

784-ბ
1975



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

ბიოლოგიის
სერია
СЕРИЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1975 № 3

თბილისი
ТБИЛИСИ
TBILISI

3720
TOM
VOL.

BIOLOGICAL SERIES

СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ,
ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

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

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 1, № 3
Том

ჟურნალი დაარსებულია 1975 წელს
Журнал основан в 1975 году

გამოდის წელიწადში 6-ჯერ
Выходит 6 раз в год

12927

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

კ. შარტავის სახ. მეც. ინსტ.
სახელმწიფო სოციალ. ბიოლოგიის
ბიულეტენი

© Известия АН ГССР
Серия биологическая, 1975

სარედაქციო კოლეგია:

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

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор В. М. Окужава
Зам. главного редактора Т. Н. Онiani
Ученый секретарь Г. Л. Бекаиа

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

Ответственный секретарь Л. Н. Саркисян

EDITORIAL BOARD:

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

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

Executive Secretary L. N. Sarkisian

Ответственный за номер Г. Д. Туманишвили



СОДЕРЖАНИЕ შიხაარსო CONTENTS

Р. И. Гагнидзе, М. А. Иванишвили. Об элементе флоры и некоторых принципах классификации ареалов	201
რ. გაგნიძე, მ. ივანიშვილი. ფლორის ელემენტისა და არეალთა კლასიფიკაციის ზოგიერთი პრინციპის შესახებ	
R. I. Gagnidze, M. A. Ivanishvili. On the element of the flora and some principles of the classification of areas	
T. L. Naneishvili, A. N. Bakuradze, A. G. Noselidze, M. G. Dashniani. О роли заднего гипоталамуса в активации неокортекса у кошек	210
თ. ნანეიშვილი, ა. ბაკურაძე, ა. ნოსელიძე, მ. დაშნიანი. ქრონიკულად პრემენსენცეფალურ კატეგში უკანა ჰიპოთალამუსის როლი ახალი ქერქის გააქტივებაში	
T. L. Naneishvili, A. N. Bakuradze, A. G. Noselidze, M. G. Dashniani. The role of poster or hypothalamus in the activation of neocortex in the chronic premenencephalic cats	
A. A. Ungiadze, D. Sh. Davituliანი. Купирование судорожной активности, вызванной раздражением энторинальной коры, под влиянием активации дорсального гиппокампа кошки	218
ა. უნგიადე, დ. დავითულიანი. კატის ენტორინალური ქერქის გაღიზიანებით გამოწვეული კრუნჩხვითი აქტივობის მოხსნა დორსალურ ჰიპოკამპის გაღიზიანების შედეგად	
A. A. Ungiadze, D. Sh. Davituliანი. The stimulation effect of the dorsal hippocampus on epileptiform discharges and postconvulsive depression caused by entorhinal stimulation in cats	
G. I. Bakhtadze. Авторадиографическое изучение транскрипционной способности эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов <i>Schistocerca gregaria</i>	225
გ. ბახტაძე. <i>Schistocerca gregaria</i> -ს სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების ტრანსკრიფციის ავტორადიოგრაფიული შესწავლა	
G. I. Bakhtadze. Autoradiographic study of endomitotic cell transcription capacity of the wall of <i>Schistocerca gregaria</i> seminal follicles	
L. I. Andriadze, K. B. Serebrovskaya, N. N. Tavkhelidze. Гельхроматография альдозазы в присутствии восстановителя и окислителя	232
ლ. ანდრიადე, კ. სერებროვსკაია, ნ. თავხელიძე. ალდოლაზის გელ-ქრომატოგრაფია აღმდგენელისა და დამაინგველის თანამყოფობისას	
L. I. Andriadze, K. B. Serebrovskaya, N. N. Tavkhelidze. Aldolase gel-chromatography in the presence of reducer and oxidant	
A. D. Lashkhi, L. A. Mujiri. Спектрофотометрическое определение гармана и гарманина в виноградных продуктах	238
ა. ლაშხი, ლ. მუჯირი. გარმანის და გარმანიის სპექტროფოტომეტრული განსაზღვრა ყურძნის პროდუქტებში	
A. D. Lashkhi, L. A. Mujiri. Spectrophotometrical determination of garman and garmanin in grape products	
G. N. Prundze, S. V. Durmishidze, D. F. Kincurashvili. Разделение о-дифенолоксидазы и пероксидазы винограда и изучение их свойств	243



გ. ფრუიძე, ს. დურმიშიძე, დ. კინსურაშვილი. უბრძანის ო-დიფენოქსიდაზას და პეროქსიდაზას დაყოფა და მათი თვისებების შესწავლა

G. N. Pruidze, S. V. Durmishidze, D. P. Kintsurashvili. Separation of o-diphenol oxidase and peroxidase of grape vine and study of their properties

Л. П. Цискаришвили, [О. И. Цхомелидзе], В. Г. Арсенишвили. Фитопланктон и первичная продукция Марабдинского водохранилища 253

ლ. ცისკარიშვილი, [ო. ცხომელიძე], ვ. არსენიშვილი. მარაბდის წყალსაკვის ფიტოპლანქტონი და პირველადი პროდუქცია

L. P. Tsiskarishvili, [O. I. Tskhomelidze], V. G. Arsenishvili. Marabda reservoir phytoplankton and primary production

Г. Ш. Нахуцришвили. Об экологии высокогорных растений в зимнее время 260

გ. ნახუცრიშვილი. მაღალმთიან მცენარეების ეკოლოგიის შესახებ ზამთრის პერიოდში

G. Sh. Nakhutsrishvili. The ecology of high mountain plants in winter

М. А. Хведелидзе. Работа в живых системах с точки зрения дуализма энергии-информации и принципа сохранения 265

მ. ხვედელიძე. მუშაობა ენერგოინფორმაციისა და შენახვის პრინციპის თვალსაზრისით ცოცხალ სისტემებში

M. A. Khvedelidze. Work in living systems from the point of view of dualism of energy-information and conservation principle

Краткие сообщения

М. А. Нуцубидзе. О некоторых причинах развития невроза у дельфинов 270

მ. ნუცუბიძე. დელფინთა ნევროზების გამომწვევი ზოგიერთი მიზეზების შესახებ

M. A. Nutsubidze. Some causes of the development of neurosis in dolphins

Х. К. Саввиди. Состояние обмена электролитов (натрия и калия) у рабочих, находящихся под воздействием высокой температуры производственной среды 274

ხ. სავიდი. ელექტროლიტების ცვლის მდგომარეობა (ნატრიუმი და კალიუმი) მუშებში, რომლებიც მყოფებიან წარმოებაში მაღალი ტემპერატურის მოქმედების ქვეშ

H. K. Savvidi. Electrolytic metabolism (sodium and potassium) in workers under the influence of high ambient temperature

Хроника

Т. Н. Ониани. IV ежегодное заседание международной организации «ИНТЕРМОЗГ» 279

УДК 591.9

БОТАНИКА

ОБ ЭЛЕМЕНТЕ ФЛОРЫ И НЕКОТОРЫХ ПРИНЦИПАХ КЛАССИФИКАЦИИ АРЕАЛОВ

Р. И. Гагнидзе, М. А. Иванишвили

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 23.4.1975

Элемент флоры или флористический элемент — понятие собирательное в том смысле, что включает в себя географическую, географо-генетическую, историческую и т. д. сущность группы видов. Элемент в свою очередь распадается на целый ряд категорий элементов (географический, географо-генетический, ценогический, зонально-широтный, высотно-поясной и др. элементы флоры). Географический, зонально-широтный, высотно-поясной элемент послужили основой при классификации ареалов. Как высший ареал авторами принимается отдел; основная единица при сравнительном изучении ареалов — тип (иногда подтип) ареала — устанавливается по принципу приуроченности таксонов к крупным единицам ботанико-географического районирования. Низшим ареалом принята группа ареалов.

При анализе региональных и формационных флор, как известно, ботаники оперируют такими понятиями, как элемент флоры (флористический элемент), исторический, генетический, географический и другие элементы, а также тип ареала, тип распространения и т. д. Некоторые исследователи элемент флоры подразделяют на категории, другие приравнивают его к географическому элементу или же отказываются от этого понятия, заменяя его типом ареала.

В настоящей работе сделана попытка уяснения сущности и взаимосвязи понятий «элемент флоры», «географический элемент», «тип ареала», а также высказываются некоторые соображения по поводу принципов типизации ареалов. Высказанные положения мы постарались подкрепить примерами в основном из двух работ, в которых проделан ареалогический анализ формаций совершенно разной экологии: мезофильных высокотравных [4] и гемиксерофильных трагакантиковых [11].

Понятие «элемент флоры» введено в ботаническую литературу Арешугом [32] и Христом [35], последний употреблял его в генетическом и географическом смысле. Хаек [41] различал исторический, географический и генетический элементы. Е. В. Вульф [3] пришел к заключению, что подразделение флоры на элементы может быть сделано на основе пяти принципов и, соответственно, различал следующие элементы: географический, генетический, миграционный, исторический, экологический. Е. В. Вульф считал, что термин «элемент» следует сохранить, добавляя к нему второе слово — географический, генетический и т. д., в то же время анализ флоры должен проводиться на основе разложения ее на всевозможные элементы. Эйларт [38] на основе шести принципов выделяет такие категории флористического элемента, как

направляющий, исторический, географический элемент происхождения, экологический, объединяющий.

Еще в 1932 году Вангерин [55] писал о том, что основой для анализа флоры является знание современного распространения растений. Вангерин считал целесообразным отказаться от понятия «флористический элемент» и заменить его «типом ареала» (Arealtypen). Применив географический принцип для анализа флоры Германии, Вангерин выделил пять главнейших типов ареала. Вместо «элемента» для обозначения видов со сходным ареалом Шмид [50] вводит понятие, предложенное Даникером — «Florentypen».

Элемент флоры (Florenelement) в географическом смысле, т. е. в связи с современным распространением видов и с определенным флористическим регионом, принимали Браун-Бланке [33, 34], Павловский [47, 48], Стеффен [51], Фаррер [39], Шафтлейн [49], Линмаа [см. 38].

По Мейзелю [45], тип ареала (Arealtypus) и элемент (Element) своим общим характером соответствуют форме ареала, их классификация и названия должны быть основаны на зональном делении поверхности Земли. Позднее Мейзель совместно с Йегером и Вейнертом [46] «элемент флоры» применяют в чисто географическом смысле, как и Вульф [56], отождествляя его с понятием «тип ареала» и выделяя на основе современного распространения видов в увязке с флористическим районированием Голарктики.

Стернер [52] различает «типы» распространения (Types of distributions) в увязке с флористическими областями по системе Энглера и «варианты» (Variants) типов распространения.

В понимании М. Г. Попова [20] «флористический элемент» — понятие географическое, приуроченное к определенной ботанико-географической области, провинции и т. д., в то же время генетическое. Шафтлейн [49] для видов со схожими ареалами употребляет термин «географический элемент».

Контандриопулос [36] применяет «element de la flore» в географическом смысле.

Для обозначения географического распространения видов Голуб и Иерашек [42] помимо типа ареала, равноценного географическому элементу, вводят так называемые «динамические элементы» — ортант и мигрант, равноценные географическому и миграционному элементам. Флористический элемент у этих авторов получил четкое определение и выражает географическое распространение таксона в связи с происхождением и характером флоры с учетом ботанико-географического деления Земли и основных типов растительности. Названия флористических элементов связаны с названиями флористических областей. Авторы различают тип ареала, ортант, мигрант и флористический элемент.

В классификациях элементов Ю. Д. Клеопова [16], М. А. Альбицкой [1] фигурирует географический элемент, А. А. Гроссгейм [6], А. И. Толмачев [22], С. С. Иконников [12], В. И. Грубов [7], Н. И. Рубцов [21], З. В. Крамышева и Е. И. Рачковская [14], Р. В. Камелин [13] и др. употребляют тип ареала (тип распространения), который, по мнению А. А. Гроссгейма, в то же время выражает генетическую сущность таксона.

Виды, входящие в состав той или иной флоры, как известно, характеризуются целым рядом взаимосвязанных, взаимообуславливающих качеств, таких как современное пространственное распределение (ареал), история становления, т. е. происхождение (автохтонное, аллохтонное), время вхождения в данную флору, экологические особенности (ксерофиты, гемиксерофиты, мезофиты и др.), эколого-фитоцено-



тические особенности [15] (например, степные виды — петрофилы, эвпетрофилы, псаммофилы; хионофиты, хазмофиты и др.), биологические особенности (биоморфы), принадлежность к флороценотическому комплексу по Б. А. Юрцеву [29, 31], к исторической свите по Г. М. Зозулину [9, 10] или к географо-фитоценотическому типу по М. А. Иваншвили [11].

Элемент флоры, или флористический элемент, не может быть подменен ни географическим элементом, ни каким-либо другим, поскольку в нашем понимании это понятие собирательное [11] в том смысле, что включает в себя географическую, генетическую, историческую и т. д. сущности группы видов. Элемент в свою очередь распадается на целый ряд категорий элементов (географический, генетический, ценотический и др.), которые выделялись целым рядом вышеперечисленных авторов. Помимо отмеченных категорий элементов флоры, следует различать также зонально-широтный и высотно-поясной элементы (например, в Голарктике можно выделить гипоарктическо-континентальный¹, борео-горноокеанический, меридионально-субнивальско-континентальный и др.). С этих позиций **географический элемент** — одна из **категорий элемента флоры**, для выявления которого используется ареалогический метод, в основе его — установление современного пространственного распределения таксонов (статика ареала), ареография (отражение распространения таксонов на карте), а затем уже их типизация (ареаномия по Голуб, Иерашек [42, 43]) и составление рабочей классификационной схемы. «Создание естественной системы ареалов», по А. И. Толмачеву [22, 24], не является задачей ботаники, классификация ареалов — лишь «способ изучения» ареалов, но не его результат. Всякое подразделение флоры на элементы [23] неизбежно является в известной степени «прикладным», т. е. приравненным к интересам анализа определенной флоры.

При типизации ареалов мы используем такие единицы подразделения ареала, как тип, подтип, группа ареала [4, 6, 11, 20].

В сводной таблице приводятся таксономические единицы классификационных схем некоторых авторов. Хотя общепринятых таксономических единиц в ботанической литературе нет, основное понятие и основная единица при сравнительном изучении ареалов — **тип ареала**.

В зависимости от задачи, стоящей перед исследователем, от того, в каком аспекте производится анализ флоры, характеристика типа ареала может быть очень детальная или в самых общих чертах; соответственно, типизация может быть произведена по **зонально-географическому** признаку (как у Гроссгейма [6], Колаковского [17], Мейзеля [45]) или одновременно по **долготному**, **высотному** (поясно-зональному) и **широтному** принципам, примененным Б. А. Юрцевым [30] для географического анализа бореальной, гипоарктической и арктической флор (например, восточносибирские гипоарктические гольцовые виды), или же, наконец, по **региональному** принципу, как у Стернера [52], Браун-Бланке [33, 34], М. Г. Попова [20], Голуб и Иерашек [42], Н. И. Рубцова [21] и др.

При анализе формационных флор и при этом формаций в основном горных стран [4, 11], региональный принцип, как мы могли убедиться, оказался более «гибким» принципом, позволившим с большей детальностью типизировать все экологически и географически многообразные ареалы, в том числе и так называемые «переходные» ареалы

¹ Зональное расчленение Голарктики приводится по Мейзелю, Петеру, Вейперту [46], понимание гипоарктического пояса — по Б. А. Юрцеву [27, 28].

Таксономические единицы классификации ареалов разных авторов

А. А. Гроссгейм (1939)	О. Д. Кавон (1938), М. А. Альбицкая (1946)	С. С. Михаников (1961)	J. Ehret (1953)	J. Holub, V. Jirsek (1987)	М. А. Ивашкина (1973)	Н. Н. Рубцова (1973)	Р. И. Галадзе (1974)
Тип ареала ↑ Класс ареала ↑ Группа ареала	Тип геоэлемента ↑ Подтип геоэлемента ↑ Геоэлемент ↑ Субэлемент	Тип ареала ↑ Группа ареала	Класс элемента ↑ Элемент-группа распространения ↑ Субэлемент (тип распространения) ↑ Член флоры	Класс типов ареала (Arealtypenklasse) ↑ Цикл типов ареала (Arealtypenkreis) ↑ Тип ареала (Arealtypen)	Тип ареала ↑ Подтип ареала ↑ Группа ареала	Тип ареала ↑ Класс ареала ↑ Группа ареала	Отдел типов ареала ↑ Тип ареала ↑ Группа ареала

(groups des plants de liason [37]), которые вызывают затруднения в зонально-географическом принципе.

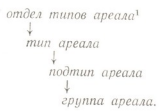
Названия и сущности многих ареалов (в особенности групп ареалов) заимствованы нами из ставшей классической работы А. А. Гроссгейма «Анализ флоры Кавказа» [6], но классификационная схема принята с некоторыми изменениями.

Коротко отметим некоторые общие принципы, которых, как мы полагаем, следует придерживаться при типизации ареалов.

1. При описании ареала необходимо давать общее распространение таксона, его точное протяжение, весь ареал «total areal» по Хултену [44], а не часть, которую считаем за центр возникновения (см. Мейзель, Пегер, Вейнерт [46]). В случае недостаточной изученности распространения таксона при ареаломии следует опираться на его общую конфигурацию [13, 16, 53, 54], а для хорошо изученных таксонов, для которых имеются точечные карты ареалов, необходимо учитывать массовое распространение популяций в той или иной фитохории. В последнем случае мы имеем возможность отметить небольшую иррадиацию, вкрапление (энклав) таксона в смежную с основным ареалом территорию или дизъюнкцию (обозначать в названии посредством скобок или знака +, как у Мейзеля, Пегера, Вейнерта [46]).

Так, например, географический ареал многих видов колхидского элемента [*Cicerbita prenanthoides* (Bieb.) Beauverd, *Inula magnifica* Lipsky и др.] выходит за пределы Колхидской ботанико-географической провинции на территорию, где особенно чувствуется влияние колхидской флоры (Северо-западная часть Большого Кавказа, Восточное Закавказье — Триалетский, Сагурамский хребты, тенистые, глубокие ущелья Кахети). Однако центр тяжести ареала отмеченных видов, т. е. оптимальное сосредоточение их популяций, отмечается в Колхидской провинции. Поэтому перечисленные виды следует относить к колхидскому типу ареала. Такого же мнения придерживается И. Шмитхюзен [26], предлагающий называть типы ареалов и географические элементы по ботанико-географическим областям, где наиболее широко распространены таксоны.

2. Географическая схема таксономических единиц классификации ареалов, т. е. ареонов [42, 43], представляется нам в следующем виде:



Высший ареон — отдел типов ареалов отражает экологическую сущность ареалов. При выделении отдела типов ареалов за основу берется зонально-широтный и высотно-поясной принцип (например: меридионально-океанические гумидные типы ареалов горных пространств; меридионально-континентальные аридные типы ареалов на плакорах и т. д.). Подобные принципы, положенные в основу классификации ареалов, должны характеризовать ареал, как **трехмерное пространственное явление** [18].

Экологической характеристике ареалов особое внимание уделял А. А. Гроссгейм [6]. В классификационных схемах ареалов Е. М. Лавренко [19], А. А. Колаковского [17], Б. А. Юрцева [30], Мейзеля, Пе-

¹ Р. И. Гагидзе [4].



гера, Вейнерта [46], И. Х. Блюменталя и В. П. Седельникова [2].
 ражена географическая и экологическая сущность ареалов. Пегер [40]
 и А. Ф. Емельянов [8] особое внимание уделяют связи ареалов видов
 растений и животных с океаническим и континентальным климатом.
 Однако не все исследователи придерживаются подобного мнения [13].

3. В типе ареала объединяются таксоны, которые своим ареалом охватывают (совпадают границами) крупные ботанико-географические единицы — царство или подцарство (например, Голарктическое), область (Евразийская степная, Средиземноморская), подобласть (Субсредиземноморская), провинцию (Колхидская), реже — подпровинцию или округ, которые у разных авторов в зависимости от их районирования являются единицами разного ранга.

В наших схемах применен комбинированный подход, т. е. использованы ботанико-географические единицы разных авторов, а не единая система какого-либо из авторов. При характеристике пространства охватываемого типом ареала, необходимо, как нам кажется, указать, с каким ботанико-географическим подразделением (или его частью) того или иного автора совпадают его границы.

4. Низшим ареалом нами принята группа ареалов (компоненты по Трассу [25], комплексы по Галушко [5]). Выделяется в зависимости от приуроченности таксонов к той или иной части данного типа ареала. Группы ареалов охватывают пространства более мелких ботанико-географических единиц районирования — подпровинции [например, группа ареала Известняковой подпровинции Западного Закавказья — *Woronowia speciosa* (Albov) Juz.], округа (в кавказском типе ареала группа ареала Скалистого хребта — *Petrocoma hoefftiana* Rupr.), районы (например, новороссийская группа ареала в северозевкасинском подтипе — *Anthemis markhotensis* Fed., *Astragalus arnacanthoides* Boris.), а иногда и отдельные географические единицы — горные массивы (например, приэльбрусская группа ареала в кавказском типе — *Dianthus elbrusensis* Clar.) или же отдельные хребты (например, гегамская или же зангезурская группы ареалов в малокавказском или антикавказском [4] типе — *Arabis gegamica* Mtschvetadze, *Psephellus zangezuri* Sosn.), котловины (например, араратская, месхетская группы ареалов в малокавказском типе — *Dianthus canescens* C. Koch, *Dianthus azkurensis* Sosn., *Psephellus meskheticus* Sosn.), нагорья (например, джавухетская группа ареала в малокавказском типе ареала — *Scorzonera dzhawakhetica* Sosn.).

Группа ареала отражает распространение таксона в пределах какой-либо конкретной части крупной единицы ботанико-географического районирования, а через тип ареала познаются более общие особенности (закономерности) распространения вида. Например, вид *Dianthus elbrusensis* Clar. из приэльбрусской группы ареалов; его ареал ограничивается Приэльбрусским горным массивом, однако тип ареала кавказский (Большого Кавказа).

5. При типологии ареалов, как и большинством исследователей, нами используются (в основном) названия ботанико-географических единиц. Данный принцип составления названий ареалов отличается от принципа А. А. Гроссгейма [6], типология ареалов которого строилась в основном на зонально-экологическом и региональном принципах. А. Ф. Емельяновым [8] для названий и типологии ареалов используется комбинированная поясно (или зонально)-секторальная и провинциальная терминология.



Названия типов и групп ареалов образуются посредством последовательного перечисления всех без исключения ботанико-географических единиц, с которыми совпадают границы ареала таксона. Например, кавказско-переднеазиатский (или кавказско-ирано-туранский), европейско-кавказско-переднеазиатский типы ареалов; кавказско-армяно-курдистанская, балкано-кавказско-анатолийская группы ареалов и т. д. Некоторая громоздкость, сложность названий ареала оправдана его точностью.

6. Порядок перечисления наименований, объединенных в названии типов и групп ареалов, — с запада на восток, с севера на юг [8, 11].

7. В названии ареала не приводится окраинная часть другой фитоценозы [8].

Таковы в общих чертах, в нашем понимании, «элемент флоры», принципы классификации ареалов и их классификационные единицы (ареоны).

В последующей нашей работе мы обратим внимание на сущность некоторых типов ареалов флоры Кавказа, иллюстрируя их ареал-картограммами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альбицкая М. А. Изв. Западносиб. фил. АН СССР, сер. биол., 1, 1, 33—51, 1946.
2. Блюменталь И. Х., Седельников В. П. Вести. ЛГУ, сер. биол., 9, 2, 36—46, 1973.
3. Вульф Е. В. Изв. Всес. геогр. об-ва, 73, 2, 155—168, 1941.
4. Гагидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. «Мецниереба», Тбилиси, 1974, 226.
5. Галушко А. И. Флора западной части Центрального Кавказа (ЗЦК), ее анализ и перспективы использования. Автореферат докт. дисс. Л., 1969.
6. Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Изд. Аз. фил. АН ССР, Баку, 1936, 259.
7. Грубов В. И. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана, 1, «Наука», Л., 1971, 230—262.
8. Емельянов А. Ф. Энтомолог. обозрение, 53, 3, 497—522, 1974.
9. Зозулин Г. М. Бот. журн., 55, 1, 23—33, 1970.
10. Зозулин Г. М. Бот. журн., 58, 3, 1081—1092, 1973.
11. Иванишвили М. А. Флора формаций ключеастрагаловых трагакантников северного склона Большого Кавказа. «Мецниереба», Тбилиси, 1973, 213.
12. Иконников С. С. Изв. отд. с.-х. и биол. наук АН Тадж. ССР, 1 (4), 1961.
13. Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. «Наука», Л., 1973, 355.
14. Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. «Наука», Л., 1973, 278.
15. Карамышева З. И., Рачковская Е. И., Гуричева Н. П. В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана, 1, «Наука», Л., 1971, 132—146.
16. Клеопов Ю. Д. Бот. журн. АН УССР, 17(21), 209—219, 1938.
17. Колаковский А. А. В кн.: Флора Абхазии, 4. АН ГССР, Сухуми, 1949, 343—354.
18. Куваев В. Б. Бот. журн., 57, 9, 1108—1115, 1972.
19. Лавренко Е. М. В кн.: Растительность СССР, 1, АН СССР, М.—Л., 1938, 235—296.
20. Попов М. Г. Очерк растительности и флоры Карпат. Моск. об-во исп. пр., М., 1949, 304.



