗГТ можно безошибочно определять предрасположенность к развитию судорог, вызванную тотальным облучением. Аналогично, но менее заметно, изменяются σ - и γ -ритмы. На всех этапах пострадиационного наблюдения структура ритмики электрической активности заднего гипоталамуса по критерию χ^2 существенно отличается от исходного нормального состояния. При этом с каждым последующим днем эти различия становятся все более существенными.

Пока трудно определить, в какой мере характерные для ЛБ изменения ритмики ЗГ обусловлены прямым нарушением процессов трогенеза в данной структуре и какова доля, приходящаяся на изменение других отделах мозга, функционально связанных с гипоталамусом, и изменений общего гормонального и ионного статуса животного. Общеизвестно, что нейроны этой структуры отчетливо реагируют на многие нейрогормоны, в том числе аденокортикотропный, а также на изменение баланса электролитов в плазме. С другой стороны, уже давно выявлены заметные изменения гормонального и ионного статуса при лучевых поражениях, а также при стрессе различной этиологии.

Изменения ритмики в мезенцефалической ретикулярной формации (рис. 4) во многом сходны с таковыми в гиппокампе. Несмотря на значительные количественные различия, общий характер изменения ритмики в этих структурах почти одинаков, с той лишь разницей, что в МРФ селективная депрессия Θ -ритма еще более выражена. Доминирующий в нормальных условиях и в течение всего пострадиационного периода Θ -ритм МРФ становится наименее выраженным к концу наблюдения (20 день).

Суммируя изложенное, можно констатировать, что тотальное облучение в дозе 800 R вызывает у кроликов стабильно воспроизводимые волнообразные изменения ритмики биопотенциалов ССК, ГК, ЗГ и МРФ. Динамика этих изменений в первые 20 дней течения ЛБ коррелирует с известными данными об изменениях неврологического статуса при лучевых поражениях и намечает конкретные пути выявления диагностической и прогностической ценности количественной электроэнцефалографии при данной патологии. Эти вопросы будут рассмотрены в последующих публикациях, посвященных изменениям ритмики биопотенциалов при изолированном облучении головы и туловища животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Надарейшвили К. Ш., Бакрадзе О. С., Дашиани М. Г., Сандодзе В. Я. Радиобиология, 12, 6, 849—856, 1972.
2. Надарейшвили К. Ш., Бакрадзе С. С., Дашиани М. Г., Сандодзе В. Я. Радиобиология, 13, 1, 189—192, 1973.
3. Надарейшвили К. Ш., Бакрадзе О. С., Кордзадзе Р. Н., Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 2, 174—181, 1977.
4. Сандодзе В. Я. Исследование ранних нейрофизиологических эффектов при гемилатеральном облучении мозга кроликов (Автореф. канд. дисс.), Тбилиси, 1977.
5. Надарейшвили К. Ш., Киквадзе Н. Н. В сб.: Вопросы биологической и медицинской техники (Труды БМТО Грузии), 1, 1972, 101—109.
6. Чихладзе Н. И. В сб.: Вопросы биологической и медицинской техники (Труды БМТО Грузии), 4, 1978, 11—25.
7. Надарейшвили К. Ш., Фейгин Г. В., Сандодзе В. Я., Алибеков А. Ф., Кахиани Э. Д. В сб.: Вопросы биологической и медицинской техники (Труды БМТО Грузии), 4, 1978, 246—259.