21. Рубцов Н. И. В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. «Наука», Л., 1973, 219—226.
22. Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. ЛГУ, Л., 1962, 100.
23. Толмачев А. И. Бот. журн., 52, 1, 116—122, 1967.
24. Толмачев А. И. Введение в географию растений. ЛГУ, Л., 1974, 244.
25. Трасс Х. Х. Уч. зап. Тарт. унив., 268. Тр. по бот., 9, 5—222, 1970.
26. Шмитхюзен И. Общая география растительности. «Прогресс», М., 1966, 310.
27. Юрцев Б. А. Тр. бот. инст. АН СССР, сер. III, Геоботаника, 16, 3—82, 1964.
28. Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический поиск и происхождение его флоры. Комаровские чтения, 19, «Наука», М.—Л., 1966, 93.
29. Юрцев Б. А. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. «Наука», Л., 1968, 82—94.
30. Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. «Наука», Л., 1968, 235.
31. Юрцев Б. А., Петровский В. В. В кн.: Теорет. вопр. фитоиндикации. «Наука», Л., 1971, 15—31.
32. Areschoug F. M. Acta Univ. Lundensis, 1866.
33. Braun—Blanquet J. Arch. Phys. Nat., 5, sér. I, 1919.
34. Braun—Blanquet J. L'origine et de développement des floras dans le Massif Central de France. Paris—Zürich, 1923.
35. Christ H. Neue Denkschr. Schweiz. Nat. Ges., 22, 1867.
36. Contandriopoulos I. Ann. Fac. Sci. Marseille, 332—334, 1962.
37. Eig A. Feddes Repert. (Beih.), 63, 2, 1—120, 1931—1932.
38. Eilart J. Pontiline ja pontosarmatiline element Eesti Flooras. Bot. uurimused, 3. Acad. Sci. R. P. S. S. Eston. Tartu, 1963, 264.
39. Furrer E. Ber. Geobot. Inst. Eidg. Tech. Hochschule Stiftung Rübel, 32, 1961.
40. Jäger E. Feddes Repert., 79, Heft 3—5, 157—33., 1938.
41. Hayek A. Allgemeine Pflanzengeographie. Gebr. Borntraeger. Berlin, 1926, 409.
42. Holub J., Jirásek V. Folia Geobot. Phytotax., 2, 1, 69—113, 1967.
43. Holub J., Jirásek V. Preslia, 43, 1, 69—87, 1971.
44. Hultén E. Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period. Stockholm, 1937.
45. Meusel H. Vergleichende Arealkunde. I. Lehlendorf Verb. von Gebr. Borntraeger. Berlin-Zehlendorf, 1943, 466.
46. Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text. I. Veb Gustav Fischer Verlag. Jena, 196., 183.
47. Pawłowski B. Bull. Acad. Polon. Sci. Nat., 161—202, 1928.
48. Pawłowski B. Rozprawy Wyzd. matem.—przyr., 68, ser. B, 3, 1—71, 1929.
49. Schaefflein H. Bot. Jahrb., 80, 1961.
50. Schmid E. Bot. Ges., 44, 1935.
51. Steffen H. Flora von Ostpreussen. Königsberg, 1940.
52. Sterner R. Geogr. Ann. Stockholm, 4, 1922.
53. Walter H. Einführung in die Phytologie. III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung (II. Teil-Arealkunde). Stuttgart, 1954, 246.
54. Walter H., Straka H. Arealkunde (Floristisch-storische Geobotanik). Stuttgart, 1969.
55. Wangerin W. Beih. Bot. Centralbl., 49. Abt. B., 1932.
56. Wulfi E. W. An Introduction to Historical Plant Geography. Waltham (Mass.), 1950.



ფლორის ელემენტისა და არეალთა კლასიფიკაციის ზოგიერთი პრინციპის შესახებ

რ. ბაგნიძე, მ. ივანიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

განხილულია ფლორისტიკული ელემენტის არსი და არეალთა კლასიფიკაციის ზოგიერთი პრინციპი. ავტორებს მიაჩნიათ, რომ ფლორისტიკული ელემენტი კრებადი ცნებაა და თავის მხრივ მოიცავს სახეობათა (ან სხვა ტაქსონების) ჯგუფის გეოგრაფიულ, გეოგრაფიულ-გენეტიკურ, ისტორიულ და სხვა არსს. არეალთა კლასიფიკაციის ტაქსონომიური ერთეულების (არეონების) იერარქიული სქემა ავტორებს შემდეგნაირად აქვთ წარმოდგენილი: არეალის ტიპების განყოფილება, არეალის ტიპი, არეალის ქვეტიპი, არეალთა ჯგუფი.

ON THE ELEMENT OF THE FLORA AND SOME PRINCIPLES OF THE CLASSIFICATION OF AREAS

R. I. GAGNIDZE, M. A. IVANISHVILI

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

S u m m a r y

The term 'element of the flora' is taken by the present writers to stand for the geographical, genetical, historical, ecological and coenotic essences of the group of species. The geographical, zonal-latitudeal, altitudinal belt elements have served as the basis for the classification of areas. The hierarchical scheme of areons (i. e. the systematic unit) is assumed, by the present writers conception, to be as the following: **division, type of area, subtype of area, group of areas.**

УДК 612.826.4

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

О РОЛИ ЗАДНЕГО ГИПОТАЛАМУСА В АКТИВАЦИИ НЕОКОРТЕКСА У КОШЕК

Г. Л. Нанейшвили, А. Н. Бакуралдзе, А. Г. Носелидзе, М. Г. Дашниани

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 10.3.1975

Работа посвящена исследованию первых механизмов, лежащих в основе активации неокортекса у хронически премезэнцефалических кошек. Показано, что у животных с премезэнцефалической перерезкой, в случае сохранности лемнисковых путей, при спонтанном повышении мышечного тонуса, а также при раздражении конечности или заднего гипоталамуса эффект активации во фронтальных участках неокортекса выражен лучше, чем в затылочной коре. После двустороннего повреждения заднего гипоталамуса спонтанная и вызванная активация неокортекса у премезэнцефалических кошек не наступала. Раздражение конечности вызывало лишь повышение мышечного тонуса и движения глазных яблок. Предполагается, что у премезэнцефалических кошек активация неокортекса наступает в результате возбуждения заднего гипоталамуса.

За последние годы в литературе появилось большое количество данных о возможности активации неокортекса после полного выключения мезэнцефалической ретикулярной формации (МРФ) [17, 7, 11, 23, 3, 10, 22]. Эти результаты, с одной стороны, противоречат существующему в литературе мнению, что МРФ является единственной структурой для активации неокортекса [15, 16, 14, 13], а с другой — указывают на возможность существования структуры, лежащей ростральнее МРФ, которая способна независимо от последней активировать неокортекс. В этой связи представляют интерес данные Ф. Н. Серкова и др. [5], а также Хобсона [11], показывающие, что в случае полной перерезки ствола мозга, если повреждается и задний гипоталамус (ЗГ), активация неокортекса не наблюдается. В литературе ЗГ рассматривается как активирующая система в отношении лимбических структур [19, 20], а активация неокортекса при раздражении ЗГ интерпретируется как результат вторичного возбуждения МРФ [13, 6, 18].

Настоящая работа посвящена исследованию нервных механизмов, лежащих в основе активации неокортекса у хронически премезэнцефалических кошек.

МЕТОДИКА

Исследование проведено на 12 взрослых кошках. Под нембуталовым наркозом (35—40 мг/кг) производили хирургическое разобщение ствола мозга на уровне передней границы передних бугров четверохолмия и таким образом добивались полного выключения восходящих мезэнцефалических влияний.

Размеры ножа, с помощью которого производили перерезку ствола, были таковы, что достигалось полное выключение МРФ, однако демнисковые пути оставались интактными. Вживление раздражающих и отводящих электродов производили согласно координатам стереотаксического атласа Джаспера и Аймонэ-Марсана [12]. Тоническая активность шейных мышц регистрировалась электрографически с помощью биполярных, концентрированных электродов, а движения глазных яблок — биполярными электродами, которые фиксировались на лобно-скуловом отростке. Электрокардиограмма отводилась от передних конечностей. Электрическую активность регистрировали 17-канальным чернилопишущим электроэнцефалографом фирмы «Nihon kohden». При помощи двухканального анализатора производили частотный анализ и интегрирование ритмов. Вызванные в ЗГ и МРФ ответы при раздражении конечности регистрировали монополярно. Заземленный индифферентный электрод был расположен во фронтальной пазухе. Электрическое раздражение ЗГ и передней конечности производили прямоугольными импульсами. ЗГ повреждали электролитическим путем. По окончании опытов проводили морфологический контроль уровня перерезки ствола мозга и повреждения ЗГ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У всех 12 кошек после премезэнцефалической перерезки на протяжении первых двух дней электрическая активность как неокортекса, так и подкорковых образований характеризовалась высокоамплитудной медленной активностью. В данном постоперационном периоде животные находились в неподвижном состоянии. На третий—четвертый день после перерезки ствола мозга у большинства животных наблюдалось движение конечностей, а в электроэнцефалограмме отмечались кратковременные периоды активации неокортекса. Однако корреляции между слабыми движениями и ЭЭГ активацией не наблюдалась. Умеренное электрическое раздражение (6 в., 0,1 мсек., 300 гц) передней конечности вызывало диффузную активацию неокортекса. Необходимо отметить, что эффект активации во фронтальных участках неокортекса выражен лучше, чем в затылочной коре (рис. 1). Наряду с наступающими изменениями ЭЭГ, при раздражении передней конечности наблюдаются медленные движения глазных яблок и резкое возрастание тонуса шейной мышцы. Слабое электрическое раздражение (1,8 в., 0,1 мсек., 300 гц) ЗГ вызывало блокирование медленноволновой активности. При этом медленная активность значительно блокируется во фронтальных отделах неокортекса, тогда как в электрической активности затылочной коры изменения менее выражены. Данное раздражение ЗГ не вызывает движения глазных яблок и возрастания тонуса шейной мышцы (рис. 2).

Выше было отмечено, что слабые движения животного не коррелировали с активацией неокортекса. Однако часто при сильных движениях животного наступала активация неокортекса. На рис. 3, А показана характерная картина корреляции тонуса шейной мышцы с активацией неокортекса. Хорошо видно, что на фоне синхронной активности неокортекса тонус шейной мышцы временами возрастает, однако диффузная активация неокортекса наступает лишь при значительном его возрастании. На данном рисунке привлекает внимание тот факт, что при возрастании тонуса шейной мышцы вначале активация во фронтальных участках неокортекса выражена лучше, чем в затылочной коре. В дальнейшем на фоне диффузной активации неокортекса тонус шейной мышцы сравнительно ослабевает и затем вновь резко возрастает.

таст. Тщательный подсчет частоты сердечных сокращений показывает, что этот вегетативный компонент при вышеописанных внешних воздействиях не прерывается достоверных изменений. Однако необходимо от-

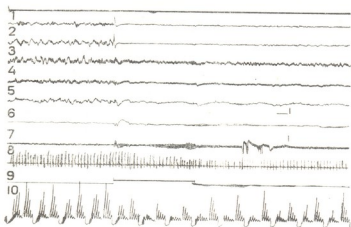


Рис. 1. Влияние электрического раздражения (6 в., 0,1 мсек, 300 гц) передней конечности (пр.) на ЭЭГ, движения глазных яблок, тонус шейной мышцы и ЭКГ. Регистрируются: 1—сенсорная кора (л.); 2—сенсорная кора (пр.); 3—зрительная кора (л.); 4—переднее вентральное ядро таламуса; 5—вентральное задне-латеральное ядро таламуса; 6—движения глазных яблок; 7—тонус шейной мышцы; 8—ЭКГ; 9—сигнальная линия, отмечающая электрическое раздражение; 10—данные амплитудно-частотного анализа. Анализируется активность 1 и 3-го каналов. Эпоха интегрирования 5 сек. Калибровка: 3 сек, для ЭЭГ—200 мкв; для ЭМГ—100 мкв

метить, что при раздражении передней конечности или спонтанных движениях животного чаще наблюдается тенденция к повышению частоты сердечных сокращений.

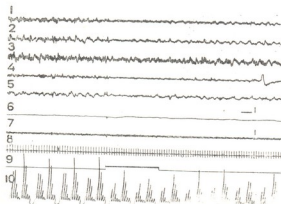


Рис. 2. Влияние электрического раздражения (1,8 в., 0,1 мсек, 300 гц) заднего гипоталамуса (л.) на ЭЭГ, движение глазных яблок, тонус шейной мышцы и ЭКГ. Отведения и калибровка те же, что на рис. 1

На 9 премезэнцефалических кошках исследовалась возможность возникновения ответов в ЗГ и МРФ при одиночном раздражении пе-

редней конечности. На рис. 3, Б, В приведены результаты этих опытов. На данном рисунке привлекает внимание тот факт, что вызванные ответы в обеих структурах возникают с одинаковым скрытым периодом (15—20 мсек).

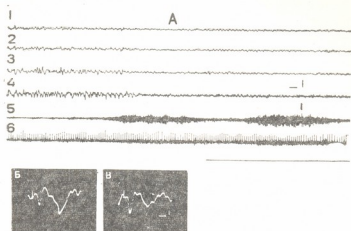
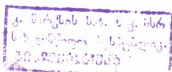


Рис. 3. А—корреляция между спонтанной активацией неокортекса и динамикой тонуса шейной мышцы. Регистрируются: 1—сенсорная кора (з.); 2—сенсорная кора (пр.); 3—передне-латеральная ассоциативная кора (а.); 4—зрительная кора (з.); 5—тонус шейной мышцы; 6—ЭКГ; Калибровка: 2 сек, для ЭЭГ—300 мкв. Б—вызванный ответ в заднем гипоталамусе и в мезэнцефалической ретикулярной формации (В) при одиночном раздражении передней конечности (5 в., 0,1 мсек). Калибровка 20 мсек, 100 мкв

На следующем этапе исследования, на четвертый-шестой день после премезэнцефалической перерезки ствола мозга, производили двустороннее повреждение ЗГ. После указанного повреждения у пяти кошек наблюдалась резкая депрессия электрической активности неокортекса. Все эти животные не прожили более четырех часов. У остальных животных, которых удалось сохранить не более трех-пяти дней, непосредственно после повреждения ЗГ наблюдалась стойкая десинхронизация электрической активности мозга. По истечении 10—50 минут в ЭКоГ постепенно начинали возникать медленные волны и после наступления синхронной активности у большинства животных картина активации неокортекса отсутствовала. Активация неокортекса наступала и в случае значительного повышения мышечного тонуса (рис. 4). Интересно, что у этих животных картина активации неокортекса не наблюдалась и в случае интенсивного электрического раздражения (10 в., 0,1 мсек, 300 гц) передней конечности (рис. 5). Необходимо отметить, что данное раздражение вызывало медленные движения глазных яблок и возрастание тонуса шейной мышцы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты наших исследований показывают, что реакция диффузной активации неокортекса у хронически премезэнцефалических кошек наступает в результате возбуждения ЗГ. По данным литературы, ЗГ преимущественно активирует фронтальные участки неокортекса [2]. В наших опытах, как при раздражении передней конечности, так и при пороговом раздражении ЗГ, преимущественно активировались



фронтальные участки неокортекса, тогда как в затылочном участке коры эти влияния были выражены слабее (рис. 1, 2). Интересно, что при спонтанном возрастании тонуса шейной мышцы вначале активация

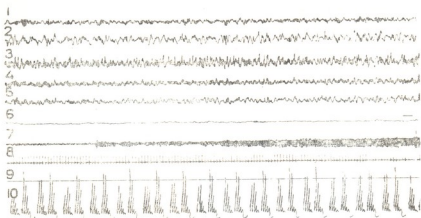


Рис. 4. Динамика электрической активности мозговых структур, движения глазных яблок, тонуса шейной мышцы и ЭКГ у премезэнцефалических кошек после двустороннего повреждения заднего гипоталамуса. Отведения и калибровка те же, что на рис. 1

лучше выражена во фронтальных участках, чем в затылочной области неокортекса (рис. 3А).

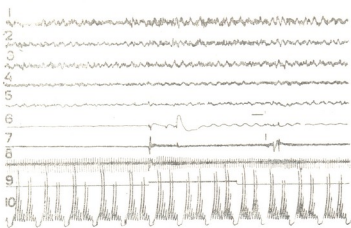


Рис. 5. Влияние электрического раздражения (10 в., 0,1 мсек, 300 гц) передней конечности (пр.) на ЭЭГ, движение глазных яблок, тонус шейной мышцы и ЭКГ у премезэнцефалической кошки после двустороннего повреждения заднего гипоталамуса. Отведения и калибровка те же, что на рис. 1

Привлекает внимание тот факт, что в случае раздражения передней конечности, наряду с активацией неокортекса, наблюдается повышение тонуса шейной мышцы и движения глазных яблок. Известно, что МРФ, независимо от лежащих роstralнее от нее структур, способна осуществлять контроль над спинальной деятельностью [13, 3, 1]. Мор-

фологический анализ мозга премезэнцефалических кошек показал, что в случае данного сечения ствола мозга перерезаются III пары черепно-мозговых нервов, тогда как IV—VI пары черепно-мозговых нервов и соответствующие им ядра остаются интактными. Исходя из вышесказанного, надо полагать, что описанное нами повышение тонуса шейных мышц и движения глазных яблок при раздражении конечности должны наступать в результате активации соответствующих средне-мозговых образований, которых возбуждающие импульсы достигают по коллатералям, отходящим от лемнисковых путей [9, 8, 4]. Существование моносинаптической связи от нейронов МРФ к мотонейронам IV пары черепно-мозговых нервов [21] указывает на то, что у премезэнцефалических кошек МРФ является промежуточной инстанцией для наступления движения глазных яблок, возникающих в ответ на раздражение конечности.

Надо полагать, что как при раздражении передней конечности, так и при повышении мышечного тонуса импульсы с периферии (в последнем случае проприоцептивные импульсы) достигают ЗГ, а возбуждение последнего, в свою очередь, вызывает активацию неокортекса. В пользу возможности активации ЗГ под влиянием кожной и проприоцептивной импульсации говорят данные литературы [9, 8, 4], а также данные, приведенные на рис. 3, Б, В. При раздражении передней конечности возникновение вызванных ответов в ЗГ и МРФ с одинаковым скрытым периодом должно указывать на наличие лемнисковых коллатералей, заканчивающихся не только в МРФ, но и в ЗГ.

В пользу того, что как спонтанная, так и вызванная активация неокортекса у премезэнцефалических кошек наступает в результате возбуждения ЗГ говорят данные, полученные при двустороннем повреждении ЗГ (рис. 5,5). После данного повреждения, как это указывалось выше, несмотря на резкое повышение тонуса шейной мышцы, у этих животных не наблюдается активация неокортекса. Активация неокортекса не наступает и в случае интенсивного раздражения передней конечности, однако при этом опять-таки наблюдаются движения глазных яблок и повышение тонуса шейной мышцы. Приведенные результаты, с одной стороны, указывают на способность ЗГ, независимо от МРФ, активировать неокортекс и, с другой стороны, на способность МРФ, независимо от роstralно расположенных структур, принимать участие в моторной деятельности премезэнцефалических кошек.

ЛИТЕРАТУРА

1. Афельт Э., Вебер Н. В., Максимова В. В. Рефлекторная активность хронически изолированного спинного мозга кошки. «Наука», М., 1973.
2. Гельгори Э., Луфборроу Дж. Эмоции и эмоциональные расстройства. «Мир», М., 1966.
3. Гурфинкель В. С., Шик М. Л. Механизмы нисходящего контроля активности спинного мозга. «Наука», Л., 1971, 128—130.
4. Л. Чжуань-гум. Электрофизиологический анализ механизмов генерации возбуждения в коре больших полушарий головного мозга. Канд. дисс. М., 1960.
5. Серков Ф. Н., Макулькин Р. Ф., Тыхина Д. Н. Физиол. ж. СССР, 7, 837—846, 1966.
6. Тонких А. В. Гипоталамо-гипофизарная область в регуляции физиологических функций организма. «Наука», Л., 1965.
7. Batsel H. L. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 12, 421—430, 1960.
8. Feldman S. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.*, 26, 161, 1965.
9. Feldman S., Van Der Heide C. S., Porter R. W. *Am. J. Physiol.*, 196, 1163—1167, 1959.

10. Herner H. W. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 28, 97, 1970.
11. Hobson J. A. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 19, 41—62, 1967.
12. Jasper H. H., Ajmone—Marsan C. A *Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat*. Nat. Res. Council Canada. Ottawa, 1954.
13. Lindsley D. B. In: *Handbook of Physiology, Neurophysiology*, 3, Am. Physiol. Soc., Washington, 1553—1593, 1960.
14. Lindsley D. B., Schreiner Z. H., Knowles W. B., Magoun H. W. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 2, 483—498, 19.0.
15. Magoun H. W., Rhiens R. *Spasticity: The Stretch Reflex and Extrapyramidal System*. Thomas, Springfield, Illinois, 1948.
16. Moruzzi G., Magoun H. W. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1, 455—473, 1949.
17. Moruzzi G., Palestini M., Rossi C. F., Zanchetti D. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 32, 958—959, 1956.
18. Routtenberg. *Psychol. Rev.*, 75, 51—80, 1968.
19. Tokizane T., Kawamura H., Imamura G. *Neurology*, 2, 63—76, 1960.
20. Torii S., Kawamura H. *J. Physiol.*, 10, 374—383, 1960.
21. Schwindt P. C., Prech W., Richter D. *Exp. Brain Res.*, 20, 233—238, 1974.
22. Slosarska M., Zernicki B. *Bull. Acad. Pol. Sci., ser. Biol.*, 21, 619—622, 1973.
23. Villablanka J. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 19, 576—586, 1965.

ქრონიკულად პრემეზენცეფალურ კატებში უკანა ჰიპოთალამუსის როლი ახალი ქერქის გააქტივებაში

თ. ნანეიშვილი, ა. ბაკურაძე, ა. ნოსელიძე, მ. დაშნიანი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შრომა ეძღვნება ნერვული მექანიზმების შესწავლას, რომლებიც საფუძვლად უდევს ქრონიკულად პრემეზენცეფალურ კატებში ახალი ქერქის გააქტივებას. ნახევნებია, რომ შუა ტვინის ბაღებრივი ფორმაციის გამოთიშვისას, თუ შენარჩუნებულია ლემნისკალური გზები, კუნთის ტონუსის სპონტანურად მატებით, თათის, უკანა ჰიპოთალამუსის გალიზიანებით უპირატესად აქტივდება ახალი ქერქის ფორმალური უბნები ახალი ქერქის კედლის წილებთან შედარებით. ასეთ ცხოველებში უკანა ჰიპოთალამუსის ორმხრივი დაზიანების შემდეგ, ახალი ქერქის გააქტივება არ შეიმჩნეოდა არც სპონტანურად, არც გარეშე გალიზიანების საპასუხოდ. თათის გალიზიანება იწვევდა მხოლოდ კისრის კუნთის ტონუსის მატებას და თვალების მოძრაობას. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ შუა ტვინის ბაღებრივი ფორმაციის გამოთიშვის შემდეგ ახალი ქერქის გააქტივება ხდება უკანა ჰიპოთალამუსის აგზების შედეგად.

THE ROLE OF POSTERIOR HYPOTHALAMUS IN THE ACTIVATION OF NEOCORTEX IN THE CHRONIC PREMENCEPHALIC CATS

T. L. NANEISHVILI, A. N. BAKURADZE, A. G. NOSELIDZE, M. G. DASHNIANI
Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

An attempt has been made to study the nervous mechanisms responsible for activation of the neocortex in the chronic premenencephalic cats. It has

been demonstrated that in the cats with premesencephalic section of the brain stem, with the lemniscal pathways spared, the activation effect is more pronounced in the frontal areas of the neocortex than in the occipital cortex, both due to a spontaneous increase of the muscle tone and stimulation of the extremities or the posterior hypothalamus. Following bilateral posterior hypothalamic lesions in these cats neither spontaneous nor evoked activation of the neocortex is observed. Stimulation of the extremities evokes only an increase of the muscle tone and eye movement. It is supposed that in the premesencephalic cats activation of the neocortex is due to excitation of the posterior hypothalamus.

УДК 612.82

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

КУПИРОВАНИЕ СУДОРОЖНОЙ АКТИВНОСТИ, ВЫЗВАННОЙ РАЗДРАЖЕНИЕМ ЭНТОРИНАЛЬНОЙ КОРЫ, ПОД ВЛИЯНИЕМ АКТИВАЦИИ ДОРСАЛЬНОГО ГИППОКАМПА КОШКИ

А. А. Унгиадзе, Д. Ш. Давитулиани

Институт физиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 30.6.1975

Изучалось влияние электрического раздражения дорсального гиппокампа на эпилептиформные разряды различных структур мозга и постконвульсивную депрессию, вызванную стимуляцией энторинальной коры кошки. Результаты опытов показали, что электрическая стимуляция дорсального гиппокампа, вызывающая реакцию оборонительного типа, способствует прекращению судорожных разрядов, а также постконвульсивной депрессии.

Структуры мозга, при электрическом раздражении которых наступает синхронизация фоновой электрической активности, как известно, имеют важное значение в организации эпилептиформных разрядов. К таким структурам могут быть отнесены интраламинарные таламические ядра [9, 10, 14, 15], гиппокампо-амигдало-темпоральная область [9, 16, 20] и венстромедиальная часть среднего мозга. [21].

Электрическая стимуляция некоторых структур мозга может обусловить как возникновение эпилептиформных разрядов, так и их торможение [4, 5, 7, 8, 11]. Такими структурами являются зоны, расположенные вблизи миндалевидного комплекса, базальное ядро миндалина, ядра гипоталамуса, центральное серое вещество [4, 5], ядра солитарного тракта [8], мезэнцефалическая ретикулярная формация [2].

В литературе встречаются также данные о влиянии электрического раздражения различных структур мозга на постконвульсивную депрессию [4, 5], которая, по мнению одних авторов [7, 12], наступает в результате истощения нервных клеток из-за сильного и длительного возбуждения, а по мнению других — в результате активного торможения [3].

Гиппокамп обладает очень низким порогом вызова судорожной активности в ответ на электрическое раздражение [1, 7 и др.]. Исходя из этого, логично было бы думать, что такая эпилептогенная структура, как гиппокамп, должна усиливать судорожные разряды, возникшие при стимуляции различных структур мозга, и сопутствующие этим разрядам эпилептические припадки. Наше внимание привлек довольно интересный факт. Даже при сравнительно низких силах электрического раздражения архипалеокортикальных структур возникают генерализованные судорожные разряды, внешне сопровождающиеся иногда эпилептическими припадками. Такими структурами являются: поясная извилина, венстромедиальное гипоталамическое ядро, энторинальная кора и миндалевидный комплекс. Однако в некоторых случаях раздражение дорсального гиппокампа вызывает не усиление судорожной активности,

а, наоборот, ее купирование. Исходя из этого факта, нами было предпринято специальное исследование влияния активирования гиппокампа на судорожные разряды и постконвульсивную депрессию, возникающие при раздражении энторинальной коры.