ა. ნადარეიშვილი, ბ. ფეიგინი, ვ. სანდოძე, რ. კორძაძე

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

რ ე ზ ი ე მ ე

ელექტრონული გამომთვლელი მანქანისა და სისწორითი ანალიზის ავტომატური სისტემის გამოყენებით ქრონიკული ცდების პირობებში შესწავლილ იქნა სომატოსენსორული ქერქის, ჰიპოკამპის, უკანა ჰიპოთალამუსისა და მეზენცეფალური ბადებრივი ფორმაციის ბიოპოტენციალების ამპლიტუდურ-სისწორობრივი მახასიათებლები სხივური დაავადების განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე. შედარებითი ანალიზი, სხივური დაავადების ეტაპების შესაბამისად, აღნიშნულ სტრუქტურებში მომხდარი ცვლილებების ურთიერთკავშირის გამოსავლენად, ტარდებოდა პარამეტრული და არაპარამეტრული მეთოდების გამოყენებით, ე. წ. პასიური სიფხიზლის მდგომარეობაში. აღმოჩნდა, რომ 800 რ ზოგადი დასხივებისათვის დანახასიათებელია შემდეგი მერყეობი: სუპარული პოტენციალების ადრეული დეპრესია სომატოსენსორულ ქერქსა და უკანა ჰიპოთალამუსში, საწყისი მდგომარეობის აღდგენის ტენდენციით დაავადების მწვავე პერიოდის დასაწყისისათვის, ქერქში დელტა-რიტმის სელექციური დეპრესია დაავადების მე-9, მე-11 დღეებში, კრუნჩხვებისადმი მიდრეკილების ფონზე, და ჰიპოკამპის თეტა-რიტმის მკვეთრი დეპრესია — სხივური დაავადების მოგვიანებით სტადიებში უკანა ჰიპოთალამუსში დელტა- და თეტა-რიტმების, ხოლო ჰიპოკამპისა და მეზენცეფალურ ბადებრივ ფორმაციებში დელტა- და ალფა-რიტმების მკვეთრად ზრდის ფონზე. აღნიშნული და ზოგი რამ სხვა ცვლილებების სტაბილურობა საშუალებას იძლევა დასახულ იქნას კონკრეტული გზები სხივური დაავადების შემთხვევაში რაოდენობრივი ელექტროენცეფალოგრაფიის დიაგნოსტიკური და პროგნოსტიკური მნიშვნელობის გამოსავლენად.

CHANGES OF BRAIN BIOPOTENTIAL RHYTHMS IN TOTAL IRRADIATED RABBITS WITH 800 R

K. SH. NADAREISHVILI, G. B. FEIGIN, V. I. SANDODZE, R. N. KORDZADZE

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

Summary

Using electronic computer and automatized system of frequency analysis, the dynamics of the biopotential rhythm changes was studied in chronic animals with the electrodes implanted in somato-sensory cortex, hippocampus, posterior hypothalamus and mesencephalic reticular formation. At different stages of radiation injury in the state of passive wakeful-

ness the frequency analysis, generalization and comparison of rhythm changes in these structures were carried out with the help of parametric and non-parametric statistics. The most characteristic of total ir radiation in the dose of 800 R for rabbits was shown to be early depression of the background bioelectrical activity in somato-sensory cortex and in posterior hypothalamus with the tendency to recovery of the initial rhythms till the onset of an acute period of the disease, selective depression of delta activity in the cortex on the 9th—11th days of the disease with the predisposition to the development of seizures and progressive sharp depression of theta activity of hippocampus in late stages of the disease against the background of drastic increase of delta and theta activities in the posterior hypothalamus, as well as delta and alpha rhythms in hippocampus and mesencephalic reticular formation. Stability of these changes helps to outline concrete ways to reveal the diagnostic and prognostic values of quantitative electroencephalography during radiation injury.

УДК 577.963.8

БИОФИЗИКА

КАЛОРИМЕТРИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЛАВЛЕНИЯ РИБОНУКЛЕАЗЫ В БИНАРНЫХ РАСТВОРАХ ВОДА-ДИОКСАН

Л. М. Высочек

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

Поступила в редакцию 9.11.1977

Проведено исследование плавления рибонуклеазы из поджелудочной железы крупного рогатого скота в бинарных растворах вода-диоксан. Получены термодинамические параметры перехода белка из нативного состояния в денатурированное.