МЕТОДИКА

Опыты ставились на 7 взрослых кошках в условиях хронического эксперимента. Константановые электроды, диаметр неизолированного кончика которых равнялся 150—200 мк, вживлялись в различные структуры мозга по координатам атласа Джаспера и Аймонэ—Марсана [17]. Электрическое раздражение мозга производилось прямоугольными импульсами от генератора с высокочастотным выходом (частота раздражения — 200 в сек, длительность стимула — 0,2 мсек). Регистрация электрической активности различных структур мозга производилась 8-канальным электроэнцефалографом фирмы «Медикор». Отведение униполярное. По окончании экспериментов кошки забивались, мозг фиксировался в 10% нейтральном растворе формалина, местонахождение кончика отводящего и раздражающего электродов определялось гистологически на серийных фронтальных срезах мозга.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При определенной надпороговой силе раздражения энторинальной коры у бодрствующих животных наблюдалось возникновение определенных соматических, вегетативных и электроэнцефалографических сдвигов. Пороговое электрическое раздражение вызывало у них некоторое угнетение гиппокампального тета-ритма при отсутствии сопутствующих ему поведенческих реакций. Сильное же раздражение вызывало у спящих животных поведенческое пробуждение. Характер электрической активности мозговых структур при раздражении энторинальной коры зависит от того, какая эмоциональная реакция наступает при этом. Если имеет место реакция страха и избегания, то в это время отмечается усиление гиппокампального тета-ритма и угнетение других медленных компонентов электроэнцефалограммы [6].

Судорожная активность в различных структурах возникала при относительно высоких силах раздражения энторинальной коры (10 вольт, при пороге для двигательных реакций 2—3 вольта). Выраженность эпилептиформных разрядов зависит от параметров раздражающей силы. При субмаксимальных интенсивностях стимула можно наблюдать развитие эпилептиформных разрядов без наличия поведенческих судорожных реакций. Однако, если судорожная активность охватывает сенсомоторную область коры, могут наблюдаться жевательные и глотательные движения (автоматизм акта еды) или даже генерализованные эпилептические судороги. Часто эти судороги наступают по типу больших приступов, захватывая всю соматическую мускулатуру. Они длятся в пределах минуты и заканчиваются, как правило, хорошо выраженной депрессией.

Если берется заведомо большая сила раздражения, у кошки сразу же наблюдается развитие сильной судорожной активности (рис. 1), которой предшествует реакция страха со всеми вегетативными компонентами (мочеиспусканием, дефекацией, расширением зрачков); вслед за этим кошка начинает биться в судорогах (рис. 2, Б). Однако, если в этот момент произвести электрическое раздражение дорсального гиппокампа (рис. 1, Б), наблюдается не углубление эпилептического состояния, а, наоборот, мгновенное прекращение судорожной активности

(рис. 1, Б): распластавшаяся на полу (рис. 2, В) кошка поднимает голову, смотрит по сторонам, мяукает, поднимается (рис. 2, Г).

Изолированное электрическое раздражение данного участка дорсального гиппокампа (3 вольта, 200 в сек) вызывало поведенческую

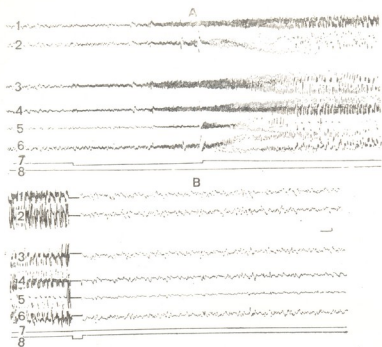


Рис. 1. Влияние раздражения дорсального гиппокампа на эпилептиформные разряды, вызванные стимуляцией энторинальной коры. Отведения: 1, 2—энторинальная кора; 3—поясная извилина; 4—мезэнцефалическая ретикулярная формация; 5—сенсомоторная область новой коры; 6—вентральный гиппокамп; 7—отметка раздражения энторинальной коры (10 вольт, 200 в сек, 0,2 мсек); 8—отметка раздражения дорсального гиппокампа (3 вольта, 200 в сек, 0,2 мсек). Момент раздражения отмечается опусканием линии вниз. Калибровка на всех рисунках—200 мкв, время—1 сек

реакцию страха, расширение зрачков и по прекращении раздражения реакцию избегания. В это время в электрической активности всех отводимых структур наблюдаются изменения, выражающиеся в ее десинхронизации. Вместе с тем, как в энторинальной коре, так и в сенсомоторной области коры, поясной извилине, мезэнцефалической ретикулярной формации и вентральном гиппокампе имеет место понижение амплитуды электрической активности (рис. 3).

По прекращении генерализованных эпилептических судорог, вызванных стимуляцией энторинальной области, очень часто наблюдается постконвульсивная депрессия (рис. 2, В), а электроэнцефалографически в это время отмечается сильное угнетение электрической активности (рис. 4, А). Если на фоне полной депрессии производится электрическое раздражение дорсального гиппокампа, вызывающее ориентировочную реакцию и реакцию страха, фоновая электрическая активность восстанавливается в значительной степени (рис. 4, Б), т. е. снимается постконвульсивная депрессия, а кошка в это время садится и начинает мяукать.



После генерализованных эпилептических судорог и постконвульсивной депрессии значительно повышаются пороги раздражения структур мозга для вызова оборонительных реакций. Более того, меняются пороги для вызова и эпилептиформных разрядов. Так, например, если раздражение энторинальной коры силой 5 вольт и частотой 200 в сек вызывало хорошо выраженные эпилептические судороги и в электроэнцефалограмме отводимых структур регистрировались длительные эпилептиформные разряды (рис. 5, А), то после глубокой постконвульсивной депрессии та же сила не оказывала никакого влияния ни на поведенческую деятельность, ни на картину электроэнцефалограммы отводимых структур (рис. 5, Б). Усиление раздражения (до 10 вольт) также не вызывало заметных изменений в электроэнцефалограмме (рис. 5, В). И только раздражение энторинальной коры, равное 12—15 вольтам, после довольно длительного скрытого периода (5—10 сек), вызывало появление небольших эпилептиформных разрядов сперва в контралатеральной энторинальной коре, затем в вентральном гиппокампе и поясной извилине (рис. 5, Г). Амплитуда и частота этих разрядов малы и они быстро сходят на нет. Лишь при сильном электрическом раздражении энторинальной коры (20—25 вольт, 200 в сек) воспроизводится динамика электрической активности, которая имела место при первом раздражении (рис. 1) и длилась около трех минут (рис. 5, Д).

Раздражение структуры мозга, вызывающее сильную эмоциональную реакцию оборонительного типа, снимает не только эпилептические судороги и судорожные разряды, но и постконвульсивную депрессию, восстанавливая электрическую активность.

Как указывалось выше, некоторыми авторами высказывается предположение, что генерализованная судорожная активность приводит к истощению нервных клеток головного мозга. Это истощение должно быть выражено тем сильнее, чем выше сила и продолжительность раздражения [7, 12, 18]. С другой стороны, есть и такое предположение, что в развитии постконвульсивной депрессии существенную роль играет активное торможение разряжающихся клеток [3, 13, 21]. Расматривая гипотезу о значении активного торможения в прекращении

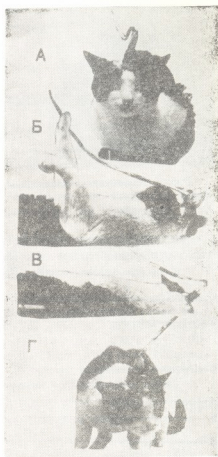


Рис. 2. Поведенческие реакции, вызванные электрической стимуляцией энторинальной коры и дорсального гиппокампа. А—исходное состояние; Б—во время эпилептических судорог; В—во время постконвульсивной депрессии; Г—снятие постконвульсивной депрессии раздражением гиппокампа



эпилептических судорог, Юнг [19] пришел к выводу о тормозящем влиянии хвостатого ядра, оказывающем свое влияние на кору через мус.

Таким образом, как было отмечено выше, электрическая стимуляция дорсального гиппокампа, вызывающая реакцию оборонительно-

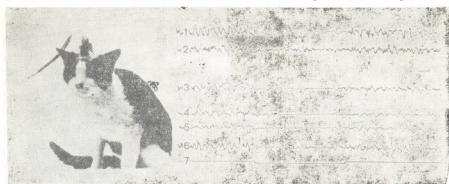


Рис. 3. Изменение электрической активности различных структур мозга от ответ на раздражение дорсального гиппокампа (3 вольта, 200 в сек, 0,2 мсек). Отведения те же, что на рис. 1. 7—отметка раздражения гиппокампа

го типа, способствует прекращению эпилептических судорог, а также постконвульсивной депрессии. Прекращение генерализованных эпилеп-

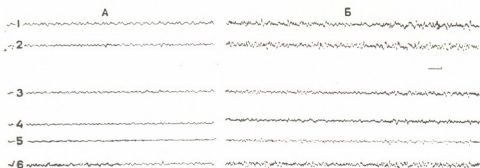


Рис. 4. Влияние раздражения дорсального гиппокампа на постконвульсивную депрессию. А—электрическая активность различных структур мозга во время постконвульсивной депрессии; Б—после раздражения дорсального гиппокампа. Отведения те же, что на рис. 1

тических судорог, по всей видимости, имеет место в результате постепенного развития активного торможения. Такое предположение гармонирует с мнением о том, что постконвульсивная депрессия развивается в результате активации тормозных механизмов. Но если раздражение дорсального гиппокампа производится в период постконвульсивной депрессии, то электрическая активация лимбических структур, обуславливающая сильную эмоциональную реакцию, вызывает, как полагают ряд авторов [4, 5], «пробивание» синаптического торможения и тем самым снимает депрессию.

Итак наши данные согласуются с предположением о том, что электрическая стимуляция структур лимбического круга, вызывающая

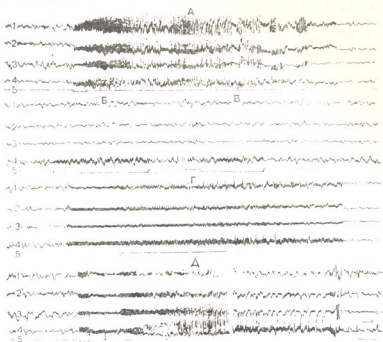


Рис. 5. Изменение порога электрического раздражения энторинальной коры для вызова судорожной активности после постконвульсивной депрессии. А—5 вольт, 200 в сек; Б—та же сила раздражения, но после вызова судорожной активности и депрессии; В—10 вольт, 200 в сек., 0,2 мсек; Г—15 вольт, 200 в сек, 0,2 мсек; Д—20 вольт, 200 в сек, 0,2 мсек. Отведения: 1, 2—энторинальная кора; 3—поясная извилина; 4—вентральный гиппокамп; 5—отметка раздражения энторинальной коры

кращении судорог решающая роль может быть отведена процессу торможения, развивающегося в эпилептическом очаге

ЛИТЕРАТУРА

1. Крейндлер А. Эпилепсия. Клинические и экспериментальные исследования. «Наука», М., 1959.
2. Нанобашвили З. И., Иоселиани Т. К. Сообщения АН ГССР, 69, 429—432, 1973.
3. Окуджава В. М. Проблемы современной неврологии. «Мецниереба». Тбилиси, 1967.
4. Омиани Т. Н., Орджоникидзе Ц. А. ДАН СССР, 183, 1221—1224. 1968.
5. Омиани Т. Н., Орджоникидзе Ц. А. Механизмы нервной деятельности. «Наука», М., 1969, 90—97.
6. Омиани Т. Н., Унгиадзе А. А., Капанадзе Т. К., Бадридзе Я. К., Коридзе М. Г. Вопросы нейрофизиологии эмоций и цикла бодрствования—сон. «Мецниереба», Тбилиси, 1974, 25—63.
7. Пенфильд У., Джаспер Г. Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека. «Наука», М., 1958.
8. Сараджигишвили П. М., Меладзе Ц. Д. Тезисы V Всесоюз. электрофизиол. конфер., Тбилиси, 1966, 339.

9. Angeleri F., Ferro-Milone F., Parigi. S. *Electroencephal. clin. Neurophysiol.*, 16, 100, 1964.
10. Angyan L. *Physiol. Behav.*, 5, 797, 1970.
11. Bailey P. G. von Bonin, McCulloch. W. S. *The Isocortex of the Chimpanzee*, Urbana III, 400. Univ. Illinois Press, 1950.
12. Dusser de Barenne J. G., Marshall C. S., McCulloch W. S., Nims L. F. *Am. J. Physiol.*, 124, 651, 1938.
13. Gastaut H., Hunter J. J. *Physiol. (Paris)*, 42, 592, 1950.
14. Hess W. R. In: *Brain mechanisms and consciousness*. Ed. J. F. DeJafresnaye, Blackwell, Oxford, 130, 1954.
15. Hunter J., Jasper H. H. *Electroencephal. clin. Neurophysiol.*, 1, 305, 1949.
16. Ingvar D. H. *Acta Physiol. Scand.*, 33, 1, 1955.
17. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A. *Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat*. Nat. Res. Council Ottawa, Canada, 1954.
18. Jasper H., Frickson T. G. *J. Neurophysiol.*, 5, 333, 1941.
19. Jung R. *Arch. Psychiat.*, 183, 206, 1949.
20. Kovacs D. A., Zoll J. G. *Brain Res.*, 70, 163, 1974.
21. Weir R. *Arch. Neurol.*, 11, 209, 1964.

კატის ენტორინალური ამრძის ბალზინანებით გამოწვეული კრუნჩხვითი აპტივოგის მოხსნა დორსალური ჰიპოკამპის ბალზინანების შედეგად

ა. უნიაძე, დ. დავითულიანი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შევისწავლიდით დორსალური ჰიპოკამპის ზოგიერთი წერტილის ელექტრული გალიზიანების გავლენას თავის ტვინის ენტორინალური ქერქის გალიზიანებით გამოწვეულ ეპილეფსურ განმუხტვებზე და პოსტკონვულსიურ დეპრესიას. მიღებული შედეგების თანახმად, დორსალური ჰიპოკამპის ელექტრული გალიზიანება, რომელიც იწვევს თავდაცვის ტიპის რეაქციას, განაპირობებს კრუნჩხვითი განმუხტვების და აგრეთვე პოსტკონვულსიური დეპრესიის მოხსნას.

THE STIMULATION EFFECT OF THE DORSAL HIPPOCAMPUS ON EPILEPTIFORM DISCHARGES AND POSTCONVULSIVE DEPRESSION CAUSED BY ENTORHINAL STIMULATION IN CATS

A. A. UNGIADZE, D. Sh. DAVITULIANI

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

Summary

The stimulation effect of the dorsal hippocampus on the epileptiform discharges and postconvulsive depression in various brain structures due to the entorhinal stimulation was studied in adult cats. Stimulation of the dorsal hippocampus provoking an emotional defensive reaction results in the cessation of epileptiform discharges and postconvulsive depression.

Our evidence is in agreement with the view that the electrical stimulation of the limbic structures producing a well-pronounced emotional reaction may block the synaptic inhibition and postconvulsive depression, and that the process of inhibition developing in the epileptiform focus should play a decisive role in the cessation of seizures.

УДК 576.552.595.727

ЦИТОЛОГИЯ

АВТОРАДИОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТРАНСКРИПЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ЭНДОМИТОТИЧЕСКИХ КЛЕТОК СТЕНКИ СЕМЕННЫХ ФОЛЛИКУЛОВ *SCHISTOCERCA GREGARIA*

Г. И. Бахтадзе

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 28.3.1975

Изучена транскрипционная способность эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов *Schistocerca gregaria*, развивающихся путем классического эндомитоза. Результаты включения H^3 -уридина *in vivo* и *in vitro* показали, что эндомитотические клетки обладают высокой транскрипционной способностью в зоне созревания сперматид, намного превышающей таковую других клеточных популяций семенного фолликула. С повышением температуры содержания взрослых самцов *Schistocerca gregaria* до 40° транскрипционная способность эндомитотических клеток увеличивается почти на 30% и ускоряется процесс миграции синтезированной в ядре РНК в цитоплазму. Показано, что транскрипционная способность эндомитотических клеток увеличивается по направлению от дистального отдела фолликула к зоне созревания сперматид. Результаты включения H^3 -уридина *in vivo* свидетельствуют о том, что уже через 6 часов после введения изотопа 50% всей меченой РНК мигрирует из ядра в цитоплазму эндомитотических клеток. Обсуждается вопрос о корреляции между развитием половых и эндомитотических клеток.

Во многих клетках большинства насекомых и высших растений эндомитотические процессы часто сопровождают дифференцировку [2, 8, 13, 15, 21, 24, 26]. Результатом эндомитоза являются полиплоидные клетки, в которых процесс полиплоидизации, как правило, сопровождается нарастанием протоплазматической массы (белка, ГНК, гликогена и ферментативных систем) и числа клеточных органелл, что указывает на их большие функциональные возможности [16, 17, 20, 25].

Эндомитотические процессы, в отличие от митотических, протекают в различных тканях по-разному, однако во всех случаях митотический аппарат не развивается, и ядерная оболочка сохраняется [15].

При классическом эндомитозе, впервые описанном Гейтлером [14] в клетках стенки семенных фолликулов водоемки *Gerris lateralis*, наблюдаются все морфологические стадии хромосомных изменений известные для обычного митоза (эндонитерфаза, эндопрофаза, эндометафаза, эндоанафаза и эндотелофаза), критерием идентификации которых служила степень конденсации хромосом [4, 6, 9, 10, 19, 22, 23]. Этот тип полиплоидизации клеток, физиология которого плохо изучена, довольно широко распространен у насекомых [6, 8, 9, 10, 12] и особенно в стенке семенных фолликулов саранчовых [4].

В наших предыдущих работах по изучению синтеза ДНК в эндомитотических клетках стенки семенных фолликулов саран-

човых [1, 5] было показано, что редупликация ДНК в собственно эндомитотических клетках практически отсутствует. Следовательно зона размножения и полиплоидизации этих клеток разделена с зоной их морфологической дифференцировки. Вместе с тем, Кикинадзе и Тутуровой [6] было показано, что эндомитотические клетки в стенке семенных фолликулов *Chrysocera dispar dispar* обладают высокой транскрипционной способностью, причем H^3 -уридин интенсивно включается во все стадии классического эндомитоза, включая эндометафазы.

В связи с вышеизложенным, значительный интерес представляет выяснение следующих вопросов: является ли высокая транскрипционная способность характерной чертой эндомитотических клеток стенки семенных фолликулов саранчовых; как изменяется интенсивность синтеза РНК в эндомитотических клетках в зависимости от их локализации по длине семенного фолликула. Ранее нами было показано, что повышение температуры содержания самцов *Schistocerca gregaria* до 40° почти в 2 раза ускоряет продолжительность спермиогенеза [1, 3]. В связи с этим интересно было также выяснить, изменяется ли при этом транскрипционная способность эндомитотических клеток, так как ряд авторов приписывает им трофическую функцию в семенном фолликуле [10, 11]. Выяснению этих вопросов и посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом для данного исследования служили эндомитотические клетки стенки семенных фолликулов пустынной саранчи *Schistocerca gregaria* (Forsk., Orthoptera: Acrididae), культивируемой в лаборатории общей цитологии Института цитологии и генетики СО АН СССР по методу, предложенному сотрудниками противосаранчового центра в Лондоне [18]. Для *Schistocerca gregaria* характерно наличие 24 хромосом, но самец имеет 23 хромосомы, так как Y хромосома у него отсутствует (XO).

В работе использовали взрослых самцов *Schistocerca gregaria*, часть которых содержалась при повышенной температуре (40°).

Для исследования синтеза РНК использовали H^3 -уридин, удельная активность которого составляла 14,6 Кюри/ммоль.

В первой серии опытов изолированные семенники самцов, развивавшихся как при нормальной температуре (30°), так и при повышенной (40°) инкубировали параллельно в растворе H^3 -уридина, концентрация которого составляла 100 мкКюри/мл, в течение 30 минут. После инкубации в среде с изотопом *in vitro* семенники отмывали физиологическим раствором и немедленно фиксировали.

Во второй серии опытов самцам, развивающимся при нормальной температуре, внутривенно вводили H^3 -уридин, концентрация которого в растворе составляла 500 мкКюри/мл. Каждому самцу вводили по 0,02 мл, то есть по 10 мкКюри. Семенные фолликулы фиксировали через 3, 6 часов и одни сутки после введения изотопа.

После 30-минутной фиксации в смеси спирт—уксусная кислота (3:1) семенники окрашивали 4% ацетоорсеином. Давленные препараты изготавляли в 45% растворе уксусной кислоты, и покровные стекла немедленно удаляли в жидком азоте. Остатки уксусной кислоты тщательно отмывали спиртом.

Для автордиографии использовали жидкую эмульсию типа М ГосНИИхим-фотопроект. Длительность экспозиции эмульсии во всех сериях опытов составляла 28 суток.

Подсчет числа зерен серебра над ядрами и цитоплазмой проводили визуально с помощью окулярной сетки в тетраплоидных эндометафазах и эндoproфазах среднего отдела семенного фолликула, а также над ядрами и цитоплазмой пахннем. Для определения изменения интенсивности включения H^3 -уридина в эндомитотические клетки по длине семенного фолликула последний разделяли на 10 равных условных единиц длины, начиная от границы появления первых клеток с характерной для эндомитоза морфологией в дистальном отделе фолликула и до зоны появления сперматид в его среднем отделе, и подсчитывали число зерен серебра над диплоидными эндометафазами. Пloidность клеток во всех случаях устанавливали путем подсчета числа хромосом в эндометафазах и эндoproфазах. Проводили статистическую обработку полученных результатов [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Включение H^3 -уридина в эндомитотические клетки стенки семенных фолликулов. При инкубации семенных фолликулов *Sch. gregaria*, культивируемых при различных температурных режимах в среде, содержащей H^3 -уридин, наблюдается интенсивное включение изотопа во все клетки с морфологическими картинками, описываемыми как стадии классического эндомитоза. Включение H^3 -уридина в пахннему мейозу почти в три раза менее интенсивно, чем в эндомитотические клетки. Как в эндомитотических, так и в половых клетках метка наблюдается и в ядре, и в цитоплазме (табл. 1).

Таблица 1

Сравнительное включение H^3 -уридина в ядра и цитоплазму эндомитотических и половых клеток после инкубации семенных фолликулов в среде с изотопом самцов, развивавшихся при нормальной (30°) и повышенной (40°) температурах

Изученные клетки		Температура, °C	Среднее число зерен серебра	Изменение интенсивности включения изотопа в эксперименте, % к контролю
Эндометафазы	Ядро	30	103,03 ± 1,31	100
		40	135,25 ± 2,43	130,7
	Цитоплазма	30	15,4 ± 1,26	100
		40	25,25 ± 1,43	164
Эндoproфазы	Ядро	30	171,6 ± 2,05	100
		40	174,1 ± 2,53	101,4
	Цитоплазма	30	16,6 ± 1,25	100
		40	24,3 ± 1,24	143,4
Пахннемы	Ядро	30	24,5 ± 0,81	100
		40	16,1 ± 0,51	46,6
	Цитоплазма	30	8,1 ± 0,42	100
		40	12,25 ± 0,54	151,2

Подсчет числа зерен серебра в эндомитотических клетках показал, что включение H^3 -уридина в эндoproфазы происходит несколько интенсивнее, чем в эндометафазы, однако хромосомы в эндометафазных ядрах метятся достаточно интенсивно. Остальные клеточные популяции семенного фолликула практически не включают изотоп, что указывает на отсутствие у них интенсивной транскрипционной способности.

Влияние повышенной температуры на интенсивность включения H^3 -уридина в половые и эндомитотические клетки. Как показало сравнительное изучение включения H^3 -уридина в эндомитотические и половые клетки после инкубации *in vitro* семенников самцов, развивавшихся при различных температурных режимах, действие повышенной температуры на включение изотопа в эти клетки различно (табл. 1). Так интенсивность включения H^3 -уридина в ядра и цитоплазму эндометафаз с повышением температуры существенно увеличивается. В то же время такое увеличение в эндoproфазах наблюдается только в цитоплазме. Следовательно в целом интенсивность включения изотопа в тетраплоидные эндометафазы и эндoproфазы при 40° увеличивается. В отличие от эндомитотических клеток интенсивность включения H^3 -уридина в пахнему мейоза с повышением температуры существенно падает в ядре и несколько увеличивается в цитоплазме (табл. 1).

Проведенная статистическая обработка данных результатов показала достоверность различий уровня интенсивности включения H^3 -уридина в эндомитотические и половые клетки самцов, культивировавшихся при двух сравниваемых температурных режимах.

Включение H^3 -уридина *in vitro* в эндомитотические клетки в зависимости от их локализации по длине семенного фолликула. Весьма отчетливым оказывается изменение транскрипционной способности эндомитотических клеток в зависимости от их локализации по длине семенного фолликула. Подсчет числа зерен серебра над ядрами диплоидных эндометафаз показал повышение интенсивности включения H^3 -уридина в них по длине семенного фолликула от его дистального конца и до зоны появления сперматид в среднем отделе (рис.). Практи-

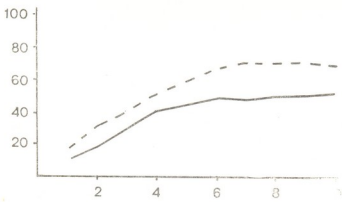


Рис. Изменение интенсивности включения H^3 -уридина в эндомитотические клетки (диплоидные эндометафазы) в зависимости от их локализации по длине семенного фолликула. По оси абсцисс—длина фолликула от дистального конца до зоны появления сперматид в условных единицах. По оси ординат—число зерен серебра над ядрами.
 ————— при 30° ; - - - - - при 40°

чески увеличение транскрипционной способности наблюдается до средней зоны и затем в клетках одинаковой ploидности сохраняется на постоянном уровне (рис.).