В настоящей работе нами продолжено исследование влияния умеренно и сильно неполярных растворителей на термодинамические параметры плавления глобулярных белков, начатое в работе [5]. Добавление неполярного растворителя к воде снижает диэлектрическую проницаемость среды и уменьшает число ассоциатов, образованных молекулами воды. Вариация в числе льдоподобных образований приводит к изменению гидрофобного взаимодействия неполярных групп белка с растворителем и, как следствие, к нарушениям в третичной и вторичной структуре нативного биополимера. Степень конформационных изменений, происходящих при растворении белка в водно-диоксановом растворителе, можно оценить измеряя термодинамические параметры плавления макромолекулы белка в растворе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Термодинамические параметры плавления измерялись на дифференциальном адиабатическом сканирующем микрокалориметре оригинальной конструкции [6]. В качестве объекта исследования была выбрана рибонуклеаза из поджелудочной железы крупного рогатого скота (препарат фирмы «Reanal»). Белок растворялся в цитратном 0,1 М буфере с рН 4,8. В качестве неполярной компоненты растворителя использовался диоксан, диэлектрическая проницаемость которого равна 2,24 при 25°C. Концентрация белка во всех экспериментах доводилась до 0,47%. Процентное содержание диоксана варьировалось от 0 до 50%. При концентрации диоксана свыше 50% белок выпадал в осадок. Скорость сканирования по температуре равнялась 0,25°C/мин. Чувствительность калориметрической установки составляла $0,72 \cdot 10^{-6}$ вт/мл.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 даны значения термодинамических параметров плавления рибонуклеазы в растворах с различным содержанием диоксана. Как видно из табл. 1, теплота перехода слабо зависит от концентрации неполярного растворителя. Максимальное изменение теплоты перехода, наблюдаемое при 10%-ной концентрации диоксана, лишь на 20% мень-

ые теплоты плавления белка в чистом буфере. Для определения влияния концентрации неполярного растворителя на число возможных жуточных состояний сравним значения теплот плавления ΔQ с энthalпийными перехода ΔH_{eff} , полученными подстановкой величины T_m и $\Delta C_p \text{ max}$ в формулу, предложенную Приваловым в работе [13]:

$$\Delta H_{\text{eff}} = 2 T_m \sqrt{\Delta C_p \text{ max } R}.$$

Величины энthalпий ΔH_{eff} , приведенные в табл. I, в пределах погрешностей совпадают с теплотами перехода, полученными в эксперименте для всех концентраций диоксана, кроме 10%-ной, что может указывать на неравновесность процесса плавления при этой концентрации. Во всех остальных случаях хорошее совпадение теплот перехода с энthalпиями, найденными из уравнения, указывает на возможность двухфазного механизма плавления РНКазы в водно-диоксановом растворителе.

Значительное снижение температуры плавления T_m при повышении концентрации неполярного растворителя связано с двумя факторами: понижением диэлектрической проницаемости среды и изменениями, происходящими в структуре воды, окружающей макромолекулу. Одним из параметров, значение которого тесно связано со структурой воды, является скачок теплоемкости ΔC_p . Наблюдаемые большие изменения скачка теплоемкости при плавлении белков в основном связаны с термическим разрушением структуры воды [2]. Сдвиг при плавлении рибонуклеазы в бинарном растворе вода-диоксан возникновение и поведение скачка относительной теплоемкости при изменении процентного содержания неполярной компоненты связано не только с экспонированием гидрофобных групп белка в воду, но и со специфическими свойствами системы вода-диоксан. В ряде работ [5, 7—10] было показано, что при концентрациях, больших чем 0,2 М, неполярные растворители разрушают льдоподобные структуры, образованные молекулами воды. Это должно приводить к уменьшению величины скачка относительной теплоемкости ΔC_p , которое наблюдается в наших экспериментах, начиная с 10%-ной концентрации диоксана — 1,2 М (табл. I).

Таблица I
Термодинамические параметры плавления рибонуклеазы в водно-диоксановом растворителе

Концентрация диоксана в %	$\Delta Q \frac{\text{ккал}}{\text{моль}}$	$\Delta C_p \frac{\text{ккал}}{\text{моль} \cdot ^\circ\text{C}}$	$\Delta C_p \text{ max} \frac{\text{ккал}}{\text{моль} \cdot ^\circ\text{C}}$	$\Delta H_{\text{eff}} \frac{\text{ккал}}{\text{моль}}$	$T_m^\circ \text{ C}$
0	87,2±4,0	1,7±0,2	8,8±0,1	90,0±2,0	62,4±0,1
10	70,0±2,0	1,6±0,1	7,8±0,2	82,0±2,5	56,0±0,1
20	80,0±2,0	0,8±0,1	8,3±0,1	83,0±2,5	50,0±0,1
30	76,0±3,0	0,0±0,2	8,1±0,2	81,0±2,0	46,9±0,1
40	79,2±2,0	0,0±0,2	7,6±0,2	77,0±3,0	42,7±0,1
50	78,0±3,0	0,0±0,2	7,0±0,3	73,0±3,0	38,8±0,1