Сравнение числа зерен серебра в диплоидных и тетраплоидных ядрах эндометафаз показало, что интенсивность включения изотопа увеличивается в этих клетках пропорционально ploидности (табл. 1, рис.).

Судьба меченой РНК в эндомитотических клетках после однократного введения H^3 -уридина *in vivo*. При коротких сроках фиксации после внутрибрюшинного введения H^3 -уридина, так же как и при введении изотопа *in vitro*, наблюдается четкое включение метки в эндомитотические клетки с различной морфологией хромосом, описываемой как стадии классического эндомитоза, и в половые клетки (табл. 2). Последовательная фиксация семенных фолликулов через 3, 6 часов и одни сутки после введения изотопа показала, что число зерен серебра над ядрами эндомитотических и половых клеток уменьшается, а в цитоплазме увеличивается (табл. 2).

Таблица 2

Изменение числа зерен серебра над ядрами и цитоплазмой эндомитотических и половых клеток в зависимости от сроков фиксации после введения H^3 -уридина *in vivo*

Время после введения изотопа	Среднее число зерен серебра над тетраплоидными эндометафазами				Среднее число зерен серебра над пахнемой			
	ядро	%	цитоплазма	%	ядро	%	цитоплазма	%
3 часа	26,25	79	7,0	21	25,25	79,5	6,45	20,4
6 часов	22,7	50,2	22,5	49,8	17,4	50,6	16,95	49,4
1 сутки	18,0	35	33,6	65	17,9	50	17,85	50

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты включения H^3 -уридина в эндомитотические клетки стенки семенных фолликулов *Schistocerca gregaria* показали, что изотоп интенсивно включается во все клетки, проявляющие различную морфологию, описываемую как стадии классического эндомитоза. В то же время интенсивность включения изотопа в популяцию эндомитотических клеток в той зоне семенного фолликула, где она достигает высшей ступени морфологической дифференцировки, намного превышает интенсивность включения в другие популяции семенного фолликула. Эти данные свидетельствуют о высокой функциональной активности эндомитотических клеток в зоне созревания сперматид, что говорит в пользу предполагаемой связи между процессами формирования зрелых спермиев и функционированием этих клеток в семенном фолликуле [4, 10, 11].

Уровень синтеза РНК в эндомитотических клетках различен в зависимости от их локализации по длине семенного фолликула и линейно возрастает от его дистального конца к зоне созревания сперматид. Наблюдающаяся при этом корреляция между интенсивностью синтеза РНК и степенью разрыхленности хромосом свидетельствует о том, что морфологическая дифференцировка эндомитотических клеток отражает и их функциональное состояние.

При повышении температуры содержания самцов до 40° интенсивность включения H^3 -уридина в эндомитотические клетки зоны созревания сперматид существенно увеличивается, а в пахнеме уменьшается. Это свидетельствует о повышении транскрипционной способности эндомитотических клеток и следовательно об интенсификации их функциональной активности. В то же время при 40° несколько ускоряется процесс миграции синтезированной в ядре РНК в цитоплазму.

Результаты включения H^3 -уридина *in vivo* в эндомитотические клетки стенки семенных фолликулов показали, что уже через 6 часов 50% синтезированной в ядре РНК мигрирует в цитоплазму (табл. 2).



Наблюдающаяся при повышении температуры содержания самок *Schistocerca gregaria* до 40° корреляция между ускорением процесса созревания сперматид и усилением функциональной активности эндомитотических клеток свидетельствует в пользу предположения о функциональном участии последних в процессах спермиогенеза. Однако конкретный ответ на данный вопрос может дать лишь полное исследование физиологии эндомитотических и половых клеток в онтогенезе *Schistocerca gregaria*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бахтадзе Г. И. V Всесоюзное совещание эмбриологов. «Наука», Л., 1975, 19—20.
2. Захарьев О. И. В сб.: Полиплодия у растений. АН СССР, М., 1962, 98—109.
3. Кикнадзе И. И., Бахтадзе Г. И., Истомина А. Г. Цитология, 17, 509—517, 1975.
4. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г. Цитология, 14, 1519—1528, 1972.
5. Кикнадзе И. И., Истомина А. Г., Бахтадзе Г. И. V Всесоюзное совещание эмбриологов. «Наука», Л., 1975, 81—82.
6. Кикнадзе И. И., Тутурова К. Ф. Цитология, 12, 844—853, 1970.
7. Лакин Г. Ф. Биометрия. «Высшая школа», М., 1973.
8. Прокофьева-Бельговская А. А. В сб.: Вопросы цитологии и общей физиологии. АН СССР, М.—Л., 1960, 215—253.
9. Соколов И. И. Цитология, 9, 152—161, 1967.
10. Соколов И. И. Цитология, 9, 257—264, 1967.
11. Шванвич Б. Н. Курс общей энтомологии. «Наука», М.—Л., 1949.
12. Varigozzi C. Chromosoma, 2, 345—366, 1942.
13. D'Amato F. Caryologia, 17, 41—52, 1964.
14. Geitler L. Chromosoma, 1, 1—23, 1939.
15. Geitler L. Protoplasmatologia, 6, 1—89, 1953.
16. Goldstein L., Micon J. J. Biophys. Biopchem. Cytol., 6, 1—6, 1959.
17. Hoimier G., Grundmann E. Beitr. path. Anat., 126, 413—419, 1962.
18. Hunter—Jones P. Rearing and Breeding of Locusts, in the Laboratory. Anti-Locust Research Centre. College House, London, 1961.
19. Lipp S. Chromosoma, 5, 4.4—486, 1953.
20. Marsilli G., De Simone M. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., 38, 1034—1036, 1962.
21. Nagl W. Chromosoma, 44, 203—212, 1973.
22. Nur U. Chromosoma, 19, 439—448, 1966.
23. Nur U. Chromosoma, 24, 202—209, 1968.
24. Pearson M. J. J. Cell Sci., 15, 457—479, 1974.
25. Rigler R. Exp. Cell Res., 28, 260—267, 1962.
26. Tschermak—Woess E. Endomitose. In: Handb. Allg. Pathol. 2 (11) I. Berlin—Heidelberg—New York, Springer, 1971, 569—623.

SCHISTOCERCA GREGARIA-ს სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების ტრანსკრიფციის ავტორადიოგრაფიული შესწავლა

ბ. ბახტაძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შესწავლილია *Sch. gregaria*-ს სათესლე ფოლიკულების კედლის ენდომიტოზური უჯრედების ტრანსკრიფციის უნარი. *in vivo* და *in vitro* H³-ურიდინის



საქართველოს
აკადემიის

შეყვანით ჩატარებულმა გამოკვლევებმა დაგვანახეს, რომ ენდომიტოზური უჯრედებს ახასიათებთ გაცილებით მაღალი ტრანსკრიფციის უნარი, ვიდრე სათესლე ფოლიკულების სხვა უჯრედულ პოპულაციებს. ტემპერატურის 40°C-მდე მომატებასთან ერთად 30%-მდე მატულობს ენდომიტოზური უჯრედების ტრანსკრიფციის უნარიც.

ნაშრომში განხილულია აგრეთვე სასქესო და ენდომიტოზური უჯრედების განვითარების კორელაციის საკითხი.

AUTORADIOGRAPHIC STUDY OF ENDOMITOTIC CELL TRANSCRIPTION CAPACITY OF THE WALL OF *SCHISTOCERCA* *GREGARIA* SEMINAL FOLLICLES

G. I. BAKHTADZE

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

S u m m a r y

The endomitotic cell transcription capacity of *Schistocerca gregaria* testicular follicle developing by endomitosis of the classical type has been studied. The results of *in vivo* and *in vitro* administration of H³-uridine indicate that the endomitotic cells are capable of the transcription of higher order than other cell populations of testicular follicles. The transcription capacity of endomitotic cells increases approximately to 30% as the temperature rises to 40°. It has been demonstrated that the transcription capacity of endomitotic cells increases from the distal end of the follicle toward the spermatid maturation zone. The correlation between the development of sex and endomitotic cells is discussed.

УДК 577.15.02

БИОХИМИЯ

ГЕЛЬ-ХРОМАТОГРАФИЯ АЛЬДОЛАЗЫ В ПРИСУТСТВИИ ВОССТАНОВИТЕЛЯ И ОКИСЛИТЕЛЯ

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

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 16.4.1975

С помощью гель-хроматографии изучалось изменение четвертичной структуры альдолазы из мышц кролика при воздействии на нее восстановителя и окислителя. В результате исследования были получены данные, подтверждающие предположение о том, что восстановитель и окислитель оказывают различное воздействие на субъединичную структуру альдолазы из мышц кролика. В то время как окислитель способствует диссоциации фермента — миномеризации его, восстановитель вызывает ассоциацию — образование димеров и олигомеров.

Анализ работ [13—16] по изучению активности ферментов в живой клетке показывает, что обратимая адсорбция ферментов на структурных элементах клетки, сопровождающаяся изменением пространственного расположения молекулярных комплексов, и корреляция активности ферментов в клетке с ее окислительно-восстановительным потенциалом являются важными факторами в регуляции метаболизма.

Согласно современным представлениям о динамической мембране [3], такого рода регуляция может осуществляться следующим образом. Ферменты и липидные компоненты мембраны образуют между собой обратимые комплексы, динамизм которых определяется окислительно-восстановительными процессами, происходящими внутри них. Так как большинство внутриклеточных ферментов с молекулярным весом более 60 000 образует олигомерные структуры [10], то изменение окислительно-восстановительного потенциала внутри мембраны может привести к обратимым переходам олигомер ↔ мономер входящих в ее состав ферментных белков.

В настоящее время установлено [11], что альдолаза из мышц кролика состоит из четырех субъединиц. Такая олигомерная форма фермента может, как показали Энда и Шахман [8], распадаться под действием детергента на двуцепочечные и одноцепочечные субъединицы в зависимости от концентрации эффектора.

Сравнение поведения альдолазы в присутствии детергента с таковым в присутствии окислителей показало, что характер активности весьма сходен [4, 5]. Мы предположили, что окислители, подобно детергентам, вызывают миномеризацию фермента, а в противоположность им восстановители — олигомеризацию. В связи с этим целью настоящей работы было выяснить с помощью гель-хроматографии, как изменяется четвертичная структура альдолазы при воздействии восстановителя и окислителя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Альдолаза. В работе использовали препарат фермента из мышц кролика венгерской фирмы «Reanal» со специфической активностью 1,5—2 ед. на мг белка. За единицу активности фермента принимали такое его количество, которое дает 1 мкМ фосфора триоз за минуту.

Фруктозо-1,6-дифосфат Са. В качестве субстрата использовали препарат венгерской фирмы «Reanal». Перевод в натриевую соль проводили по методу Селиванова [1].

Восстановитель и окислитель. В качестве восстановителя использовали гидросульфит натрия, а окислителя—персульфат аммония (х. ч.).

Реакционная смесь содержала (в мкМ): фруктозо-1,6-дифосфата—100, гликоколового буфера (рН 7,3) — 200, цианида калия — 250, фермента—2,4 ед. Общий объем реакционной смеси — 4 мл (рН 7,3). Эффекторы прибавляли к реакционной смеси так, чтобы конечная концентрация их в среде была — 0,6; 1,2 и 6 мМ. Эти концентрации обозначали соответственно как 1,2 и 3.

Гель-хроматография. Разделение альдолазы после воздействия эффекторов проводилось с помощью гель-хроматографии на сефадексе G-150 [2]. Колонка с гелем (30×0,9 см) была уравновешена гликоколовым буфером 0,2 М, доведенным до рН 7,3 при 20°C, и сохранялась при этой же температуре. Скорость истечения поддерживалась от 20 до 23 мл/час. Работу проводили с использованием двухлучевого автоматического проточного жидкостного хроматографа [7]. Скорость записи — 60 мм/час.

Белок наносили пипеткой на гель в количестве 0,5 мл суспензии альдолазы с содержанием белка 2,25 мг. При нанесении альдолазы с эффекторами готовили смесь из 0,7 мл исходного раствора альдолазы и 0,7 мл раствора эффектора определенной концентрации; 1 мл этой смеси наносили на колонку и последнюю промывали 0,2 М гликоколовым буфером (рН 7,3). Спектрограммы вырезали, и соотношение субъединиц определяли методом взвешивания.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Из представленных на рис. 1 данных по влиянию восстановителя (А) видно, что в первые минуты он слегка ингибирует активность фермента, так же как и окислитель (Б), правда, в значительно меньшей степени, причем в последующие минуты наступает некоторое активирование. Окислитель же тормозит образование фосфотриоз в течение всего времени инкубации.

Из данных табл. 1 видно, что по мере роста концентрации восстановителя в среде процент ингибирования, вычисленный путем сравнения начальных скоростей, уменьшается, в то время как аналогичное воздействие окислителя приводит к обратному эффекту, а при высоких его концентрациях процент ингибирования достигает 100%.

На рис. 2 представлены результаты влияния различных концентраций восстановителя (А) и окислителя (Б) на профиль элюции альдолазы с колонки сефадекса G-150.

Из вышеизложенных данных видно, что если в исходной равновесной смеси олигомерной, димерной и мономерной форм фермента преобладают олигомеры, то по мере увеличения концентрации восстановителя в ней начинают преобладать димеры. Увеличение концентрации окислителя также сопровождается изменением профиля элюции фер-

мента, в противоположность исходной равновесной смеси; при высокой концентрации окислителя в ней заметно преобладает мономерная форма фермента.

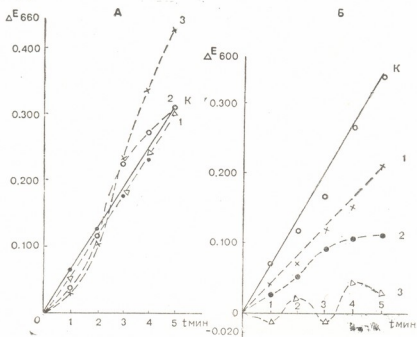


Рис. 1. Зависимость активности альдолазы от концентрации восстановителя—гидросульфита натрия (А) и окислителя—персульфата аммония (Б). К—контроль, 1—0,6; 2—1,2; 3—6,0 мМ

Как мы уже выше указывали, Энца и Шахман [8] обнаружили аналогичные изменения в равновесной смеси фермента альдолазы из мышц кролика при воздействии на нее различных концентраций де-

Таблица 1

Зависимость начальной скорости реакции, катализируемой альдолазой, от концентрации фактора в ΔЕ при 660 нм

Концентрация фактора, мМ	Восстановитель $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_4$			Окислитель $(\text{NH}_4)_2\text{S}_2\text{O}_8$		
	контроль (без добавки)	опыт	% ингибирования	контроль (без добавки)	опыт	% ингибирования
0,6	0,062	0,030	52	0,076	0,028	64
1,2	0,054	0,035	36	0,075	0,012	85
6,0	0,070	0,052	26	0,047	0,030	100

тергента — додецилсульфата натрия. Наши данные, полученные методом гель-хроматографии на сефадексе G-150, подтверждают эти изменения (рис. 3).

Результаты исследований показали, что при концентрации додецилсульфата натрия $1,9 \cdot 10^{-4}$ М/л преобладает димерная форма фермента, тогда как при концентрации $3,9 \cdot 10^{-4}$ М/л практически весь фермент находится в мономерной форме.

В табл. 2 представлены данные по влиянию додецилсульфата натрия на активность альдолазы в тех концентрациях, которые вызыва-

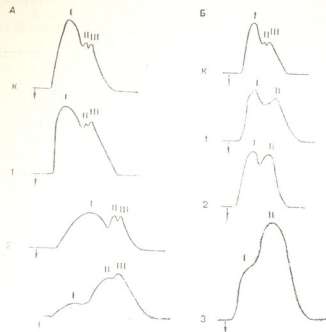


Рис. 2. Фильтрация альдолазы в присутствии окислителя (А) и восстановителя (Б) через колонку сефадекса G-1.0, уравновешенную раствором гликолового буфера pH 7,3 (автоматическая запись при поглощении 260 нм). Концентрация эффектора: 1— $6 \cdot 10^{-4}$; 2— $1,2 \cdot 10^{-4}$; 3— $6 \cdot 10^{-5}$ М/л. К—гликоловый буфер. I—тетрамер; II—димер; III—мономер

ют указанную выше диссоциацию фермента. Величина активности фермента коррелирует с содержанием в равновесной смеси тетрамерной

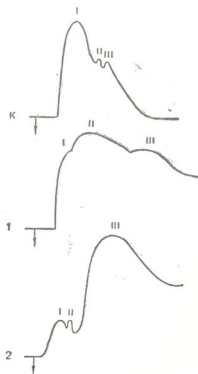


Рис. 3. Фильтрация альдолазы в присутствии детергента через колонку сефадекса G-150, уравновешенную раствором гликолового буфера pH 7,3 (автоматическая запись при поглощении 260 нм). Концентрация эффектора: 1— $1,9 \cdot 10^{-4}$; 2— $3,9 \cdot 10^{-4}$ М/л. К—гликоловый буфер. I—тетрамер; II—димер; III—мономер

формы его, что подтверждает данные Мастерса и Винзора [12] о тетрамере как о рабочей форме альдолазы.



Корреляция между активностью фермента и его субъединичной структурой

Концентрация детергента, М/л	% от общего содержания фермента			Активность, %
	тетрамер	димер	мономер	
Без добавки	69	12	28	100
$1,9 \cdot 10^{-4}$	14	50	36	36,4
$3,9 \cdot 10^{-4}$	6	4	90	18,2

Проведенная работа подтвердила наше предположение, что восстановитель и окислитель оказывают различное воздействие на четвертичную структуру альдолазы из мышц кролика. Однако гель-хроматография фермента, проводимая в отсутствии субстратов, не может дать полного объяснения динамическим явлениям, имеющим место в среде реакции при наличии как субстрата, так и эффектора. По-видимому, при смешивании фермента с восстановителем происходит димеризация белка. Однако при наличии в этой среде избытка субстрата, который, по данным Мастерса и Винзора [12], стабилизирует тетрамерную структуру фермента, начинается проявляться некоторое увеличение активности последнего (рис. 1, А).

Иную картину должна представлять собой среда реакции при наличии окислителя. Вначале (до прибавления субстрата) имеет место димеризация при больших концентрациях эффектора — даже мономеризация. Прибавление субстрата должно приводить к ассоциации субъединиц, в результате чего окислитель в концентрации как 0,6, так и 1,2 мМ сравнительно слабо инактивирует фермент. Дальнейшее увеличение концентрации окислителя ослабляет олигомеризирующее действие субстрата и способствует наличию в реакционной среде всех трех форм фермента (тетрамера, димера и мономера). Динамическое равновесие этих форм между собой и является, по-видимому, причиной колебательного характера кинетики альдолазной реакции (рис. 1, Б).

Необходимо отметить, что на оси ординат рис. 1 отложены величины экстинкции при 660 нм за вычетом показания нулевой пробы. Поэтому создается впечатление, что при высокой концентрации окислителя происходит дополнительный синтез фосфогексоз из гипотетических источников. Однако величины экстинкции нулевой пробы показывают, что фруктозо-1, 6-дифосфат содержит значительное количество фосфора триоз, которое и определяется по методу Герберта [9].

Следовательно, колебательная кинетика, обнаруженная нами при высоких концентрациях окислителя в пределах пула фосфотриоз, по-видимому, может быть следствием тех же самых конформационных изменений молекул альдолазы, какие были обнаружены С. Э. Шнолем [6] для белков актомиозинового комплекса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бенсон Г. В. кн.: Биохимические методы анализа растений. ИЛ, М., 1960, 172.
2. Детерман Г. В. кн.: Гель-хроматография, «Мир», М., 1970.
3. Нейфах С. А. В кн.: Механизмы интеграции клеточного обмена, «Наука», Л., 1967, 9.
4. Серебровская К. Б., Андриадзе Л. И. Журнал эволюционной биохимии и физиологии, 8, 358—362, 1972.
5. Серебровская К. Б., Андриадзе Л. И. ДАН СССР, 212, 506—509, 1973.
6. Шноль С. Э. Автореферат доктор. диссертации, Пуцшино-на-Оке, 1970, 26.

7. Шрайбман Ф. О. Автореферат кандид. диссертации, Тбилиси, 1972.
8. Enza D., Schachman H. K. Israel J. Chem., v. 6, Processing, 109, 1968.
9. Herbert D., Cordon H., Subranmayan V. A., Green D. E. Biochem. J., 34, 1108, 1940.
10. Klotz I. N., Landerman N. R., Darhall D. N. Annel, Rev. Biochem., 39, 2, 1970.
11. Lai C. I., Chen G. Arch. Biochem Biophys., 128, 212, 1968.
12. Masters C. I., Winzor D. I. Biochem. J., 121, 73, 1971.
13. Oparin A. I., Kursanow A. L. Biochem. J., 209, 181, 1929.
14. Oparin A. I., Kursanow A. L. Bioch m. Z., 239, 1—17, 1931.
15. Oparin A. I. Zelle. Erg. Enzymol., 3, 17, 1934.
16. Oparin A. I. Enzymologia, 4, 13, 1937.

ალდოლაზის გელ-ქრომატოგრაფია აღმდგენლისა და
დამქანველის თანაყოფობისას

ლ. ანდრიადე, კ. სერებროვსკაია, ნ. ნ. თავხელიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ნაშრომში შეისწავლება ფერმენტ ალდოლაზის მეოთხეული სტრუქტურის ცვლილება აღმდგენლისა და დამქანველის ზეგავლენით გელ-ქრომატოგრაფიის დახმარებით.

წარმოდგენილი ექსპერიმენტული მონაცემებიდან ჩანს, რომ აღმდგენლის მოქმედების დროს ხდება ცილის დიმერიზაცია. ირკვევა, რომ გარემოში აღმდგენლის სიჭარბის შემთხვევაში, ხდება ტეტრამერული სტრუქტურის სტაბილიზირება და იწყება ამ უკანასკნელის აქტივობის რამდენადმე გაძლიერება. დამქანველის შეღარებით დაბალი კონცენტრაცია იწვევს ფერმენტის დიმერიზაციას, ხოლო მაღალი—ფერმენტის მონომერიზაციას.

ALDOLASE GEL-CHROMATOGRAPHY IN THE PRESENCE OF
REDUCER AND OXIDANT

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

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

S u m m a r y

The variation of aldolase quaternary structure, when affected by reducers and oxidants is studied by means of gel-chromatography. Experimental data showing that the protein dimerization takes place under influence of reducers are presented. However, the tetrameric structure seems to be stabilized in the presence of the excess of substrate and the latter begins to show some increase of activity. The ferment dimerization takes place under influence of the reducer and the ferment monomerization is observed with large concentrations of effector.

УДК 581.19

БИОХИМИЯ

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГАРМАНА И ГАРМАНИНА В ВИНОГРАДНЫХ ПРОДУКТАХ

А. Д. Лашхи, Л. А. Муджири

Грузинский НИИ садоводства, виноградарства и виноделия, Тбилиси

Поступила в редакцию 11.5.1975

Разработан спектрофотометрический метод количественного определения индольных алкалоидов группы β -карболина—гармана и гарманина в виноградных продуктах. Исследована динамика накопления этих соединений во время алкогольного брожения и при выдержке вина. Установлено, что указанные алкалоиды в основном образуются во время алкогольного брожения, при котором количество гармана достигает 4 мг/л, гарманина — 2 мг/л. При выдержке вина до 3-летнего возраста их количество незначительно увеличивается и стабилизируется после разлива в бутылки.

Обнаружение, выделение и изучение биологически активных соединений представляет собой важную проблему. К этой группе соединений относятся алкалоиды гарман и гарманин, которые впервые были выделены и идентифицированы нами из вина [2, 3].

С целью изучения динамики накопления этих соединений во время алкогольного брожения и при выдержке вина, необходимо было разработать метод количественного определения указанных алкалоидов.

Мы остановились на разработке спектрофотометрического метода количественного определения, который широко используется в аналитической химии и химии природных соединений [1, 4—7].

МЕТОДИКА

УФ-спектр гармана в спирте дает два максимума поглощения при 220 и 280 нм. Для гарманина характерны максимумы при 225 и 315 нм. Спектрофотометрическое определение содержания гармана наиболее удобно проводить при 280 нм., а гарманина — при 315 нм, так как высокий коэффициент молярной экстинкции позволяет работать с сильно разбавленными растворами.

Поскольку разрабатываемый метод носил препаративно-спектрофотометрический характер, была введена стадия предварительного разделения суммы, содержащей алкалоиды гарман и гарманин. При такой постановке вопроса необходимо было подобрать условия максимального элюирования алкалоида с носителя после хроматографирования в тонком слое. Для этого на хроматографическую пластинку с силикагелем наносили гарман и гарманин — в этаноле с различной концентрацией (от 0,01 до 0,10 мг/мл). После проявления в ультрафиолетовом свете отмеченные зоны сорбента снимали с пластинки и проводили элюирование алкалоидов метанолом, этанолом, хлороформом, бутанолом и 5%-ной серной кислотой. Для сравнительного определения

количества десорбированных алкалоидов разными растворителями пользовались поглощенным спектров при 280 нм для гармана и 315 нм для гарманина. За исходную величину брали максимумы поглощения спектров известного количества алкалоидов в спиртовом растворе и сравнивали с ним элюаты разных растворителей того же количества гармана и гарманина. Как показали исследования, наилучшим элюирующим агентом для обоих алкалоидов оказался этанол.

Нами было установлено, что гарман и гарманин в концентрациях этанола соответственно 1—40 и 1—20 мкг/мл подчиняются закону Бугера—Ламберта—Бера.

Для определения полноты элюирования гармана и гарманина с носителя (силикагель) были проведены опыты по хроматографированию растворов разной концентрации с чистыми образцами алкалоидов и последующим количественным определением в элюатах. Из полученных результатов составили калибровочные кривые, а из последних — рабочие табл. 1, 2.

Таблица 1
Количественное определение гармана по оптической плотности
в виноградных продуктах

Оптическая плотность, 280 нм	Количество гармана, мкг/мл	Оптическая плотность, 280 нм	Количество гармана, мкг/мл	Оптическая плотность, 280 нм	Количество гармана, мкг/мл
0,050	1,2	0,700	14,4	1,350	27,5
0,100	2,2	0,750	15,4	1,400	28,5
0,150	3,2	0,800	16,4	1,450	29,5
0,200	4,3	0,850	17,4	1,500	30,5
0,250	5,3	0,900	18,4	1,550	31,5
0,300	6,3	0,950	19,4	1,600	32,5
0,350	7,3	1,000	20,4	1,650	33,5
0,400	8,3	1,050	21,4	1,700	34,5
0,450	9,3	1,100	22,4	1,750	35,5
0,500	10,3	1,150	23,4	1,800	36,5
0,550	11,3	1,200	24,4	1,850	37,5
0,600	12,4	1,250	25,5	1,900	38,5
0,650	13,4	1,300	26,5	1,950	39,5
				2,000	40,5

Таблица 2
Количественное определение гарманина по оптической плотности
в виноградных продуктах

315 нм	Количество гарманина, мг/д	315 нм	Количество гарманина, мг/д
0,050	0,7	0,800	10,6
0,100	1,3	0,850	11,3
0,150	2,0	0,900	11,9
0,200	2,7	0,950	12,6
0,250	3,3	1,000	13,2
0,300	4,0	1,050	13,9
0,350	4,7	1,000	14,6
0,400	5,3	1,150	15,3
0,450	6,0	1,200	15,9
0,500	6,7	1,250	16,6
0,550	7,3	1,300	17,3
0,600	8,0	1,350	17,9
0,650	8,6	1,400	18,5
0,700	9,3	1,450	19,2
0,750	10,0	1,500	20,0

Для объективной оценки результатов наших исследований экспериментальные данные обрабатывали методами математической статистики. В частности, были вычислены дисперсия и стандартное отклонение среднего результата. По таблице Стьюдента—Фишера, при доверительной вероятности 0,95, определяли критерий Стьюдента, затем точность определения среднего результата после хроматографирования.

Для определения точности метода были проведены опыты с добавлением чистого гармана и гарманина к эфирному экстракту вина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты математической обработки разрабатываемого метода показали, что относительная погрешность среднего результата для гармана равна 1,22%, для гарманина — 1,63%.

Проверка объективности анализов с помощью метода добавок показала, что средняя относительная погрешность из трех определений не превышает 2,11% для гармана и 2,90% для гарманина. Отсюда видно, что разница между фактическим и найденным содержанием незначительна и лежит в пределах ошибки метода анализа.

В результате окончательная пропись предлагаемого нами метода выглядит следующим образом.

Пропись метода. 1 л испытуемого вина сгущают под вакуумом до 100 мл, подщелачивают 25% аммиаком до pH 9,0 и экстрагируют сначала хлороформом (200 мл), затем бутанолом (200 мл) 3 раза. Бутанольный экстракт отгоняют досуха, смешивают с окисью алюминия (1:10) и трехкратно элюируют этиловым эфиром (300 мл). После отгонки эфира сухой остаток растворяют в 1 мл спирта, берут 0,01 мл и наносят на хроматографическую пластинку с силикагелем. После хроматографирования в системе бензол-этилацетат-метанол (2:2:1) пластинку высушивают при комнатной температуре, проявляют в ультрафиолетовом свете, отмеченные зоны сорбента с гарманом и гарманинном переносят в пробирки и элюируют 10 мл этанола каждый.

Параллельно берут такое же количество чистого сорбента с той же пластинки, переносят в пробирку и аналогично элюируют 10 мл спирта. После 20-минутного центрифугирования (7000 об/мин) контрольного и исследуемых образцов по 3 мл раствора переносят в 10 мм кварцевые кюветы и измеряют оптическую плотность (для гармана λ_{\max} 280 нм., для гарманина λ_{\max} 315 нм) опытных образцов на фоне элюата равного количества носителя с той же пластинки. От полученной величины оптической плотности опытных образцов находят количество гармана и гарманина по табл. 1 и 2.

Разработанным методом исследовали содержание гармана и гарманина в виноградном сусле при бурном брожении европейским способом. Как видно из табл. 3, в виноградном сусле содержатся следы гармана, при алкогольном брожении его количество постепенно увеличивается и доходит до 3,7 мг/л. В вине, полученном кахетинским способом, количество гармана больше, чем в вине, полученном европейским способом.

Аналогичное явление наблюдается при изменении алкалоида гарманина. В виноградном сусле обнаружены следы гарманина, а при алкогольном брожении его количество достигает 1,2 мг/л. Количество гарманина, как и гармана, преобладает в вине, полученном кахетинским способом.

Таким образом можно предположить, что гарман и гарманин в основном синтезируются во время алкогольного брожения.



Таблица 3

Изменение количества гармана и гарманина во время алкогольного брожения

Вариант	Гарман, мг/л	Гарманин, мг/л	Алкоголь, %	Сахар, %
Виноградный сок	0,2	0,1	0,0	190
При бурном брожении европейским способом	1,6	0,3	5,7	9,5
При бурном брожении кахетинским способом	1,7	0,6	5,7	9,5
После дображивания европейским способом	3,4	0,7	11,3	0,1
После дображивания кахетинским способом	3,7	1,3	11,3	0,1

Нами исследовалась также динамика накопления гармана и гарманина при разной выдержке вина — одногодичной, трех-, пяти-, десяти-, пятнадцати- и двадцатипятилетней (табл. 4).

Таблица 4

Изменение количества гармана и гарманина при разной выдержке вина, мг/л

Выдержка	Гарман	Гарманин
1-годичная	3,5	1,2
3-годичная	4,1	1,5
5-летняя	4,1	1,5
10-летняя	4,2	1,6
15-летняя	4,1	1,5
25-летняя	4,2	1,6

Содержание гармана и гарманина, как видно из данных таблицы, при выдержке вина увеличивается и достигает максимума к трехлетнему возрасту. После разлива вина в бутылки количество указанных алкалоидов стабилизируется.

ЛИТЕРАТУРА

1. Б. А. Кривут, М. Е. Перельсон. ХПС, 1, 544, 1970.
2. А. Д. Лашхи, Л. А. Муджири. Виноделие и виноградарство СССР, 1, 59, 1975.
3. А. Д. Лашхи, Л. А. Муджири. Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии, 12, 15, 1974.
4. Ю. С. Ляликов. Физико-химические методы анализа. Госхимиздат, 1960.
5. М. М. Муджири, В. Ю. Вачнадзе, К. С. Муджири. Сообщения АН ГССР, 2, 67, 1972.
6. А. Г. Николаева, А. П. Прокопенко, П. Е. Кривенчук. ХПС, 5, 703, 1970.
7. Л. А. Сапунова, П. М. Лошкарёв. Труды ВИЛР, 1, 48, 1970.

გარმანის და გარმანიის სპექტროფოტომეტრული განსაზღვრა
ყურძნის პროდუქტებში

ა. ლაში, ლ. მუჯირი

საქართველოს მეზღვების, მევენახეობის და მეღვინეობის სამეცნიერო კვლევითი ინსტიტუტი,
თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

დამუშავებულია β -კარბოლინის ჯგუფის ინდოლური ალკალოიდების გარმანის და გარმანიის რაოდენობრივი განსაზღვრის სპექტროფოტომეტრული მეთოდი ყურძნის პროდუქტებში. შესწავლილია ალკაოლოური დუღილის პროცესში და ღვინის დაქველვისას გარმანის და გარმანიის რაოდენობრივი დაგროვების დინამიკა. დადგენილია, რომ აღნიშნული ალკალოიდები ძირითადად წარმოიქმნებიან ალკაოლოური დუღილის პროცესში. ღვინის დაქველვისას გარმანის და გარმანიის რაოდენობა ოდნავ მატულობს, ბოთლებში ჩამოსხმის შემდეგ კი უცვლელი რჩება.

SPECTROPHOTOMETRICAL DETERMINATION OF GARMAN AND GARMANIN IN GRAPE PRODUCTS

A. D. LASHKHI, L. A. MUJIRI

Institute of Horticulture, Viticulture and Wine-making, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

A spectrometrical method has been developed for the quantifiable determination of indol alkaloids of β -carboline garman and garmanin groups in grape products. The dynamics of garman and garmanine accumulation during alcohol fermentation and wine maturation was studied. It has been ascertained, that the mentioned alkaloids are in general produced during alcohol fermentation. The amount of these alkaloids in 3-year old wine increases negligibly and stabilizes after bottling.

УДК 634.8:581.1

БИОХИМИЯ

РАЗДЕЛЕНИЕ О-ДИФЕНОЛОКСИДАЗЫ И ПЕРОКСИДАЗЫ ВИНОГРАДА И ИЗУЧЕНИЕ ИХ СВОЙСТВ

Г. Н. Пруидзе, С. В. Дурмишидзе, Д. Ф. Кинцурашвили

Институт биохимии растений АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 12.4.1975

Из гребней винограда сорта Ркацители (*Vitis vinifera* L.) выделены и разделены ферменты о-дифенолоксидаза (E.C.1.10.3.1) и пероксидаза (E.C.1.11.1.7). Изучены основные каталитические свойства разделенных ферментов.

Оптimum действия о-дифенолоксидазы на пирокатехин и пирогаллол в качестве субстратов наблюдается при 30° и pH 6,2 и 5,7 соответственно. Фермент энергично катализирует окисление пирокатехина и (+)—катехина, очень слабо — пирогаллола и практически не окисляет галлированных форм катехинов. Показано, что галлированные формы катехинов могут регулировать действие о-дифенолоксидазы и пероксидазы.

Оптimum действия пероксидазы на пирокатехин, пирогаллол и гваякол в качестве субстратов наблюдается при pH 4,1—4,6, 5,7 и 5,3 соответственно. В противоположность о-дифенолоксидазе пероксидаза энергично катализирует окисление субстратов при высокой температуре (50—60°). Показано, что пероксидаза энергично катализирует окисление кофейной и аскорбиновой кислот и пирогаллола.

о-дифенолоксидаза и пероксидаза широко распространены в растениях. Обычно они присутствуют одновременно и разделение их связано с определенными трудностями. В виноградной лозе они обнаружены во всех органах. Показано, что их активность изменяется в зависимости от сорта и фазы вегетации растения [7—9, 13—15]. В предыдущих исследованиях из гребней и ягод винограда выделены высокоактивные фракции о-дифенолоксидазы и пероксидазы и изучены их некоторые свойства [4, 10, 12, 18].

Настоящая работа посвящена разделению о-дифенолоксидазы и пероксидазы винограда и изучению их свойств. Большое внимание в работе было уделено подбору таких условий для выделения ферментов, которые практически полностью предотвращали бы окисление полифенольных соединений и способствовали разделению ферментов в начальных стадиях их очистки.

Для выделения и очистки ферментов использовали гребни винограда сорта Ркацители (*Vitis vinifera* L.). Активность о-дифенолоксидазы [19] и пероксидазы [17] определялась спектрофотометрическим методом, поглощение O₂ — в аппарате Варбурга [2]. Определение белка в зависимости от исследуемого материала проводили по методам Лоури [1] и Плума, Германсена, Петерсона [20]. При исследовании хроматографических фракций концентрацию белка определяли по поглощению при 280 нм. Состав белка и ферментов исследовали методом электро-



фореза в полиакриламидном геле [16]. Для выявления о-дифенолоксидазы использовали реакции с пирокатехином и п-фенилендиамином [10]. Для выявления пероксидазы использовали реакции с гваяколом [17] и бензидином [5]. Танин получали из чайного листа по методу Ютаза и др. [23]. Из чайного танина получали сумму чистых катехинов и отдельные катехины [3].

Для предварительной очистки ферментов мелкоразмельченные в жидком азоте свежие гребни виноградской грозди гомогенизировали буферным раствором (1:3), содержащим 0,1 М глицина и 0,03 М аскорбиновой кислоты, 1,0 М NaCl, 2,5% Твин-80 [12] и 7% полиэтиленгликоль 15000 [21, 22]. Для адсорбции полифенольных соединений к измельчаемой среде добавляли поликапролактамовый порошок в соотношении 1:0,5 [6, 11]. pH гомогената составлял 7,5. Гомогенат центрифугировали в течение 20 мин при 3000 g. К супернатанту добавляли сухой сульфат аммония до 0,2 насыщения, и полученную суспензию помещали в делительную воронку. Через 2 часа в воронке получали два слоя. Верхний слой представлял собой осадок, который содержал пигменты и большое количество полиэтиленгликоля 15000 и Твина-80. Нижний слой представлял прозрачный светло-желтый раствор. Его отделяли от верхнего слоя и добавляли сухой сульфат аммония до 0,9 насыщения. Белковый осадок отделяли центрифугированием при 1000 g в течение 10 мин и растворяли в глициновом буфере, pH 7,5 [12]. Суспензию центрифугировали при 2000 g 20 мин. Супернатант диализовали в 0,005 М фосфатном буфере, pH 7,5 в течение 48 часов. После диализа светло-желтый раствор пропускали через колонку с ДЭАЭ-целлюлозой, уравновешенной 0,005 М фосфатным буфером с pH 7,5, при этом на колонке задерживаются кислые белки и пигменты. Бесцветный элюат, который содержит большое количество белков, обладал высокой пероксидазной и очень низкой о-дифенолоксидазной активностями. Белок из ДЭАЭ-целлюлозы элюировали 1М NaCl в 0,005 М фосфатном буфере, pH 7,5. При этом получали светло-желтый элюат, содержащий высокоактивные ферменты. Электрофорез в полиакриламидном геле показал, что в элюате присутствуют все фракции о-дифенолоксидазы и пероксидазы.

Для дальнейшей очистки ферментов белок, элюируемый с ДЭАЭ-целлюлозы 1М раствором NaCl, диализовали и рехроматографировали на ДЭАЭ-целлюлозе, уравновешенной 0,005 М фосфатным буфером с pH 7,5. Элюцию белков вначале проводили исходным буфером, а затем ступенчатым увеличением его молярности от 0,05 до 0,4 М. Градиент ионной силы создавали добавлением к буферному раствору NaCl. Во всех полученных элюатах присутствовали о-дифенолоксидаза и пероксидаза. Нужно отметить, что при рехроматографии суммарного белка на ДЭАЭ-целлюлозе значительно повысилась удельная активность обоих ферментов. При этом активность о-дифенолоксидазы была значительно выше, чем пероксидазы.

Белки, не адсорбированные на ДЭАЭ-целлюлозе, наряду с главным белковым компонентом пероксидазной активности, содержат незначительное количество белков, обладающих о-дифенолоксидазной активностью. Для их отделения использовали рехроматографию на ДЭАЭ-целлюлозе в 0,005 М фосфатном буфере, pH 7,5. В этих условиях пероксидаза не связывается ДЭАЭ-целлюлозой и легко отделяется от примесей других белков, обладающих о-дифенолоксидазной активностью. Полученная таким образом фракция белка обладала наиболее высокой удельной пероксидазной активностью. В ней было сосредоточено значительное количество пероксидазы (фракция 1).

Белки, элюируемые с ДЭАЭ-целлюлозы 0,05—0,4 М раствором NaCl, наряду с главными белковыми компонентами, обладающими о-дифенолоксидазной активностью, содержат некоторое количество белков, обладающих пероксидазной активностью. Для их отделения использовали также рехроматографию на ДЭАЭ-целлюлозе в 0,005 М фосфатном буфере, pH 7,5. Белки, связанные с ДЭАЭ-целлюлозой, элюировали ступенчатым градиентом NaCl. Все операции проводили при 4°. Анализы показали, что белки, элюируемые 0,04 М раствором NaCl, соответствуют только о-дифенолоксидазе (фракция II). В ней не присутствовала пероксидаза. Вместе с тем данная фракция обладала наивысшей о-дифенолоксидазной активностью. В остальных фракциях белка обнаруживаются также высокоактивная о-дифенолоксидаза и пероксидаза незначительной активности.

При электрофорезе в полиакриламидном геле во фракции I обнаружено 7 компонентов белка, обладающих высокой пероксидазной активностью, а во II фракции — 4 компонента белка с о-дифенолоксидазной активностью. Электрофорез также показал, что фракция I обладает только пероксидазной, а фракция II только о-дифенолоксидазной активностью.

Следует отметить, что в результате рехроматографии белков на колонке с ДЭАЭ-целлюлозой удельная активность ферментов значительно повысилась.

Исследования показали, что увеличение концентрации цитрат-фосфатного буфера до 0,025 М приводило к постепенному повышению активности о-дифенолоксидазы, а дальнейшее увеличение его концентрации практически не влияло на активность фермента. Увеличение концентрации буфера до 0,25 М оказывает незначительное влияние на активность пероксидазы.

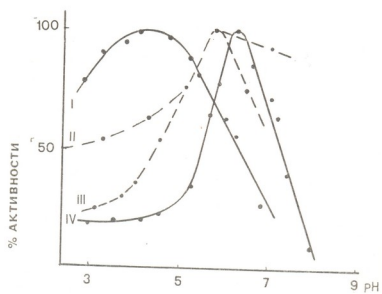


Рис. 1. Зависимость активности о-дифенолоксидазы (II, IV) и пероксидазы (I, III) от pH. I, IV—пирокатехин; II, III—пирогаллол

Для установления оптимальной реакционной среды действия ферментов использовали 0,2 М цитрат-фосфатный буфер, pH 2,5—8,0. Из данных рис. 1 видно, что для указанных ферментов характер кривых

зависит от природы субстрата. В случае пирокатехина, в качестве субстрата для о-дифенолоксидазы, рН-зависимость имеет вид сигмоидной кривой.

Оптимум действия о-дифенолоксидазы на пирокатехин, в качестве субстрата, наблюдается при рН 6,2 (концентрация белка 1,1 мкг/мл, субстрата — 58 мМ). В более кислой среде (рН 3,0—4,5) фермент проявляет низкую активность. В противоположность о-дифенолоксидазе пероксидаза при рН 4,1—4,6 проявляет максимальную активность. Она энергично действует и при рН 2,7—3,2 (концентрация белка 10 мкг/мл, пирогаллола — 10 мМ).

В случае пирогаллола, в качестве субстрата, о-дифенолоксидаза (концентрация белка 5,3 мкг/мл) и пероксидаза (концентрация белка 10 мкг/мл) имеют оптимум рН равный 5,7. При более низких значениях рН активность обоих ферментов уменьшается, но при этом активность пероксидазы снижается больше, чем активность о-дифенолоксидазы. Характер окисления (+)—катехина при участии указанных ферментов такой же, как и пирокатехина. Окисление гваякола катализируется только пероксидазой. При этом пероксидаза имеет оптимум рН равный 5,3 (концентрация белка 1,2 мкг/мл).

Для определения оптимальной температуры действия о-дифенолоксидазы брали 0,25 мкг/мл фермента и 58 мМ пирокатехина, а пероксидазы—1,25 мкг/мл фермента и 10 мМ гваякола. Реакционную смесь нагревали при 22—60°. В качестве контроля использовали ту же смесь, но с прокипяченными ферментами. Из данных табл. 1 видно, что максимальная активность о-дифенолоксидазы наблюдается при 30°. С увеличением температуры активность пероксидазы значительно повышается, так при 50—60° фермент проявляет более высокую активность, чем при 30°. В противоположность пероксидазе при 50—60° о-дифенолоксидаза проявляет низкую активность.

Таблица 1
Зависимость активности о-дифенолоксидазы и пероксидазы от температуры
(в % от максимальной активности)

Температура, °С	о-дифенолоксидаза	Пероксидаза
22	62,5	6,0
30	100,0	42,5
40	58,5	75,0
50	25,0	92,5
60	15,0	100,0

При изучении зависимости активности о-дифенолоксидазы от ее концентрации активность фермента определяли спектрофотометрическим методом [19] и по поглощению O_2 в аппарате Варбурга [2, 9]. Спектрофотометрический метод дает возможность определить активность о-дифенолоксидазы при концентрации белка 0,05 мкг/мл, тогда как измерение поглощения кислорода монометрическим методом происходит при концентрации белка 2,0 мкг/мл. Вместе с тем, при больших количествах белка (выше 5 мкг/мл) в случае пирокатехина в качестве субстрата активность фермента спектрофотометрическим методом не определяется.

Для исследования использовали белки, концентрация которых находилась в пределах 0,05—10,1 мкг/мл. Как видно из данных рис. 2, увеличение активности о-дифенолоксидазы пропорционально количеству белка до концентрации 0,25 и 0,8 мкг/мл, а в случае пероксидазы—до 2,0 и 2,5 мкг/мл на пирокатехин и пирогаллол, в качестве субстра-

тов, соответственно (активность ферментов определяли спектрофотометрическим методом). Следует отметить при этом, что о-дифенолоксидаза энергично катализирует окисление пирокатехина и незначительно пирогаллола. При участии пероксидазы окисление пирокатехина и пирогаллола катализируется приблизительно с одинаковой скоростью. При этом окисление гваякола происходит более энергично, чем пирокатехина и пирогаллола (рис. 2).

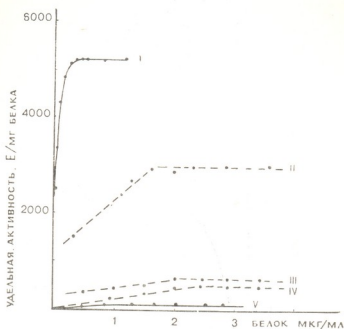


Рис. 2. Зависимость активности о-дифенолоксидазы (I, V) и пероксидазы (II, III, IV) от их концентрации. I, III—пирокатехин; II—гваякол; IV, V—пирогаллол

Зависимость активности о-дифенолоксидазы по поглощению O_2 от концентрации белка ферментного препарата представлена в табл. 2, из данных которой видно, что при более низких концентрациях белка (2,5 мкг/мл) окисление пирокатехина о-дифенолоксидазой катализиру-

Таблица 2

Зависимость активности о-дифенолоксидазы гребней винограда от ее концентрации (O_2 в мкмоль/мин/мг белка)

Концентрация белка, мкг/мл	Пирокатехин	Пирогаллол
2,5	2,00	0,0
3,2	1,66	0,41
6,4	1,20	0,62
10,1	1,06	0,75

ется энергично. При этом ферментативное окисление пирогаллола практически не наблюдается. Дальнейшее увеличение концентрации белка в случае пирокатехина приводит к уменьшению, а в случае пирогаллола— к увеличению активности о-дифенолоксидазы.



о-дифенолоксидаза при высоких концентрациях (10,1 мкг/мл) хорошо катализирует окисление не только пирогаллола, но и хлорогеновой и кофейной кислот. При этом ферментативное окисление указанных кислот и β (3, 4 дигидроксифенил) D1- α -аланина катализируется более энергично, чем пирокатехина, (+)-катехина, суммы катехинов из винограда и пирогаллола.

Анализы показали, что окисление препаратов суммы катехинов чайного листа, в котором содержание (-) эпикатехингаллата и (-) эпигаллокатехингаллата составляет 80%, не катализируется о-дифенолоксидазой винограда. Она не катализирует также окисление чистых (-) эпигаллокатехина и (-) эпикатехингаллата и смесей (-) эпигаллокатехина + (\pm)галлокатехина и (-)эпикатехин + (\pm)катехин + (-)эпигаллокатехингаллата.

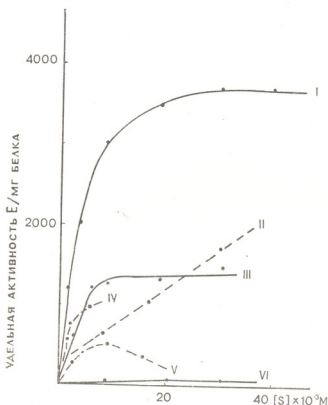


Рис. 3. Зависимость активности о-дифенолоксидазы от концентрации субстратов. I—пирокатехин; II— β -(3,4 дигидроксифенил) D1- α -аланин; III—(+)-катехин; IV—кофейная кислота; V—хлорогеновая кислота; VI—пирогаллол

На рис. 3 представлены результаты определения зависимости начальной скорости реакции от концентрации субстратов. Активность фермента определяли методом спектрофотометрии. Концентрацию белка брали в случае пирокатехина 0,25 мкг/мл, (+)-катехина—0,54 мкг/мл, пирогаллола — 5,4 мкг/мл. При данных концентрациях фермент проявляет максимальную начальную скорость. Здесь следует отметить, что при более низких концентрациях фермента окисление пи-

рогаллола катализируется незначительно. При концентрации белка 0,25 мкг/мл активность фермента не обнаруживается.

Как видно из данных рис. 3, о-дифенолоксидаза винограда энергично катализирует окисление пирокатехина и (+) катехина. Она очень слабо катализирует окисление пирогаллола. При низких концентрациях пирокатехина и (+) катехина ($6 \cdot 10^{-3} \text{M}$) наблюдается прямо пропорциональная зависимость между концентрацией субстрата и активностью фермента, затем с увеличением содержания данных субстратов в реакционной смеси активность о-дифенолоксидазы возрастает медленнее, достигая наибольшей величины при концентрациях пирокатехина $30 \cdot 10^{-3} \text{M}$ и (+) катехина $10 \cdot 10^{-3} \text{M}$. При этом величина K_m равнялась $3 \cdot 10^{-3} \text{M}$.

Как видно из рис. 3, о-дифенолоксидаза хорошо катализирует окисление β -(3,4 дигидроксифенил) DL- α -аланина, кофейной и хлорогеновой кислот (концентрация белка 1,1 мкг/мл).

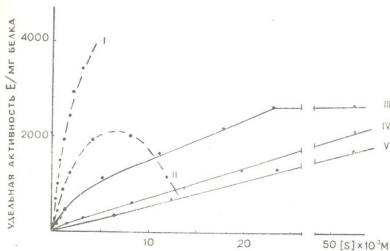


Рис. 4. Зависимость активности пероксидазы от концентрации субстратов. I—кофейная кислота, II—хлорогеновая кислота, III—гваякол, IV—пирокатехин, V—пирогаллол

В противоположность о-дифенолоксидазе пероксидаза энергично катализирует окисление пирогаллола (рис. 4). Как при низких, так и при высоких концентрациях пирогаллола и пирокатехина наблюдается прямо пропорциональная зависимость между концентрацией субстратов и активностью фермента. С увеличением концентрации гваякола активность пероксидазы повышается, достигая наибольшей величины при концентрации субстрата $23 \cdot 10^{-3} \text{M}$. Избыток гваякола не вызывает падения активности фермента. Величина K_m при использовании гваякола в качестве субстрата равнялась $7,5 \cdot 10^{-3} \text{M}$.