Исследование гидродинамических свойств макромолекул некоторых белков в смешанных водно-органических растворителях [3] показывает, что молекула вытягивается в несколько раз по сравне-



нию с первоначальной длиной, процент α -спиральности при этом возрастает. При растворении рибонуклеазы в хлорэтаноле степень α -спиральности, полученная методом ДОВ, достигает 64% [1]. Максимально возможное число остатков, которые могут образовывать α - и β -структуры, оцененное с использованием данных рентгеноструктурного анализа [11], дает значение, равное 88. Из них 64 аминокислотных остатка должны входить в 4 α -спиральные области, а остальные в 4 β -структуры. Если определить теплоту плавления подобной конформации, считая энтальпию перехода на моль аминокислотных остатков равной 1200 ккал/моль [12], то полученное значение — 86 ккал/моль будет соответствовать значению теплоты плавления РНКазы в 50%-ном диоксане (78 ± 3 ккал/моль).

ЛИТЕРАТУРА

1. Блаут Е., Картер Дж., Шехтер Е. В сб.: Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии, «Мир», М., 1970, 217—295.
2. Бранге Дж. В сб.: Структура и стабильность биологических макромолекул, «Мир», М., 1973, 191—195.
3. Бреслер С. Е., Кушнер В. П., Френкель С. Е. Биохимия, 24, 685—695, 1959.
4. Вукс М. Ф. В сб.: Молекулярная физика и биофизика водных систем, ЛГУ, 2, 1974, 16—21.
5. Высочек Л. М., Герасимов В. В. Изв. АН ГССР, сер. биол., 2, 2, 171—174, 1976.
6. Герасимов В. В., Геташвили Г. Р., Заалишвили М. М., Михайлов В. В. Тез. докл. конф. «Физико-химические методы исследования в биологии и медицине», Тбилиси, 1972, 172—176.
7. Кочнев Н. Н., Сидорова А. И. В сб.: Молекулярная физика и биофизика водных систем, ЛГУ, 2, 1974, 29—59.
8. Ven-Naim A., Baer S. Trans. Far. Soc., 60, 1736—1740, 1964.
9. Ven-Naim A., Moran G. Trans. Far. Soc., 61, 821—825, 1965.
10. Ven-Naim A. J. Phys. Chem., 71, 4002—4006, 1967.
11. Carliole Charles H., Palmer Rex A. J. Mol. Biol., 85, 1, 1—18, 1974.
12. Chou P., Sheraga H. A. Biopolymers, 10, 657—679, 1971.
13. Privalov P. L., Knechinashvili N. N., Atanasov B. P. Biopolymers, 10, 1865—1890, 1971.

რიბონუკლეაზა ლლოვის კალორიმეტრული შესწავლა წყალ-დიოქსანის ბინარულ გამხსნელებში

ლ. მისონაძე

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

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა რიბონუკლეაზა ლლობა წყალ-დიოქსანის ბინარულ გამხსნელებში. მიღებულია ცილის ნატივური მდგომარეობიდან დენატურირებულში გადასვლის თერმოდინამიკური პარამეტრები. ნავარაუდევია მოლეკულისა და მისი გარემომცველი წყლის სტრუქტურებზე არაბოლარული გამხსნელის მოქმედების შესაძლო მექანიზმი.

CALORIMETRIC STUDY OF RIBONUCLEASE MELTING IN THE MIXED WATER-DIOXAN SOLUTION

L. M. VISOCHEK

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



Summary

Melting of ribonuclease in the water-dioxan solution has been studied by the methods of differential scanning microcalorimetry.

The thermodynamic parameters of transition of protein from native to denatured states were obtained. Possible mechanism of nonpolar solvent action on the structure of macromolecule and the surrounding water is suggested.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ ПЯТОГО ТОМА

А

- Абзианидзе Г. А. — № 2, 118
Абуладзе Г. В. — № 2, 110
Авалишвили И. П. — № 4, 293
Агре Н. С. — № 6, 543
Айвазашвили И. М. — № 1, 5
Алавидзе З. И. — № 4, 350
Антелава А. В. — № 2, 142
Ахвледиани К. С. — № 6, 527