Пероксидаза катализирует окисление кофейной кислоты более энергично, чем остальных субстратов. Концентрация кофейной кислоты из-за плохой растворимости в буфере в опытах была $> 2,75 \cdot 10^{-3} \text{M}$. С увеличением концентрации хлорогеновой кислоты до $7 \cdot 10^{-3} \text{M}$ повышается активность пероксидазы. При этом она более энергично катализирует окисление хлорогеновой кислоты, чем гваякола, пирокатехина и пирогаллола. Дальнейшее увеличение концентрации хлорогеновой кислоты приводит к уменьшению активности фермента.

Как показали исследования, активность о-дифенолоксидазы и пероксидазы винограда подавляется действием галлированных форм катехинов (рис. 5).

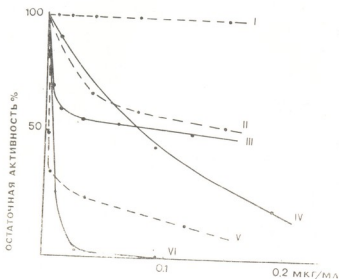


Рис. 5. Ингибирующее действие галлированных форм катехинов на активность о-дифенолоксидазы (I, II, V) и пероксидазы (III, IV, VI) винограда. I, III—(—) эпигаллокатехин; II, IV—(—) эпигаллокатехин + (—) галлокатехин; III, VI—сумма катехинов чайного листа

Из рисунка видно, что суммарный препарат катехинов, содержащий 58% эпигаллокатехингаллата и 12% эпикатехингаллата, сильно ингибирует активность о-дифенолоксидазы и пероксидазы. Так катехины концентрации 0,025 мг/мл подавляют активность о-дифенолоксидазы на 70% и пероксидазы на 95%. (—) эпигаллокатехин в концентрациях до 0,15 мг/мл не ингибирует о-дифенолоксидазу. В противоположность о-дифенолоксидазе активность пероксидазы уменьшается на 35% при концентрации (—) эпигаллокатехина 0,03 мг/мл. Избыток препарата не оказывает существенного влияния на ее активность. Смесь (—) эпигаллокатехина и (±) галлокатехина подавляет активность обоих ферментов.

Итак, ингибирование о-дифенолоксидазы и пероксидазы винограда в большой мере зависит от строения катехинов. Галлированные формы катехинов (содержащие трифенолы с рядовым расположением OH-групп) могут регулировать активность указанных ферментов.

На активность о-дифенолоксидазы и пероксидазы большое влияние оказывает концентрация H_2O_2 . С увеличением концентрации H_2O_2 в реакционной среде от 0,15 до $9,0 \cdot 10^{-3}M$ активность пероксидазы значительно повышается. Избыток H_2O_2 ($14,8—100 \cdot 10^{-3}M$) вызывал ингибирование активности фермента. С добавлением в реакционную среду H_2O_2 активность о-дифенолоксидазы уменьшается. Ее активность значительно снижается с повышением концентрации перекиси водорода.

Таким образом о-дифенолоксидаза и пероксидаза различаются своими основными кинетическими свойствами — зависимостью начальной скорости катализируемых ими реакций от pH, температуры, концентрации субстратов и ингибиторов. Они по-разному ведут себя в зависимости от кислотного, температурного режима среды, природы и концентрации субстратов и метаболитов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейли Дж. Методы химии белков. М., 1965, 167.
2. Бокучава М. А. Биохимия чая и чайного производства. АН СССР. М., 1958, 162.
3. Бокучава М. А., Микаберидзе К. Г. Сообщения АН ГССР, 61, 2, 437—439, 1971.
4. Бокучава М. А., Соболева Г. А., Датунашвили Е. Н., Миндадзе Р. К. Прикладная биохимия и микробиология, X, 2, 275—279, 1974.
5. Бояркин А. Н. Биохимия, 16, 4, 1951.
6. Гелашвили Н. Н., Джемухадзе К. М., Бузун Г. А. Виноделие и виноградарство СССР, 5, 28—29, 1970.
7. Дурмишидзе С. В. Труды Ин-та виноградарства и виноделия АН СССР, 5, 237, 1949.
8. Дурмишидзе С. В. Биохимия, 15, 1, 58, 1950.
9. Дурмишидзе С. В. Дубильные вещества и антоцианы виноградной лозы и вина. АН СССР, М., 1955.
10. Дурмишидзе С. В., Хачидзе О. Т., Прундзе Г. Н. Физиология растений, 21, 1, 75—81, 1974.
11. Литвиненко В. И., Максютин Н. П., Колесников Д. Г. Мед. пром. 3, 13, 1962.
12. Прундзе Г. Н., Хачидзе О. Т., Чачуа Л. Ш. Биохимия растений, 1, 49—55, 1973.
13. Родопуло А. К. Виноделие и виноградарство СССР, 3, 35, 1950.
14. Родопуло А. К. Биохимия виноделия, 3, 35, 1950.
15. Родопуло А. К. Труды Всесоюзного НИИ виноделия и виноградарства, «Магарач», 4, 3, 1953.
16. Сафонов А. И., Сафонова М. П. Микроэлектрофорез белков на полиакриламидном геле (методическое руководство), М., 1968.
17. Evans J. J., Alldridge N. A. Phytochemistry, 4, 499—503, 1965.
18. Harel E., Mager A. M. Phytochemistry, 10, 17—22, 1971.
19. Lanrarini G., Pifferi P. G., Zamorani A. Phytochemistry, 11, 1, 84—94, 1972.
20. Plum G., Hermansen L., Petersen J. Scand. J. Clin. Lab. Invest., 18, 1, 1955.
21. Schaefer H. Die Wein—Wissenschaft 6, 7, 205, 1969.
22. Schaefer H. Vitis, 10, 31—32, 1971.
23. Vuataz N., Branderberger R. Egliv. Chromatography, 2, 66—68, 1959.

უბრძნის ო-დიფენოლოქსიდაზას და პეროქსიდაზას დაყოფა და მათი თვისებების შესწავლა

ბ. ფრშია, ს. დურმიშია, დ. კინურაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მეცნიერთა ბიოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი მ ე

უბრძნის ჯიშის რქაწითელის კლერტიდან გამოყოფილია და ერთმანეთისაგანა განცალკევებული ო-დიფენოლოქსიდაზა და პეროქსიდაზა. შესწავლილია განცალკევებული ფერმენტების ძირითადი კინეტიკური თვისებები.

ო-დიფენოლოქსიდაზას მოქმედების ოპტიმუმი აქვს 30°, pH 6,2 სუბსტრატ პეროქსიდაზისა და pH 5,7-პეროქსიდაზისათვის. ფერმენტი ენერგიულად კატალიზებს იროკატეინის და (+) კატეინის უანგვას, ძალიან სუსტად პეროქსიდაზის და პრაქტიკულად არ კატალიზებს კატეინების გალური ფორმების უანგვას.

პეროქსიდაზას მოქმედების ოპტიმუმი შეიმჩნევა პეროქსიდაზისათვის pH 4,1—4,6 პეროქსიდაზისათვის pH 5,7 და გვიაკოლისათვის pH 5,3.



ო-დიფენოლოქსიდაზას საწინააღმდეგოდ პეროქსიდაზა ენერგიულად აკატალიზებს სუბსტრატების ჟანგვას მაღალ ტემპერატურაზე (50—60°). ნაჩვენებია, რომ პეროქსიდაზა ძლიერად აკატალიზებს პიროგალილის ჟანგვას. კატექინების გალური ფორმები აინჰიბირებენ როგორც პეროქსიდაზის, ასევე ო-დიფენოლოქსიდაზის აქტივობას.

SEPARATION OF O-DIPHENOL OXIDASE AND PEROXIDASE OF GRAPE VINE AND STUDY OF THEIR PROPERTIES

G. N. PRUIDZE, S. V. DURMISHIDZE, D. P. KINTSURASHVILI

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

Summary

O-diphenol oxidase and peroxidase have been isolated from the stems of grape vine var. Rkatsiteli (*Vitis Vinifera* L.) and then separated. Main kinetic properties of the separated enzymes have been studied.

Optimal effect of o-diphenol oxidase on catechol and pyrogallol as substrates is observed at 30°, pH 6.2 and 5.7, respectively. Enzyme intensively catalyses oxidation of catechol and (+) catechin, far less intensively catalyses pyrogallol and practically does not oxidize gallated forms of catechins.

Optimal effect of peroxidase on catechol, pyrogallol and guaiacol as substrates is observed at pH 4.1—4.6, 5.7 and 5.3, respectively.

In contrast to diphenol oxidase, peroxidase catalyses oxidation of substrates at 50—60° more rapidly than at 30—35°. Peroxidase intensively catalyses oxidation of caffeic and chlorogenic acids, guaiacol, catechol and pyrogallol.

The activity of o-diphenol oxidase and peroxidase from grape vine was shown to be inhibited by the gallated forms of catechins.

УДК 577.472(28) + 581.526.325

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ

ФИТОПЛАНКТОН И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МАРАБДИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Л. П. Цискаришвили, О. И. Цхомелидзе, В. Г. Арсенишвили

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 23.5.1975

Изучение гидрохимического режима, фитопланктона и первичной продукции Марабдинского водохранилища проводилось в 1969—1970 гг. Установлено, что вода водохранилища относится к сульфатному классу. Годовая динамика гидрокарбонатного иона и биогенных элементов тесно связана с жизнедеятельностью фитопланктона. Среднесуточная валовая первичная продукция до удобрения (1967 г.) за вегетационный период составляла 5,03, а во время удобрения (1968 г.) — 9,61 г O_2/m^2 в сутки. В 1969 г., когда в водохранилище не вносились удобрения, среднесуточная валовая первичная продукция по трем сезонам равнялась 6,16, а в 1970 г. по среднемесячным данным составила 2,79 г O_2/m^2 . Более высокие величины первичной продукции отмечены во время внесения азотно-фосфорных удобрений. В последующие годы, когда в водохранилище уже не вносились удобрения, высокие величины первичной продукции были связаны с малыми глубинами водоема.

Изучение фитопланктона и первичной продукции Марабдинского водохранилища является частью общей проблемы определения биологической продуктивности водоемов различных зон Грузии.

Задачей данного исследования являлось изучение гидрохимического режима, численности, биомассы, видового состава и фотосинтетической интенсивности фитопланктона.

Марабдинское водохранилище расположено в 25 км от г. Тбилиси, у подножия Триалетского хребта, на высоте 550 м н.у.м. Водохранилище сооружено в 1961 г. с целью орошения. Питается водой, подаваемой насосами из небольшой реки Алгети. Климат резко континентальный. Площадь водохранилища (при максимальной глубине 8 м) 22,6 га, средняя глубина — 4,2 м.

Исследования в 1969 г. велись летом и осенью, в 1970 г. — ежемесячно, а в 1971 г. — в феврале. Для изучения гидрохимического и гидрохимического режима пользовались методами, общепринятыми в гидрохимических исследованиях [2]. Первичную продукцию определяли скляночным методом, в его кислородной модификации [3]. Гидрохимическое и гидробиологическое изучение Марабдинского водохранилища до наших исследований проводилось в 1967 г. (до внесения азотно-фосфорных удобрений) и в 1968 г. — во время внесения удобрений с целью выяснения влияния удобрений на его биологическую продуктивность [4, 5].

Прозрачность воды водохранилища и его годовая динамика в основном лимитируются интенсивностью развития фитопланктона. Когда его численность и биомасса достигают максимальных величин, проз-



рачность составляет всего 18 см (летом и в начале осени), а зимой при минимальном развитии фитопланктона — 180—220 см.

Цветность нефилтрованной воды была максимальной в июле-августе (140°), минимальной — зимой (8,0—10,0°). В годовой динамике цветности наблюдается прямая связь с окисляемостью и обратная — с прозрачностью воды.

Активная реакция воды слабощелочная. Величина pH зимой колебалась от 8,10 до 8,20. В летний период и в начале осени при интенсивном развитии фитопланктона активная реакция воды сдвигалась в более щелочную сторону — до 8,80—8,90.

В летний период, по нашим наблюдениям, дневная максимальная температура у поверхности воды достигала 28,4°, а утренняя минимальная температура равнялась 20,4°. Зимой дневная максимальная температура составляла 3,0°, а утренняя минимальная — 2,6°.

При глубине 5—8 м, когда вертикальная стратификация не нарушается из-за защищенности котловины водохранилища от ветрового воздействия, водохранилище можно отнести к димикитическому типу, а в летнее время (когда максимальная глубина снижается до 0,6 м) — к водоемам с постоянной циркуляцией водных масс.

Годовая и суточная динамика растворенного в воде кислорода в основном лимитируется жизнедеятельностью фитопланктона. По дневным наблюдениям максимальное количество растворенного в воде кислорода отмечено в июле-августе (14,88 мг O₂/л; 188,3% насыщения) и в начале осени (19,04 мг O₂/л; 212,6% насыщения), минимальное — в мае (9,36 мг O₂/л; 105,0% насыщения). В утренние часы максимальное содержание кислорода в воде было в декабре (13,22 мг O₂/л; 100,8% насыщения), минимальное — в июле-августе (4,24 мг O₂/л; 46,6% насыщения).

По количественному содержанию органического вещества (летом и осенью) Марабдинское водохранилище относится к эвтрофным водоемам. Годовая динамика содержания органического вещества в нем в основном зависит от интенсивности развития фитопланктона. Величина окисляемости (перманганатная) достигает максимальных показателей в летний период и в начале осени (14,72 и 12,00 мг O₂/л соответственно). Окисляемость воды по акватории и вертикали водохранилища почти одинаковая. Заметная разность окисляемости наблюдалась лишь в осенний период, когда разность по акватории составляла 4,64, а по вертикали — 1,12. Более высокая разность по акватории вызвана сравнительно низким содержанием органического вещества в р. Алгетти (окисляемость — 4,80—6,40 мг O₂/л), чем в водохранилище (9,56—13,97 мг O₂/л).

Общая минерализация воды максимальной бывает зимой, когда в водохранилище поступают более минерализованные воды р. Алгетти, и

Таблица 1

Колебания основных ионов солевого состава по среднемесячным данным в 1970 г.

Ионы	Na ⁺ +K ⁺	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	SC ₄ ⁺	HCC ₃ ⁺	Cl ⁻	Fe ⁺⁺ +F ⁺⁺⁺	Σ _A +Σ _K
Мин.	73,00	61,80	29,22	425,27	81,33	23,90	0,12	761,80
Макс.	220,00	130,40	57,80	765,00	227,00	39,90	2,16	1285,80

в летний период, когда уровень воды снижается до 0,6 м. Пределы изменения основных компонентов солевого состава приведены в табл. 1.

Снижение гидрокарбонатного иона более чем в два раза отмечено



в летний период и в начале осени, что вызвано использованием HCO_3^- как источника углерода фитопланктоном.

По классификации природных вод [1], вода водохранилища относится к сульфатному классу—индекс по среднегодовому значению минерализации — $S_{\text{II},1.1}^{\text{Na+K } 6.4; \text{Ca } 0.7}$. Вода р. Алгети тоже относится к сульфатному классу, максимальная минерализация — 1286,4, минимальная — 810,9 мг/л.

В табл. 2 дается динамика биогенных элементов и биомассы фитопланктона в 1970 г. Динамика биогенных элементов тесно связана с жизнедеятельностью фитопланктона. Количество NO_2^- , NO_3^- , P (фосфатный) минимальное в вегетационный и максимальное—в невегетационный период.

Таблица 2

Динамика биогенных элементов и биомассы фитопланктона по среднемесячным данным в мг/л

Месяцы	NO_2^-	NO_3^-	P	NH_4^+	Биомасса фитопланктона
I	0,062	2,66	0,036	0,01	1,06
II	0,08	3,16	0,005	0,26	1,57
III	0,09	3,37	0,012	0,19	1,32
IV	0,11	2,83	нет	0,23	0,83
V	0,10	3,20	0,0012	0,30	3,08
VI	0,075	2,25	нет	0,28	2,05
VII	0,0008	0,063	0,008	0,26	48,69
IX	0,035	0,05	0,007	0,24	139,93
X	0,11	1,22	нет	0,28	18,20
XI	0,08	3,16	0,46	0,02	25,74
XII	0,087	3,16	0,45	0,01	12,37

Количество доминирующих таксонов фитопланктона в 1970 г. было 46. В целом по количеству ведущих видов первое место занимали зеленые водоросли (26 форм), за ними следовали диатомовые (12 форм) и эвгленовые (3 формы). Зеленые водоросли получали значительное количественное развитие почти круглогодично, однако наиболее важную роль они играли в мае, июне и сентябре (73,93 и 43% соответственно). К доминирующим группам относятся и диатомовые (в июле они составляли 92% от общей биомассы). Роль пиррофитовых особенно важна в сентябре и октябре. В сентябре, при их годовом максимуме, они составляли 52,3% от общей биомассы фитопланктона.

На рис. 1 приведена динамика Ф, Д и Ф—Д у поверхности воды водохранилища (средние величины трех станций).

Максимальная интенсивность фотосинтеза фитопланктона отмечена в летний период при минимальной глубине водохранилища 0,6 м — 16,52 мг O_2 /л в сутки (июль 1970 г.), минимальная — в зимний период и в начале весны — 0,14—0,15 мг O_2 /л в сутки. Деструкция, как и фотосинтез, максимальная летом — 5,01 и минимальная в зимний период — 0,06—0,08 и в конце осени — 0,12 мг O_2 /л в сутки. Соотношение фотосинтеза к дыханию у поверхности воды почти всегда больше одного, достигая максимума в летний период — 4,58. За время исследований Ф/Д у поверхности воды варьировало от 0,98 до 4,58.

На основе данных фотосинтетической интенсивности фитопланктона и деструкции органического вещества (до и во время внесения удобрений) нами рассчитана валовая первичная продукция под 1 м² в сутки, биотический баланс под 1 м² в год и процент утилизации солнечной энергии фитопланктоном.

В табл. 3 приводится биотический баланс под 1 м^2 в сутки, процент усвоения энергии солнечной радиации фитопланктоном, интенсивность фотосинтеза у поверхности воды, прозрачность и максимальная глубина в июле по материалам 1967—1970 гг. Для 1967 и 1968 гг. в этой таблице приведены средние суточные величины за вегетационный период (май-сентябрь), данные 1969 г. приводятся по материалам трех сезонов (лето, осень, зима), для 1970 г. по ежемесячным показателям (январь-декабрь), а также за вегетационный период (май-октябрь).

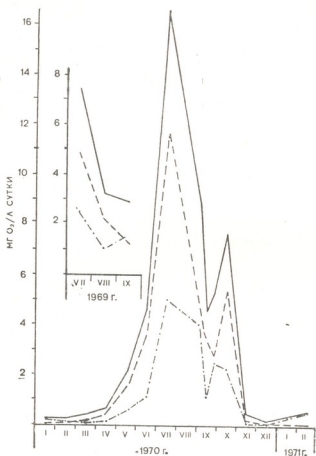


Рис. 1. Динамика Ф (—), Д (---) и Ф-Д (— · —) у поверхности воды по среднемесячным данным

Внесение азотно-фосфорных удобрений увеличило фотосинтез фитопланктона у поверхности воды и валовую первичную продукцию на 1 м^2 в сутки в июле 1968 г. почти в два раза. Более высокая эффективность действия удобрений отмечена в августе 1968 г., когда уровень воды в водохранилище снизился до 3 м. Фотосинтез в это время равнялся $16,51 \text{ мг О}_2/\text{л}$, а Д — $6,67 \text{ мг О}_2/\text{л}$ в сутки, то есть по сравнению с данными августа 1967 г. фотосинтез увеличился в три, а деструкция — в два раза.

Резкий спад уровня до $0,6 \text{ м}$ в июле 1970 г. обеспечил высокую интенсивность поверхностного фотосинтеза, и этот показатель оказался на уровне августа 1968 г., когда в водохранилище вносились удобрения. В целом же по величине годовой валовой первичной продукции под

1 м² явно прослеживается повышение первичной продукции в период внесения минеральных удобрений. Более высокие показатели первичной продукции 1969—1970 гг. по сравнению с 1967 г. указывают на характер последствия удобрений и влияние глубины водоема на продукционные процессы.

Таблица 3

Максимальная глубина, прозрачность, фотосинтез у поверхности в июле и биотический баланс под 1 м² в сутки за 1967—1970 гг.

Г о д ы	1967	1968	1969	1970	1970
Время наблюдения	V—IX	V—IX	XII—X	I—XII	V—X
Максимальная глубина, м	3,0	5,0	5,5	0,6	0,6
Прозрачность, м	1,2	0,45	0,40	0,15	0,16
Фотосинтез у поверхности, O ₂ мг/д сутки	2,57	4,72	5,34	16,52	16,52
Фотосинтез, O ₂ г/м ² сутки	5,03	9,61	6,15	2,79	5,14
Фотосинтез, ккал/м ² сутки	17,10	32,67	20,94	9,49	17,48
Деструкция, O ₂ г/м ² сутки	7,58	8,52	8,64	2,69	4,79
Деструкция, ккал/м ² сутки	25,77	28,97	29,38	9,15	16,29
Процент усвоения солнечной радиации фитопланктоном	0,40	0,68	0,40	0,33	0,15

Годовой биотический баланс, рассчитанный за вегетационный период в 1967—1968 гг., 1969 г. — по трем сезонам, в 1970 г. — по ежемесячным данным и за вегетационный период, приведен в табл. 4.

Таблица 4

Биотический баланс Марабдинского водохранилища в 1967—1970 гг.

Г о д ы	1967	1968	1969	1970	1970
Месяцы	V—IX	V—IX	VII—XII	I—XII	V—X
К-во дней	152	152	240	365	183
Фотосинтез, ккал/м ²	2599	4966	4481	3464	3199
Деструкция, ккал/м ²	3517	4405	6288	3340	2981
Ф/Д	0,73	1,12	0,71	1,03	1,07

Валовую продукцию в вегетационный период в 1967—1968 гг. можно принять за годовую продукцию, так как валовая первичная продукция, рассчитанная по ежемесячным данным, в 1970 г. отличается от валовой первичной продукции за вегетационный период того же года всего на 7,0%. Продукцию, рассчитанную в 1969 г. по трем сезонам, также считаем за годовую, поскольку среднегодовая продукция под 1 м² в сутки, рассчитанная по тем же сезонам в 1970 г., отличается от среднегодовой, рассчитанной по ежемесячным данным на 18%.

Эффективный фотосинтез за все время исследований происходил до глубин, соответствующих величинам прозрачности воды. Интенсивность фотосинтеза за вегетационный период с глубиной, благодаря низкой прозрачности, резко падала. Несмотря на это, фотосинтез протекал во всей толще воды.

Эффективность утилизации энергии солнечной радиации в Марабдинском водохранилище варьирует от 0,05 до 1,09% и находится в пределах наблюдаемых величин на разных водоемах [3].

На рис. 2 дается связь первичной продукции с биомассой основных ведущих групп фитопланктона в Марабдинском водохранилище.

В мае и июне интенсивность фотосинтеза определяется зелеными,

в июле — только диатомовыми водорослями. В начале осени (сентябрь) в образовании первичной продукции ведущую роль занимают зеленые и пиррофитовые водоросли. При наличии в это время более высокой общей биомассы (фитопланктона) интенсивность фотосинтеза ниже, чем

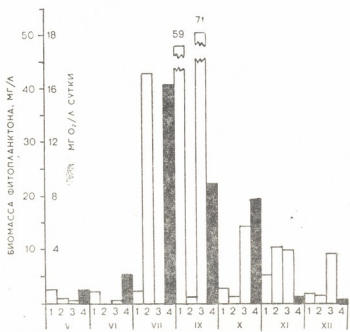


Рис. 2. Первичная продукция и биомасса ведущих систематических групп водорослей у поверхности воды в 1970 г. 1—*Protococcales*, 2—*Bacillariophyta*, 3—*Pyrrophyta*, 4—первичная продукция

в июле, когда в водохранилище были развиты в основном диатомовые водоросли. В ноябре в образовании первичной продукции ведущую роль играют пиррофитовые водоросли. Связь между первичной продукцией и биомассой фитопланктона до начала осени прямая и нарушается в сентябре при смене видового состава фитопланктона. Следовательно, интенсивность фотосинтеза зависит не только от биомассы, но и от качественного состава фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л., 1953.
2. Алекин О. А. Химический анализ вод суши. Л., 1954.
3. Виберт Г. Г. Первичная продукция водоемов. АН БССР, Минск, 1960.
4. Пцкваладзе Т. А. Гидрохимическое исследование некоторых водохранилищ Грузинской ССР. Автореферат, 1974.
5. Цхомелидзе О. И., Сергеева Ж. Н., Чхайдзе Р. И. Опыт регулирования продуктивности Марабдинского водохранилища с применением минеральных удобрений. «Мешиереба», Тбилиси, 1963.

მარაბდის წყალსაცავის ფიტოპლანქტონი და პირველადი პროდუქცია
 ლ. ცხომელიძე, ო. ცხომელიძე, ვ. არსენიშვილი

სქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი
 რეზიუმე
 მარაბდის წყალსაცავის პიდროქიმიური რეჟიმი, ფიტოპლანქტონი და პირველადი პროდუქცია შეისწავლეს 1969—70 წლებში.



წყლის გამჟვრევალობა ვეგეტაციის პერიოდში (ივლისი) შეადგენდა 18 სმ. ზამთარში (იანვარი) 220 სმ. წყლის ფერი შესაბამისად 140—8°, pH 8, 8,10, ტემპერატურა 28,4—2,6°, ქანგბადი 19,04—13,22 მგ/ლ. ქანგბადით წყლის გაჯერება, შესაბამისად 212,6—100,8%, პერმანგანატული ქანგბადობა 14,72—4,28 მგ O₂/ლ.

საერთო მინერალიზაცია კვლევის პერიოდში მერყეობდა 762—1284 მგ/ლ-ს შორის დაახლოებით ამავე ფარგლებში მერყეობდა მკვებავი მდინარის მინერალიზაცია. წყალსაცავის წყალი და მდინარის წყალი სულფატური კლასისათვის ფიტოპლანქტონის ბიომასა მერყეობდა 1,06—139,9 მგ/ლ შორის. ბიოგენური ელემენტების (NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻, P), განსაკუთრებით NO₃⁻ წლიური დინამიკა მჭიდრო კავშირშია ფიტოპლანქტონის ბიომასის დინამიკასთან. მაქსიმალური ზედაპირული ფოტოსინთეზი — 16,52 მგ O₂/ლ დღე-ღამეში აღნიშნულია ზაფხულში (ივლისი).

პირველადი პროდუქცია (1 მ²-ზე დღე-ღამეში) წლების მიხედვით მერყეობს 2,79—9,61 გ O₂ შორის, საერთო წლიური პროდუქცია კი 2599—4966 კკალორიას შორის.

1969—1970 წლებში 1967 წელთან შედარებით მაღალი წლიური პროდუქცია მიუთითებს წინა წლებში შეტანილი სასუქების შემდგომ მოქმედებაზე და ორგანული ნივთიერებების წარმოქმნის კავშირზე წყალსაცავის საშუალო სიღრმესთან.

MARABDA RESERVOIR PHYTOPLANKTON AND PRIMARY PRODUCTION

L. P. TSISKARISHVILI, O. I. TSKHOMELIDZE, V. G. ARSENISHVILI

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

Summary

Hydrochemical rate, phytoplankton and the primary production of Marabda Reservoir were studied in 1969—1970.

During the vegetative season water limpidity (in July) was 18 cm. In winter (January)—220 cm. Water colouring was according as 140—8°, pH 8.9—8.10, temperature—28.4—2.6°, oxygen—19.04—13.22 mg./l water disolution with oxygen according as 212.6—100.8%, permanganate oxidation—14.72—4.28 mg O₂ / l.

During the study general mineralization fluctuated was approximately between 762—1284 mg / l, falling river mineralization in the same range. Reservoir and river-water appeared sulphatic.

Phytoplankton biomass fluctuated between 1.06—139.9 mg / l. Annual dynamics of biogenous elements (NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻, P), particularly that of NO₃⁻ was in close relation with phytoplankton biomass dynamics. The highest possible superficial photosynthesis was observed during 24 hours in summer (July).

The primary production at 1 m² during 24 hours fluctuated 2.7—9.61 g O₂, for years; general production was 2599—4966 cal for a year.

For a year a rise in the production was observed during fertilization. The high productivity recorded in 1969—1970 as compared with 1969 shows the after-effects of fertilization made in the previous years and the relation of organic substance production with the mean water-depth.

ОБ ЭКОЛОГИИ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ В ЗИМНЕЕ ВРЕМЯ

Г. Ш. Нахуцишвили

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 21.04.75

Рассматриваются результаты исследований экологии субальпийских растений окрестностей Казбеги в зимний период. В схеме классификации жизненных форм все растения зимней вегетации делятся на две группы: вечнозеленые и летне-зимнезеленые. Исследованиями водного режима и фотосинтеза выясняется, что к суровым зимним условиям зимнезеленые растения адаптированы неплохо. Разные жизненные формы на низкие температуры реагируют различно. Предполагаем, что в пределах даже одного феноритмотипа могут существовать растения с совершенно различными приспособительными механизмами.

Изучение экологии растений в высокогорных условиях, особенно в зимнее время, перспективно для познания общих закономерностей адаптации растений к экстремальным условиям жизни. Наблюдений над поведением высокогорных растений в условиях суровой зимы очень мало. Особо следует отметить исследования, проводимые в Альпах у верхнего предела леса, преимущественно над хвойными древесными растениями [2, 3], сотрудниками ботанического института Инсбрукского университета.

В настоящем сообщении излагаются результаты некоторых наблюдений в зимнее время (1970—1975 гг.) в субальпийском поясе Казбеги (Центральная часть Большого Кавказа). Зима здесь суровая, часто минимальная температура воздуха опускается до минус 25°C. Одновременно бывают и такие дни, когда дневная температура воздуха повышается до плюс 10°C и в результате высокой солнечной радиации происходит значительное нагревание поверхности листьев.

Среди различных высокогорных растений особого внимания заслуживают виды, принадлежащие к вечнозеленому и летне-зимнезеленому феноритмотипам [1]. Вслед за многими исследователями к вечнозеленым мы относим растения, у которых листья живут в течение одного года и больше. В наших условиях к данному типу относятся кустарнички *Daphne glomerata*, *Vaccinium vitis idaea*, *Empetrum hermafroditum* и кустарники *Rhododendron caucasicum*, *Juniperus depressa*, *J. sabina* и др.

Вечнозеленые растения мы подразделяем на эухионофиты и хионофобы (табл. 1). К первым относим растения, которые перезимовывают в зеленом состоянии лишь под снегом, а ко вторым — виды, перезимовывающие преимущественно без снежного покрова. Все вышеназванные растения, за исключением *Juniperus depressa*, являются эухионофитами.

К летне-зимнезеленому феноритмотипу относятся некоторые многолетние травянистые и полукустарничковые растения с двумя или

трем поколениям листьев. Видов растений летне-зимнезеленого феноритмотипа в субальпийском поясе немного. Среди них мы выделяем две группы: permanently и факультативно летне-зимнезеленые (см. схему).

Permanently летне-зимнезеленые в любых суровых зимних условиях находятся в зеленом состоянии. Факультативно летне-зимнезеленые растения характеризуются пролептическими почками и сразу же при наступлении зимней оттепели раскрывают листья (*Trifolium repens*, *T. trichocephalum*, *Achimilla sericata*, *Cerastium arvense* и др.).

Permanently летне-зимнезеленые мы делим на гемихионофиты, которые, в отличие от эухионофитов, могут существовать и без снежного покрова, но в таких случаях развивают незначительное количество зеленых листьев (*Festuca varia*, *Carex buschiorum*, *C. meinshauseniana* и др.), и хионофоб (*Saxifraga juniperifolia* и др.).

Среди гемихионофитов одни виды зимой под снегом имеют относительно большое количество листьев (*Carex meinshauseniana*, *C. buschiorum*), в то время как другие (*Festuca varia*, *F. supina*) — малое количество.

Схема классификации жизненных форм растений зимней вегетации

- I. Вечнозеленые
 - 1. Эухионофиты
 - поздневесеннего цветения (15.V—15.VI)
 - Rhododendron caucasicum*, *Daphne glomerata*
 - 2. Хионофобы
 - поздневесеннего цветения (15.V—15.VI)
 - Juniperus depressa*
- II. Летне-зимнезеленые
 - A. Permanently летне-зимнезеленые
 - 1. Гемихионофиты
 - а) с малым количеством листьев
 - раннелетнего цветения (25.VI—10.VII)
 - Festuca varia*, *F. ovina*, *F. supina*
 - б) с большим количеством листьев
 - ранневесеннего цветения (25.IV—10.V)
 - Carex buschiorum*
 - поздневесеннего цветения (15.V—10.VI)
 - Carex meinshauseniana*
 - 2. Хионофобы
 - поздневесеннего цветения (15.V—10.VI)
 - Saxifraga juniperifolia*
 - B. Факультативно летне-зимнезеленые
 - Trifolium repens*, *T. trichocephalum* и др.

Почти все перечисленные в схеме виды цветут до середины лета, то есть до апогея цветения большинства субальпийских растений.

Хионофобные растения имеют самую высокую степень специализации жизненных форм, что в первую очередь выражается в подушковидной форме, в сильно распростертых по поверхности почвы побегах, в видоизменении ассимиляционного аппарата (жесткие, пейноморфные и суккулентно-игловатые листья).

Как показали эколого-физиологические исследования, жизнедеятельность высокогорных растений в зимнее время проявляется в той или иной степени и в некоторые дни даже довольно активна.

Первым признаком приспособленности зимзеленых растений экстремальным условиям является высокое содержание влаги в их ассимиляционном аппарате (табл. 1).

Таблица 1

Содержание воды в листьях растений (в % от сырого веса)

В и д	Летом (июль)	Зимой (февраль)
<i>Festuca varia</i>	66—72	55—61
<i>Carex meinshauseniana</i>	69—74	59—66
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	72—76	54—63
<i>Daphne glomerata</i>	78—82	54—62

Транспирация в зимнее время при положительных температурах воздуха, но при отрицательной температуре почвы и относительно высокой солнечной радиации достаточно высокая (табл. 2).

Таблица 2

Транспирация (г/г сыр. веса/час) растений в зимнее время (февраль), температура почвы минус 2—4°C

В и д	Т°C		Т°C		Т°C	
	радианц. *	Транс- пирания	радианц. *	Транс- пирания	радианц. *	Транс- пирания
<i>Festuca varia</i>	$\frac{2-6}{50000}$	0,75	$\frac{-1}{15000}$	0,30	$\frac{-4}{4000}$	0,0
<i>Carex meinshauseniana</i>	"	0,36	"	0,24	"	0,20
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	"	0,21	"	0,09	"	0,0
<i>Daphne glomerata</i>	"	0,35	"	0,0	"	0,0

* кал·см²·мин⁻¹

Особенно интенсивно испаряют влагу гемикриофиты и значительно меньше — хивофобное растение при температуре плюс 2—6°C. У *Festuca varia* и *Carex meinshauseniana* при минус 1°C транспирация остается все еще достаточно высокой, в то время как у *Saxifraga juniperifolia* она значительно снижается, а у *Daphne glomerata* полностью прекращается. При сильном понижении температуры (-4°C) у всех видов, за исключением *Carex meinshauseniana*, процесс транспирации не проявляется.

У травянистых растений *Festuca varia*, *Carex meinshauseniana* устьица зимой при солнечной погоде полностью открыты, в то же время устьица *Daphne glomerata* и *Saxifraga juniperifolia* находятся в закрытом или полужакрытом состоянии.

Растения, взятые из-под глубокого слоя снега, имеют сравнительно низкие величины осмотического давления, что говорит об относительно слабом проявлении процессов их жизнедеятельности (табл. 3).

Таблица 3

Осмотическое давление (в атм.) растений летом и зимой

Р а с т е н и е	Летом (июль—август)	Зимой (декабрь—январь)
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	7—10	23—45
<i>Daphne glomerata</i>	5—11	12—21
<i>Carex meinshauseniana</i>	5—13	10—12

Самыми высокими показателями осмотического давления (45 атм.) выделяется хионофобное растение *Saxifraga juniperifolia*. Фотосинтез высокогорных растений может протекать зимой даже при отрицательных температурах (-3—4°C), но при высокой солнечной радиации (0,90—1,20 кал.см.²мин⁻¹). В таких условиях потенциальный фотосинтез самых высоких величин (19,0 мг СО₂ г/ч) достигает у *Festuca varia* и *Carex meinshauseniana*. Интенсивность ассимиляции намного ниже (2,0—4,0 мг СО₂ г/ч) у *Daphne glomerata* и *Saxifraga juniperifolia*. Зимой 1974—1975 гг. закисмертность несколько нарушилась и последние два вида сказались более активно ассимилирующими углекислоту, чем первые два.

Проведенные исследования показали, что к суровым зимним условиям зимнезеленые растения адаптированы неплохо. Интересно отметить, что разные жизненные формы на низкие температуры реагируют различно. Так, например, травянистые растения преимущественно под снегом (*Festuca varia*, *Carex meinshauseniana*), в зимнее время довольно быстро реагируют на отклонения экологических условий, что в первую очередь выражается в довольно резких колебаниях транспирации и фотосинтеза. При повышении солнечной радиации (даже при низкой температуре) устьица у этих растений открываются и они все еще способны испарять влагу и ассимилировать углекислоту. Совершенно по-другому ведет себя хионофобное растение *Saxifraga juniperifolia*. Показатели водного режима и фотосинтеза для этого вида в любую погоду (как летом, так и зимой) держатся почти на одном уровне — без резких колебаний. Следует также отметить, что степень различия между эколого-физиологическими величинами зимой и летом у этого же вида не очень велика. Устьица в зимнее время полузакрыты или закрыты в любую погоду.

Таким образом, предполагаем, что в пределах даже одного феноритмотипа могут существовать растения с совершенно различными приспособительными механизмами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нахуцришвили Г. Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. «Мецниереба», Тбилиси, 1974.
2. Larcher W. Der Wasserhaushalt immergrüner pflanzen im Winter. Ber. deutsch. bot. Ges. B. 85, 315—327, 1973.
3. Pisek A., W. Larcher, R. Unterholzner. Kardinale Temperatur-bereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter Verschiedener Spermatophyten. Flora B. 157, 239—264, 1967.

ბალალბთიან მცენარეების ეკოლოგიის შესახებ ზამთრის პერიოდში

ბ. ნახუცრიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი მ ე

განხილულია ყაზბეგის სუბალპური სარტყლის მცენარეების ეკოლოგია ზამთრის პერიოდში. სასიცოცხლო ფორმების კლასიფიკაციის სქემაში ზამთარმწვანე მცენარეები დაყოფილია ორ ჯგუფად: მარადმწვანე და ზამთარ-ზაფხულმწვანე. წყლის რეჟიმისა და ფოტოსინთეზის შესწავლის შედეგად ირკვევა, რომ მკაცრ ზამთრის პირობებთან ზამთარმწვანე მცენარეები შეგუებულები



საქართველოს
მეცნიერებათა
აკადემია

არიან საკმაოდ კარგად. სხვადასხვა სასიცოცხლო ფორმა დაბალ ტემპერატურაზე განსხვავებულ რეაქციას იძლევა. ვფიქრობთ, რომ ფენორიტოტიპის ფარგლებში შეიძლება არსებობდეს მცენარეები სრულიად განსხვავებული მემკვიდრის მექანიზმებით.

THE ECOLOGY OF HIGH MOUNTAIN PLANTS IN WINTER

G. Sh. NAKHUTSRISHVILI

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

S u m m a r y

The ecology of plants of the Kazbegi subalpine belt in winter is considered. In the scheme of life form classification the winter green plants are divided into two groups: evergreen and winter-summer green. Study of the water content and photosynthesis has demonstrated that the evergreen plants are rather well adapted to severe winter conditions. There is a varying reaction of different life forms to low temperature. It is supposed that a phenorhythmotype may involve the plants with different adaptational mechanisms.

РАБОТА В ЖИВЫХ СИСТЕМАХ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ДУАЛИЗМА ЭНЕРГОИНФОРМАЦИИ И ПРИНЦИПА СОХРАНЕНИЯ*

М. А. Хведелидзе

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 24.4.75

Показано, что на молекулярном уровне самоорганизации живых структур величины энергии связи E_S , структурная информация ($I_S = \text{коль-бит}$) и величины удельной информационной емкости молекул ($I_A = \text{бит/атом}$) вполне соизмеримы. Исходя из явно нелинейной связи между энергией и информацией, а также общей теории самоорганизации Н. Винера, связываются понятия «самоорганизация» и «работа» путем введения единого определения — «самоорганизация энергоинформационной работы» (СЭИР), измеряемая из выражения $C = E_S \cdot I_S$ в единицах электронвольтбит (эвбит) или в единицах эвбит/атом. Это позволило автору в качестве основы для предложения «новой единой «шкалы СЭИР» использовать известную шкалу биопотенциалов А. Сечт-Дьерды.

Работу в системах биохимического или биофизического характера принято определять комплексно, в одних энергетических единицах, в зависимости от рассматриваемого уровня самоорганизации живых систем.

Однако даже в области термостатики и термодинамики физических систем только энергетический подход к измерению работы носит определенную ограниченность, исключаящую информацию относительно существующих при этом пространственно-временных соотношений в процессе работы [7]. Надо полагать, что соотношения тем более должны иметь существенное значение для понимания процессов работы в живых системах и позволить более детально проникнуть в «механизм» их работы. Эти соотношения наиболее явно выражены на молекулярном уровне, что вынуждает электронные оболочки молекул рассматривать уже как носители когерентности, т. е. информации, определяющей пространственно-временную структуру макромолекулярных систем [1]. В более обобщенном виде было показано, что понятие о дуализме частицы-волны можно распространить на энергоинформационную связь в молекулярной бионике [10]. Призвав фундаментальность дуализма энергоинформации, видимо, следует попытаться рассмотреть понятие о работе в живых системах уже в более широком аспекте, поскольку не существует принципиального запрета на возможность признания качественного единства между такими понятиями, как энергия, информация, работа и самоорганизация. Действительно, в зависимости от условия движения материи, ее единые энергоинформационные свойства проявляются как явно энергетические, как явно информационные или как те и другие одновременно уже на молекулярном и субмолекуляр-

* Статья печатается в порядке дискуссии.

ном уровнях ее организации, подобно проявлению единых квантово-волновых свойств материи. Дуализм энергоинформации можно выразить нагляднее при помощи коэффициента преобразования материальной структуры:

$$K_{м.с.} = \frac{K_э}{K_{и}}, \quad (1)$$

где $K_э$ — энергетический коэффициент преобразования, определяемый соотношением количества входной и выходной энергии в системе энергетического преобразователя; $K_{и}$ — информационный коэффициент преобразования, определяемый соотношением количества входной и выходной информации в информационном преобразователе. В силу закона сохранения энергии и второго принципа термодинамики, максимальная величина коэффициента $K_э$ может стремиться к 1, но не может превышать ее. С другой стороны, для любого естественного или искусственного преобразователя информации $K_{и}$ может в принципе превышать 1 за счет использования количества хранимой в ней информации. Следовательно, при $K_{м.с.} \rightarrow 1$ имеет место явно энергетическая форма работы, а при $K_{м.с.} \ll 1$ энергоинформационное преобразование материи носит явно информационный характер. Количественное измерение выполняемой материей энергетической формы работы принято определять из следующего обобщенного уравнения [1]:

$$dW = F_k \cdot dX_k, \quad (2)$$

где F_k — обобщенная сила; dX_k — обобщенное смещение. При этом совершенно не случайно, что работа и энергия имеют одну и ту же размерность L^2MT^{-2} вследствие совместности в данном случае качественно-количественных понятий. Однако с точки зрения дуализма энергоинформации эти парные свойства материи совместимы в общем случае только качественно. Поэтому при условии выполнения явно информационных преобразований измерение информации и результата движения материи приходится определять также преимущественно в одних и тех же единицах, т. е. в битах. В данном случае представление о работе, основанное на понятии об энергетической форме преобразования структуры материи, уже теряет практический смысл вследствие малых величин энергии, затраченных на процесс преобразования, по сравнению с величинами полученной информации. Поэтому в таких формах преобразования принято пренебрегать малой величиной энергии. Но это создает совершенно новое представление об информационной работе, определяемое уже исключительно показателем эффективности преобразования количества информации во времени, т. е. скоростью такого преобразования:

$$V = \frac{I}{t}. \quad (3)$$

Конкретно говоря, явную энергетическую эффективность работы мышц принято измерять в единицах энергии, а эффективность преобразования информации в ее явно информационном преобразователе — мозге или более примитивном преобразователе — ЭВМ определяется уже единицей преобразования информации во времени, т. е. величиной бит/сек. Поэтому создалось и утвердилось ложное представление о полной количественной независимости энергетических и информационных процессов и о делении их на материальные и идеальные. Но на самом деле условно принятая независимость упрощает наши представления и не соответствует реальной действительности. Это и практически очевидно, если рассмотреть все стороны и возможности преобразования в естественных системах. Реально существуют еще неспециализи-

рованные преобразователи, в которых функции энергетических и информационных преобразователей тесно совмещены. Так, например, такими совмещенными системами являются фотосинтетические преобразователи на молекулярном уровне. В подобных преобразователях на молекулярном уровне величины энергии и величины структурной информации уже соизмеримы. Поэтому явно выраженный единый энергоинформационный процесс преобразования структуры материи в данном случае следует определять уже комплексной единицей работы. Более того, следует признать и то, что единые энергоинформационные формы преобразования структур материи действительно протекают в естественных системах независимо от воли человека, поэтому могут быть определены как самоорганизующиеся энергоинформационные работы (ЭИР). Первая попытка количественного определения самоорганизации единой формы работы материи комплексной единицей на молекулярном уровне фактически уже намечена путем определения информационной емкости на примере структуры атома углерода в 1 бит на моль, т. е. единицей 1 моль.бит [11]. Это определение уже использовано и развито в теории строения органических соединений [3, 4]. Полную информационную емкость молекулы предлагалось [11] определять числом дискретных соединений, т. е. числом всех возможных изомеров, составленных из данных атомов. Однако такое определение недостаточно эффективно, так как огромная масса изомеров может вообще не реализоваться в процессе. Поэтому для реальной оценки информации в молекуле отбираются такие дискретные состояния, которые принимает молекула в реальных условиях и которые существенны для ее химического поведения. Такую информацию называют активной, подобно активной форме энергии. Поскольку в формировании активной информационной емкости принимают участие не только углеродные, но и другие атомы, вводится понятие удельной информационной емкости соединения I_A в расчете на один атом, т. е. $I_A = \text{бит/атом}$. Показано, что I_A служит объективным критерием богатства органических соединений [4]. Такие соединения, как углеводы и аминокислоты, как правило, отличаются повышенным значением I_A , достигаем 0,8, т. е. обладают меньшей специфичностью и большим разнообразием химического поведения; а вещества, обладающие большой видовой специфичностью, например, химически более инертные, отличаются малым I_A (до 0,05). Эти вещества в основном используются в качестве переносчиков постоянной информации в живых системах и между ними, поэтому носят название информеров. Таким образом, исходное абстрактное представление об информации уже вполне приближено к реальным биохимическим соединениям. С другой стороны, в действительности существующая логарифмическая связь между энергией и информацией [5] позволяет применить общую математическую теорию самоорганизации Н. Винера [2] для более конкретного представления о «механизме» самоорганизации макромолекулярных систем в живом организме. В данном случае «механизм» самоорганизации на молекулярном и субмолекулярном уровнях представляется также как нелинейное взаимодействие, но только уже вполне конкретно между параллельно протекающими и явно соизмеримыми едиными энергоинформационными процессами. Следовательно, количественным показателем самоорганизанности живых структур на этих уровнях должна быть не только величина структурной информации I_S или удельной емкости соединения I_A , но уже и величина энергии связи E_S вследствие их соизмеримости, а их нелинейная связь обязывает выразить самоорганизацию ЭИР операцией умножения их величин, т. е.

$$C = E_S \cdot I_S \tag{4}$$

Уравнение (4) в принципе позволяет принять «шкалу биопотенциалов», предложенную А. Сент-Дьердьи [6], за основу для построения «шкалы самоорганизации единой ЭИР», а начало отсчета этой шкалы следует также вести с уровня самоорганизации структуры воды. При этом единицей самоорганизации могут служить уже комплексные единицы электроновольтбит (эвбит) или электроновольтбит/атом (эвбит/атом), в зависимости от необходимости. На шкале единой самоорганизации ЭИР в живых структурах энергия электрона E_e (достигающая предела 1,5 эв), реакционная способность вещества, энергия связи E_S и структурная информация I_S определенного биохимического соединения возрастают с ростом потенциала; каждый потенциал, так же как и структурная информация, имеет вполне определенные биологические значения, так как соответствует энергии, которая может быть получена при окислении данного соединения до структуры воды. Количественное измерение самоорганизации ЭИР комплексными единицами эвбит или эвбит/атом, видимо, позволит наиболее наглядно определять относительную эффективность структурной самоорганизации отдельных биологических макромолекулярных систем, особенно в технологическом плане, что имеет явный бионический интерес. Поэтому уравнение (4) можно «стыковать» в определенном смысле с уравнением, предложенным С. Я. Френкелем [8, 9]:

$$IT \approx c \text{cnst}, \quad (5)$$

где I — уровень информации, введенный в структуру молекулы; T — степень энергетических затрат в технологическом процессе.

Уравнения (4) и (5) составлены по существу из тождественных множителей, обозначающих определенные величины энергии и информации, и количественно выражают принцип сохранения свойств самоорганизации работы материи в форме сохранения единой ЭИР на уровне живых структур и их бионических моделей молекулярного уровня, т. е.

$$C = E_S \cdot I_S \approx c \text{cnst}. \quad (6)$$

Смысловое обобщение, выраженное уравнением (6), видимо, позволяет раскрыть то общефункциональное математическое представление о «механизме» самоорганизации, которое было основано исключительно на информационном подходе, и, кроме того, дает возможность связать области молекулярной биологии, биоэлектроники с молекулярной бионикой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Быховский В. К. Биофизика, XVIII, вып. I, 184, 1973.
2. Винер Н. Кибернетика или управление в животном и машине. Изд. 2. Советское радио, М., 1968.
3. Жданов Ю. А. Биофизика, XII, вып. 4, 1967.
4. Жданов Ю. А. Теория строения органических соединений. Высшая школа, М., 1971.
5. Новитский П. В. Основы информационной теории измерительных устройств. Энергия, Л., 1968.
6. Сент-Дьердьи А. Биоэлектроника. «Мир», М., 1971.
7. Трайбус М. Термостатика и термодинамика. «Энергия», Л., 1971.
8. Френкель С. Я. В сб.: Методологические проблемы взаимосвязи и взаимодействия. «Наука», М., 1970.
9. Френкель С. Я. В сб.: Физика сегодня и физика завтра. «Наука», М., 1973.
10. Хведелидзе М. А. Сообщения АН ГССР, 1973, 71, 3, 717.
11. Rackow V. Kybernetik, Band II, N. 5, 1965, 244.



მ. ხვედილიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ნაჩვენებია, რომ კავშირის ენერჯის სიდიდე E_S ცოცხალი სტრუქტურების თვითორგანიზაციის მოლეკულურ დონეზე, სტრუქტურული ინფორმაცია ($I_S = \text{მოლი} \cdot \text{ბიტი}$) და მოლეკულების ზვედრითი ინფორმაციული მოცულობის სიდიდეები ($I_A = \text{ბიტი/ატომი}$) საესეებით თანაზომადი არიან. ამიტომ გამოიყენა რა ენერჯისა და ინფორმაციას შორის აშკარა არაწრფივი კავშირის არსებობა, ასევე ნ. ვინერის თვითორგანიზაციის საერთო თეორია, ავტორმა დააკავშირა „თვითორგანიზაციის“ და „მუშაობის“ ცნებები ერთობლივი განსაზღვრების „ენერგოინფორმაციული მუშაობის თვითორგანიზაციის“ (მიმთ) შემოტანის საშუალებით, რომელიც იზომება გამოსახულებიდან $C = E_S \cdot I_S$ ელექტრონვოლტბიტებში (ევბიტ) ან ევბიტ/ატომებში. ამან მისცა საშუალება ავტორს გამოეყენებინა ა. სენტ-ჯორჯის ბიოპოტენციალების შკალა, როგორც საფუძველი ახალი „მიმთ შკალის“ წარმოსადგენად.