Б

- Бабунашвили М. К. — № 1, 82
Баларджишвили Н. Ш. — № 1, 60
Барамидзе И. В. — № 5, 400
Батнашвили О. Г. — № 3, 277
Бегнашвили В. Т. — № 3, 266; № 4, 374
Берадзе Г. Н. — № 1, 12
Бобохидзе Е. А. — № 2, 149
Бегвелишвили М. В. — № 4, 299
Бокуа Н. К. — № 2, 118
Бурдули М. А. — № 4, 315

В

- Векуа А. К. — № 3, 231
Венхвадзе Л. К. — № 2, 178
Водрих Л. — № 5, 407
Высочек Л. М. — № 6, 571

Г

- Гамцемлидзе З. Г. — № 4, 341
Гарнишвили Т. Г. — № 1, 95
Гачечиладзе К. К. — № 1, 60
Гелиташвили Д. Е. — № 2, 188
Георгадзе И. А. — № 1, 60
Гершкович Э. И. — № 5, 395
Гиоргадзе А. Г. — № 6, 521
Гловели Т. Б. — № 3, 197
Гогнашвили Д. В. — № 5, 389
Гогия Р. В. — № 6, 532
Гогмачадзе Т. М. — № 4, 333
Гогнадзе Н. И. — № 1, 75
Гогинашвили О. Ш. — № 5, 407
Гоголи А. А. — № 4, 321
Голубь Н. И. — № 5, 420
Гонгадзе Л. Р. — № 5, 426, № 6, 521
Гордзениани М. Ш. — № 2, 149

- Григорашвили З. Г. — № 4, 321
Гудим В. И. — № 1, 12
Гудушаури О. Н. — № 5, 426

Д

- Давитулани Д. Ш. — № 3, 211
Давелиа Д. С. — № 5, 389
Дашниани М. Г. — № 6, 493
Двали Д. К. — № 2, 178
Денисов Г. М. — № 4, 356
Джалишвили Т. А. — № 1, 34, 95
Джамаспишвили Д. Е. — № 3, 197
Дзамоева Э. И. — № 6, 511
Дзидзишвили Н. Н. — № 6, 485
Дихаминджия Н. К. — № 1, 12
Дурмишидзе Н. В. — № 6, 543
Дурмишидзе Н. С. — № 1, 26
Дурмишидзе С. В. — № 2, 149

Е

- Егизарова А. Р. — № 5, 468
Енукидзе Н. Е. — № 5, 68

Ж

- Жвания М. Г. — № 5, 477
Жгенти Ц. Я. — № 5, 413

З

- Заалишвили М. М. — № 1, 75; № 3, 259
Зильберфарб Б. С. — № 1, 82
Зиракадзе А. Н. — № 1, 5

И

- Имнадзе М. И. — № 1, 54
Имнадзе Т. Ш. — № 5, 455
Иоселани Г. Д. — № 2, 118
Иоселани Т. К. — № 2, 126; № 3, 197

К

- Кадагишвили А. Я. — № 4, 304
Казахашвили Ж. Р. — № 6, 536
Канделаки К. И. — № 1, 12
Карели Э. А. — № 1, 5
Картвелишвили Л. Г. — № 1, 54
Качаравა Д. Г. — № 1, 40
Качаравა Н. Н. — № 5, 426
Квернадзе М. Г. — № 4, 299

Кереселидзе Т. С. — № 5, 426
Кикиадзе Г. И. — № 3, 223
Кобахидзе М. Ш. — № 2, 178
Кордзадзе Р. Н. — № 6, 560
Корсаития Б. М. — № 6, 554
Кристесашвили Д. И. — № 6, 554
Кудрин А. Н. — № 4, 366
Курашвили В. Е. — № 2, 178

Л

Лазриев И. Л. — № 3, 223
Лежава Т. А. — № 6, 547
Лобачев В. С. — № 2, 163; № 3, 238
Ломсадзе Б. А. — № 4, 366

М

Макашвили М. А. — № 2, 101
Мамацашвили Н. С. — № 3, 231
Манвелидзе Г. М. — № 3, 277
Мачавариани Г. И. — № 6, 493
Мгалоблишвили Н. Р. — № 2, 126
Меладзе В. Г. — № 3, 266; № 4, 374
Менабде В. Л. — № 3, 251
Метревели Д. М. — № 6, 501
Микадзе Г. В. — № 1, 75
Микеладзе Д. Г. — № 1, 40
Мицалдзе А. А. — № 2, 101
Мишеев И. Ф. — № 5, 395
Мирианашвили Е. В. — № 2, 184
Митагвария Н. П. — № 3, 266; № 4, 374
Моснашвили Г. И. — № 1, 89; № 2, 184
Мосидзе В. М. — № 2, 101
Москалева Г. П. — № 1, 12
Мурваншвили И. К. — № 3, 287.
Мхендзе Е. Г. — № 3, 223; № 6, 511
Мчедlishvili Н. Ш. — № 5, 395

Н

Надарейшвили К. Ш. — № 6, 560
Найлин А. Н. — № 4, 356
Нанейшвили Т. Л. — № 6, 493
Нариманидзе А. Н. — № 3, 277
Наумов Н. П. — № 2, 163; № 3, 238
Нуцубидзе Н. Н. — № 4, 326; № 6, 532

О

Окуджава В. М. — № 2, 134
Ониани Д. А. — № 4, 366
Орджоникидзе З. В. — № 2, 178

П

Папуашвили Н. С. — № 2, 134
Парцвания В. Б. — № 1, 19
Патарая Д. Т. — № 6, 543
Патаридзе Г. К. — № 1, 60
Пирцхелани А. Г. — № 4, 361; № 6, 554
Покровская Л. А. — № 5, 455
Прагишвили Д. А. — № 3, 281

С

Садуншвили Т. А. — № 4, 326
Сандодзе В. Я. — № 6, 560
Сахвадзе Л. И. — № 1, 54
Сванидзе И. К. — № 6, 511
Сванишвили Р. А. — № 3, 204
Сихарулидзе Н. И. — № 4, 304
Сичинава Ш. Г. — № 2, 156
Столяров М. В. — № 5, 431
Суладзе А. И. — № 1, 48

Т

Тавхелидзе Н. Н. — № 1, 19
Талалаева Г. Б. — № 5, 455
Таргамадзе К. С. — № 3, 277
Тогоидзе Б. М. — № 4, 426
Топурия Н. В. — № 4, 356
Тушабрамишвили Д. М. — № 3, 231

У

Удгелова Л. — № 5, 407
Униадзе А. А. — № 3, 211
Урушадзе Т. Ф. — № 1, 93

Ф

Фейгин Г. Б. — № 6, 560

Х

Харадзе Н. М. — № 4, 321
Хизаншвили Н. А. — № 2, 126

Ц

Цагарели С. Н. — № 3, 284
Циццадзе Г. В. — № 3, 277
Цискаришвили Л. П. — № 2, 171
Цитланадзе Г. В. — № 3, 259
Цкипуришвили Д. Г. — № 2, 113; № 3, 28

Ч

Чавчанидзе В. В. — № 2, 163; № 3, 238
Чавчанидзе Н. Ш. — № 1, 12
Чанишвили Т. Г. — № 1, 60; № 3, 247
№ 4, 350
Чачава К. В. — № 6, 554
Чейшвили Л. Д. — № 3, 218
Чикваидзе В. Н. — № 1, 34
Чиракадзе И. Г. — № 3, 247; № 5, 460
Читашвили Р. Я. — № 6, 547
Чичинадзе Н. М. — № 2, 118
Чубинидзе М. Н. — № 2, 184
Чхатарашвили Т. И. — № 4, 315

Ш

Шабад Л. М. — № 5, 420
Шатилова Н. И. — № 5, 440
Шенгелия Г. М. — № 3, 218
Шенгелия Н. В. — № 1, 89
Шилакадзе Е. М. — № 3, 277
Шиюшвили Т. И. — № 4, 310

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В журнале печатаются не опубликованные в других изданиях, завершённые оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утверждённому 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 выводов печатать не следует.

5. К статье и краткому сообщению следует приложить **реферат** на русском языке для реферативного журнала СССР (не более 1000 знаков), оформленный следующим образом: УДК, 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 кальке 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 тексту статьи и в оригинальней — в списке литературы. **Список литературы** составляется по алфавиту. В начале списка необходимо приводить литературу грузинским или русским шрифтом, а затем латинским. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в квадратные скобки) следует давать фамилию и инициалы авторов, название издания, затем: для **периодических изданий** — том, страницы (от и до), год; для **непериодических** — название издательства, место, год издания и страницы.

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

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

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

6.102 / 9



Цена 70 коп.

76 204