WORK IN LIVING SYSTEMS FROM THE POINT OF VIEW OF DUALISM OF ENERGY-INFORMATION AND CONSERVATION PRINCIPLE

M. A. KHVDELIDZE

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

S u m m a r y

It has been demonstrated that at the molecular level of living structures self-organization of relation energy value E_S , the structural information ($I_S = \text{mole} \cdot \text{bit}$) and molecule specific informational capacity values ($I_A = \text{bit/atom}$) are quite commensurable. Therefore using apparently non-linear relation of energy to information and Wiener self-organization theory, the author has connected self-organization and work notions by introducing the common definition self-organization of energyinformational work (SEIW), measured from $C = E_S \cdot I_S$ in electron-volt-bits or in evbit/atom. This has made it possible to make use of the well-known Szent-Gyrgy biopotential scale as a basis of a new common SEIW scale.

УДК 612.833.81.+591.51

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

О НЕКОТОРЫХ ПРИЧИНАХ РАЗВИТИЯ НЕВРОЗА У ДЕЛЬФИНОВ

М. А. Нуцубидзе

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 6.6.1975

В ряде работ [2—4], посвященных этологии морских млекопитающих, в частности дельфинов, отмечается, что от наземных млекопитающих дельфины отличаются своей высокой аналитико-синтетической деятельностью, выражающейся в быстром обучении, выработке сложных навыков, разнообразии и богатстве инструментальных реакций и т. д.

Сталкивание процессов возбуждения и торможения при осуществлении разнообразных поведенческих реакций дельфинов может привести к срыву высшей нервной деятельности и развитию невроза. Так, например, невроз у дельфинов описывается в работе Воронина и Козаровицкого [1]. Авторы старались выработать у дельфина дифференцировку на топ определенной высоты, при этом варьировалась частота посылки УЗ-сигнала. Кроме того, обучение усложнялось тем, что животное могло получить вознаграждение только после двенадцатикратного нажатия клювом на рычаг. Такая задача для дельфина оказалась сложной, и он впадал в невротическое состояние.

В предлагаемой работе описываются экспериментальные исследования, проведенные на черноморских дельфинах-афалинах с целью обнаружения некоторых причин развития невроза у этих животных. Нами установлены три момента, приводящие к срыву высшей нервной деятельности дельфинов:

Дельфин № 1 после выработки дифференцировки на УЗ-сигнал с частотами в 20 и 10 кгц посещал разные отсеки вольера и получал пищевое вознаграждение, затем перед ним была поставлена задача дискриминировать УЗ-сигналы с меньшей частотной разницей, как-то: 18 и 10, 14 и 10 кгц и т. д. Задача оказалась для дельфина непосильной, что привело к срыву высшей нервной деятельности животного. Сначала дельфин отсеки посещал ошибочно, а потом совсем перестал подплывать к ним на включение условных сигналов. Дельфин № 1 ранее отличался от других животных своим добрым нравом, никогда не отнимал у других пищу, не проявлял агрессивных реакций против сородичей. В состоянии же невроза он стал нападать на них, прогонял из вольера, быстро плавал кругами, бил по воде хвостом, выбрасывал из вольера разные предметы: подвешенные в воду шарик, резиновые круги, мячи, щепки и т. д. До развития невротического состояния его, по-видимому, не раздражало присутствие в вольере чайки, которая подбирала остатки пищи. В состоянии же срыва высшей нервной деятельности дельфин начал нападать на чайку и прогнал ее из вольера (эмоция ярости).

Перед дельфином № 2 стояла более сложная задача: при выработке условного рефлекса на УЗ-сигнал он получал вознаграждение только после четвертого включения ультразвука в 20 кгц. После 150 проб у дельфина проявились признаки срыва высшей нервной деятельности. Он стал подплывать к отсеку вольера не на четвертое включение сигнала, а на все включения. Зачастились и межсигнальные подплывания к месту подкармливания. Дельфин резкими движениями обливал экспериментатора водой, набирал воду в дыхало и фонтаном выпускал прямо на него, «обстреливал» экспериментатора предметами, находящимися в воде и т. д. Дельфин № 2 преследовал и сородичей, бил клювом в бока и прогонял их (эмоция ярости).

Дельфин № 3 по определенному стереотипу выполнял ряд инструментальных реакций: А — подбрасывал мяч в воздух и загонял его в определенный отсек вольера; Б — поочередно толкал стальные шарики, подвешенные в воду в разные отсеки вольера, В — 2—3 раза выпрыгивал из вольера; Г — вальсировал. В ответ на такую последовательность инструментальных реакций А—Б—В—Г он получал одну рыбу. Когда с целью очистки дельфина поместили в отдельный бассейн, то, находясь в отдалении от других животных, он не мог «общаться» с ними коммуникационными сигналами. В результате у дельфина № 3 произошел срыв высшей нервной деятельности, выразившейся в нарушении прежней последовательности выполнения инструментальных реакций. Дельфин все время двигался, подплывал ко всем уголкам вольера, время от времени выполняя какой-либо фрагмент прежнего стереотипа. Затем подплывал к углу бассейна, близкому к другим вольерам, уткнувшись клювом в сетку, издавал сигналы бедствия.

Таким образом, невротическое состояние у каждого животного имело свои индивидуальные особенности: у дельфинов № 1 и 2 при неврозе повышалась эмоциональная реакция ярости, а дельфин № 3 издавал сигналы бедствия.

Выведение животных из невротического состояния требовало определенного цикла воздействий, заключавшегося в устранении причин, вызывающих это состояние. Так например, дельфин № 3 был переведен в свой старый вольер. В тот же день стали заметны признаки восстановления последовательности инструментальных реакций. Вмешательство экспериментатора в виде знака рукой, поощрения рыбой и т. д. после 50 сочетаний привело к полному восстановлению прежнего стереотипа.

Для выведения из невротического состояния перед дельфином № 2 вместо прежней сложной задачи была поставлена более легкая: он должен был подплывать к отсеку вольера после двукратного включения тона. Решив эту задачу после 74 сочетаний, впоследствии дельфин № 2 выполнял ее безошибочно. Затем стала возможной выработка условного рефлекса на трехкратное включение условного сигнала.

Из вышеизложенного видно, что дельфины при постановке задач требуют особого подхода. Эффективное решение задач возможно лишь при условии их постепенного усложнения. Экологическая особенность этого вида морских млекопитающих (стадный образ жизни) требует нахождения животного в «коллективе» сородичей. Изоляция дельфина от других животных приведет к срыву его высшей нервной деятельности.

В результате исследований было установлено, что развитию невроза у дельфинов способствует выработка дифференцировки на УЗ-сигналы с маленькой частотной разницей (4 кгц), выработка условного рефлекса «на счет» свыше 2-кратного условного раздражителя и изоляция дельфина от сородичей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воронин Л. Г., Козаровицкий Л. Б. Журн. высш. перв. деят., 19, 2, 233—242, 1969.
2. Воронин Л. Г., Козаровицкий Л. Б., Стародубцев Ю. Д. Морф., физиол. и акустика морских млекопитающих, «Наука», М., 99—108, 1974.
3. Herman Louis M., Gordon Yuidith A. J. Exptl. Anal. Behav., 21, 1, 19—26, 1974.
4. Pryoz Kazen W. Naturwissenschaften, 60, 412—420, 1973.

დელფინთა ნევროზების გამომწვევი წიგნიეროტი მიზეზების შესახებ

მ. ნუცუბიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ციბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ჩვენი ექსპერიმენტებით დადგინდა დელფინთა ნევროზის გამომწვევი სამი მიზეზი: საღისკრიმინაციო ბგერათა სიხშირეების შორის მცირე განსხვავება (4 კჰც); პირობითი მოძრაობითი კვების რეფლექსის გამომწვევა თვლაზე; პირობითი რეფლექსების სტერეოტიპის განხორციელება სხვა ცხოველთაგან იზოლაციის პირობებში. ნევროზის დროს პირობით-რეფლექსური ქცევა აღარ გამოვლინდება.

ნევროზთა გამომწვევება ინდივიდუალური ხასიათისაა (აგრესიული რეაქცია, პასიური თავდაცვის რეფლექსი, გამღიზიანებელთა მიმართ ინდიფერენტულობა და ა. შ.) და სხვადასხვა სიჩქარით გამოვლინდება სხვადასხვა დელფინებში. ნევროზის მდგომარეობიდან გამოყვანა შეიძლება ამოცანათა გამარტივებით და ცხოველის სხვა დელფინებთან მოთავსებით.

დელფინთა თავის ტვინში ავზნებისა და შეკავების პროცესთა დიდი ლაბილობის მიუხედავად, გარკვეულ პირობებში მათი დაძაბვა და შეჭახება ნევროზის გამოწვევის მიზეზი ხდება.

SOME CAUSES OF THE DEVELOPMENT OF NEUROSIS IN DOLPHINS.

M. A. NUTSUBIDZE

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

Summary

Three causes of the development of neurosis in dolphins have been established in our experiments. These are: a) a little difference (4 Khz) between the frequencies of conditional and discriminational signals; b) the elaboration of conditioned food reflex on counting (4th handling of conditional signal); c) acquisition of conditioned reflex stereotype under the conditions of the animal isolation from other dolphins.

In different dolphins neurosis is characterized by individuality both in outer display (aggressiveness, passive defensive reflex, indifference) and in the development rate.



The animal can recover from the neurotic state by means of simplification of the tasks and by placing it with other dolphins.

The overstrain and clash of excitation and inhibition neural processes appear to be the neurophysiological basis of the development of neurosis in dolphins.

УДК 612.015.3:613.64

СОСТОЯНИЕ ОБМЕНА ЭЛЕКТРОЛИТОВ (НАТРИЯ И КАЛИЯ) У РАБОЧИХ, НАХОДЯЩИХСЯ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ СРЕДЫ

Х. К. Саввиди

*Институт гигиены труда и профзаболеваний, Тбилиси, Руставская городская
поликлиника № 1*

Поступила в редакцию 30.5.1975

У рабочих горячих цехов при высокой температуре производственной среды и интенсивном физическом напряжении имеют место значительные потери воды экстраренальным путем, что ведет к нарушению водно-солевого обмена [1—5].

Изучалось состояние обмена натрия и калия у 60 рабочих мартеновского и трубопрокатного цехов Руставского металлургического завода (основная группа) и 20 рабочих ремонтно-механического цеха этого же завода (контрольная группа).

Условия труда рабочих основной группы характеризуются нагревающим микроклиматом и значительным физическим напряжением при выполнении отдельных трудовых операций.

В течение года при наружной температуре воздуха от -3 до $+38^{\circ}\text{C}$ температура воздуха рабочей зоны сталеваров и вальцовщиков колеблется в среднем от $+37$ до $+44^{\circ}\text{C}$ (пределы температурных колебаний достигают больших величин).

Обследованные лица основной группы были представлены сталеварами (24 рабочих) и вальцовщиками (36 рабочих) агрегата «140»; все обследованные — мужчины: в возрасте от 20 до 30 лет — 1 (1,6%), от 31 до 40 — 22 (36,6%) и от 41 до 50 лет — 37 (61,6%) со стажем от 1 до 5 лет — 5 рабочих (8,3%), от 6 до 10 — 8 (13,3%), от 11 до 20 — 32 (53,3%) и свыше 20 лет — 15 (25%) человек. Лица контрольной группы были представлены также только мужчинами, имеющими примерно такую же степень физической нагрузки и те же показатели возраста и стажа, что и рабочие основной группы. Исследования проводились в нерабочее время (выходной день).

Содержание натрия и калия в сыворотке крови и моче определяли методом пламенной фотометрии.

Результаты полученных данных приведены в таблице, из данных которой видно, что содержание натрия и калия в крови и моче у рабочих основной группы значительно отличается от контроля.

Содержание натрия в крови у рабочих горячих цехов колеблется в широких пределах — от 77,6 до 150,8 мэкв/л, составляя в среднем $122,39 \pm 3,70$ мэкв/л, т. е. значительно ниже, чем у лиц контрольной группы ($P < 0,001$).

Уровень натрия в моче у рабочих горячих профессий колебался от 61 до 177 мэкв/л (в среднем $127,17 \pm 4,67$ мэкв/л), в контрольной группе — от 133 до 150 мэкв/л (в среднем $144,4 \pm 1,04$ мэкв/л), $P < 0,001$.

Содержание калия оказалось отчетливо повышенным в крови у лиц основной группы, у рабочих же контрольной группы оно колебалось в физиологических пределах.

Таблица

Результаты изучения обмена натрия и калия у рабочих горячих цехов

Содержание электролитов (натрия и калия) в крови и моче	Основная группа			Контрольная группа			P
	количество обследован.	пределы колебаний	$M \pm m$	количество обследован.	пределы колебаний	$M \pm m$	
Натрий в крови, мэкв/л	60	77,6—150,8	$122,39 \pm 3,70$	20	130—149	$142,0 \pm 1,00$	$< 0,001$
Натрий в моче, мэкв/л	"	61—177	$127,17 \pm 4,67$	"	133—150	$144,4 \pm 1,04$	"
Калий в крови, мэкв/л	"	3,0—7,2	$5,74 \pm 0,15$	"	3,3—5,0	$4,42 \pm 0,12$	"
Калий в моче, мэкв/л	"	12,0—35,0	$23,10 \pm 1,20$	"	26—39	$33,25 \pm 0,06$	"
Натрий/калий коэффициент в моче	"	1,2—6,5	$3,43 \pm 0,19$	"	2,1—2,6	$2,46 \pm 0,03$	"
Суточная потеря натрия, г	"	1,6—8,7	$3,83 \pm 0,27$	исследования не проводились			
Суточная потеря калия, г	"	0,4—2,3	$1,04 \pm 0,08$				

Уровень калия в крови у рабочих основной группы колебался от 3,0 до 7,0 мэкв/л (в среднем $5,74 \pm 0,15$ мэкв/л), в контрольной группе — от 3,3 до 5,0 мэкв/л (в среднем $4,42 \pm 0,12$ мэкв/л), $P < 0,001$.

Уровень калия в моче у рабочих горячих профессий был заметно снижен и колебался в пределах от 12,0 до 35,0 мэкв/л (в среднем $23,10 \pm 1,20$ мэкв/л), при $33,25 \pm 0,06$ мэкв/л в контроле ($P < 0,001$).

Натрий/калиевый коэффициент оказался отчетливо повышенным у рабочих основной группы — $3,43 \pm 0,19$ мэкв/л и нормальным в контроле ($P < 0,001$).

Суточная потеря натрия в моче у рабочих основной группы колебалась от 1,6 до 8,7 г (в среднем $3,87 \pm 0,27$ г), а суточная потеря калия — от 0,4 до 2,3 г (в среднем $1,04 \pm 0,08$ г).

Полученные данные свидетельствуют о том, что у рабочих горячих цехов нарушение водно-солевого обмена выражается в развитии гипонатриемии и гиперкалиемии, уменьшении почечной экскреции калия при относительном сохранении натриуреза.

Заметной разницы в содержании натрия в крови и моче среди вальцовщиков и сталеваров обнаружить не удалось. Не установлено заметной разницы и в выделении калия с мочой у обследованных рабочих основной группы. Уровень же калия в крови у вальцовщиков оказался выше по сравнению с таковым у сталеваров ($P < 0,001$).

При анализе изученных показателей в зависимости от возраста и стажа оказалось, что содержание натрия в крови обнаруживает тенденцию к снижению, а калия, наоборот, к нарастанию по мере увеличения возраста и стажа работы (см. рисунок).

Наряду с гипонатриемией и гиперкалиемией, прогрессивно нарастающих по мере увеличения возраста и стажа работы в горячих цех-

хах, выявлена также тенденция к гипонатриурезу и гипокалиурезу, усиливающаяся при нарастании возраста и стажа.

Так, если при стаже от 1 до 5 лет содержание натрия в сыворотке крови составляло $140,42 \pm 3,43$, то при стаже свыше 20 лет оно снизилось до $109,35 \pm 3,63$ мэкв/л ($P < 0,001$); натриурез при стаже от 1 до 5 лет — $123,40 \pm 5,13$ мэкв/л, свыше 20 лет — $106,8 \pm 4,86$ ($P < 0,001$).

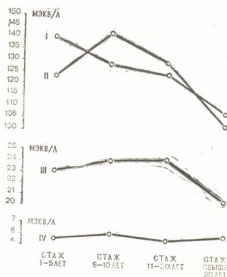


Рис. 1. Содержание электролитов (натрия и калия) в сыворотке крови в зависимости от стажа работы в горячих цехах. I—содержание натрия в сыворотке крови, II—экскреция натрия с мочой, III—экскреция калия с мочой, IV—содержание калия в сыворотке крови

но заключить, что у рабочих горячих цехов наблюдаются нарушения электролитного обмена (натрия и калия), состоящие в развитии гипонатриемии и гиперкалиемии, уменьшении почечной экскреции калия при относительно сохраненном натриурезе. Нарушение обмена натрия и калия у рабочих, находящихся под систематическим и длительным воздействием высокой температуры производственной среды, следует объяснить усиленной экстраренальной потерей воды и связанной с этим функциональной недостаточностью почек.

ЛИТЕРАТУРА

1. Курашвили М. Е. Сб. тр. НИИ гигиены труда и проф. заболеваний Минздрава ГССР, X, Тбилиси, 23—30, 1966.
2. Кравчинский Б. Д. Физиология водно-солевого обмена. Л., 1963.
3. Профессиональные болезни, «Медицина», М., 1973, 555—558.
4. Belding H. S., Hertig B. A. J. Appl. Physiol., 17, № 1, 103—106, 1962.
5. Schwarz H. G. Arbeitsmed. Sozialmed. Arbeitshyg., I, 10, 354—360, 1966.



ულექტროლიტიზმის ცვლის მდგომარეობა (ნატრიუმი და კალიუმი) მუშებში, რომლებიც იმყოფებიან წარმოებაში მაღალი ტემპერატურის მოქმედების ქვეშ

ხ სავიდი

შრომის პიეგენის და პროფდაავადებათა ინსტიტუტი, თბილისი, ქ. რუსთავის № I პოლიკლინიკა

რ ე ზ ი უ მ ე

მუშები, რომლებიც ეწევიან ფიზიკურ შრომას მაღალი ტემპერატურისა და ინტენსიური გამოსხივების გავლენის ქვეშ, მნიშვნელოვანი რაოდენობით კარგავენ წყალს. რაც იწვევს წყლისა და მინერალურ ნივთიერებათა ცვლის დარღვევას.

ჩვენ შევისწავლეთ 60 მუშის ნატრიუმისა და კალიუმის ცვლა რუსთავის მეტალურგიული ქარხნის მარტენისა და მილსაგლინავ საამქროებში (ძირითადი ჯგუფი) და 20 მუშის—ამავე ქარხნის სარემონტო-მექანიკურ საამქროში (საკონტროლო ჯგუფი).

ძირითადი ჯგუფის მუშების სამუშაო პირობები ცალკეული სამუშაო ოპერაციების შესრულების დროს ხასიათდებოდა ცხელი მიკროკლიმატითა (37-დან 44°-მდე) და მნიშვნელოვანი ფიზიკური დაძაბულობით. ტემპერატურის მერყეობის საზღვრები აღწევს დიდ ციფრებს.

დადასტურდა, რომ ცხელი საამქროს მუშებს სისხლში აღენიშნებოდათ ნატრიუმის მკვეთრი დაქვეითება, კალიუმის მომატების ფონზე და ამ უკანასკნელის დაბალი დონე შარდში.

ნატრიუმისა და კალიუმის ცვლის მომლა იმ პირობებში, რომლებიც ხანგრძლივად იმყოფებიან მაღალი ტემპერატურის ზემოქმედების ქვეშ, საწარმოს პირობებში, აიხსნება წყლის და მისი მინერალური ნაწილების ექსტრარენალური დაკარგვით და ამასთან დაკავშირებით თირკმლის ფუნქციონალური უკმარისობით.

ELECTROLYTIC METABOLISM (SODIUM AND POTASSIUM) IN WORKERS UNDER THE INFLUENCE OF HIGH AMBIENT TEMPERATURE

H. K. SAVVIDI

Institute of Work Hygiene and Professional Diseases, Tbilisi, Rustavi City Policlinic No. 1

S u m m a r y

Workers of hot shops under high ambient working temperature and intensive physical strain show a considerable water loss in the extrarenal way leading to the disturbances of water-mineral metabolism.

Sodium and potassium metabolism has been studied in 60 workers from open-hearth and tube-rolling shops of the Rustavi Metallurgical Works (main group) and 20 workers from the mechanical repair shop (control group).

Working conditions of those from the main group are characterized by a heating microclimate (from 37 to 44°C) and considerable physical strain.

Sodium and potassium content in blood and urine in the main group was shown to differ considerably from that in the control group.



In the hot shop workers a marked decrease of sodium content was observed, with accumulation of potassium in blood and low urine potassium level, which testifies to the occurrence of disturbances in mineral metabolism.

Intensive extrarenal water loss by means of sweating, its mineral composition and renal insufficiency account for the above-mentioned disturbances.

ХРОНИКА

IV ЕЖЕГОДНОЕ ЗАСЕДАНИЕ МЕЖДУНАРОДНОЙ
ОРГАНИЗАЦИИ «ИНТЕРМОЗГ»

«ИНТЕРМОЗГ» — международная организация, объединяющая нейрофизиологов, нейрохимиков, нейроморфологов и нейрофармакологов академий социалистических стран. Цель ее — всестороннее изучение механизмов деятельности мозга усилиями ученых дружественных стран социалистического лагеря. Ежегодно проводятся заседания проблемной комиссии данной организации «Нейрофизиология и высшая нервная деятельность». С 22 по 24 мая 1975 г. в городе Печ (Венгерская Народная Республика) состоялось очередное, четвертое, заседание. В нем приняли участие представители академий Болгарии, Венгрии, Германской Демократической Республики, Кубы, Польши, СССР, Чехословакии. Делегация АН СССР была представлена академиком В. Н. Черниговским, чл.-корр. АН СССР Э. А. Асратяном (председатель комиссии «Интермозг»), чл.-корр. АН УССР Ф. Н. Серковым, проф. П. В. Симоновым (секретарь комиссии «Интермозг») и чл.-корр. АН ГССР Т. Н. Оиани. Участников заседаний приветствовал директор Физиологического института Печского университета академик Калъман Лишак. Председательствовал на заседании чл.-корр. АН СССР проф. Э. А. Асратян. На повестке дня заседания стояли следующие вопросы:

1. Отчеты кураторов отдельных тем о результатах сотрудничества между учеными социалистических стран за 1974—1975 гг.
2. Обсуждение плана на 1976 год (тематический план, план совместных работ и план научных и научно-организационных мероприятий).
3. Обсуждение перспективного плана сотрудничества на пятилетний срок с 1976 по 1980 гг.

После выступления кураторов отдельных тем о результатах сотрудничества за 1974—1975 гг. особое внимание было уделено обсуждению перспективного плана сотрудничества на 1976—1980 гг. Согласно этому плану, в ближайшие пять лет работа будет проводиться по 10 основным темам, охватывающим наиболее важные аспекты изучения деятельности головного мозга: 1. Функциональные свойства нейронов и принципы их объединения в нервный центр; 2. Спинальная и супраспинальная регуляция соматических и висцеральных функций организма; 3. Нейрофизиологические основы деятельности сенсорных систем и перцепции; 4. Нейрофизиологические основы образования, функционирования и торможения условных рефлексов; 5. Механизмы памяти; 6. Интегративная деятельность большого мозга; 7. Нервные и нервно-гуморальные факторы регуляции мотивации и поведения; 8. Экспериментальные неврозы; 9. Фармакологический анализ нервной деятельности, механизмы действия нейротропных лекарственных средств и 10. Нейрокибернетические аспекты изучения высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Каждая из этих тем имеет своего куратора и главное учреждение, организующее разработку проблемы. Институт физиологии АН ГССР до 1975 г. не был вовлечен в данную программу в качестве ведущего учреждения. На IV заседании секретарем организации «Интермозг» проф. П. В. Симоновым и председателем Э. А. Асратяном было внесено предложение о включении Института физиологии АН Грузинской ССР в качестве учреждения по разработке проблемы «Нервные и нервно-гуморальные факторы регуляции мотивации и поведения». Предложение было единодушно принято всеми членами комиссии. Следует отметить, что отдельные лаборатории нашего института являются, помимо этой проблемы,



участниками разработки и других тем. Так, например, лаборатория нейрохимии водная акад. АН ГССР П. А. КOMETИани, участвует в изучении механизмов памяти, а лаборатория общей физиологии коры головного мозга, руководимая чл.-корр. АН СССР, проф. А. И. Ройтбаком, в разработке темы «Функциональные свойства нейронов и принципы их объединения в нервный центр».

На заседании комиссии был обсужден и утвержден также план важнейших мероприятий из 1976 — 1980 гг. Предусматривается созыв ряда международных конференций и симпозиумов по различным проблемам науки о мозге: конференция по нейрокибернетике (г. Ростов-на-Дону, СССР, 1976 г.), симпозиумы «Нейробиологические аспекты памяти», (г. Магдебург, ГДР, 1976 г.), «Нервные механизмы боли» (г. Смоленце, ЧССР, 1976 г.), «Холинэргические синапсы», «Мозг и поведение» (Дилижан, СССР, 1977 г.) и др.

Ежегодному заседанию проблемной комиссии «Нейрофизиология и высшая нервная деятельность» обычно предшествует симпозиум по определенной проблеме из вышеуказанной тематики. Перед четвертым заседанием был созван международный симпозиум, на котором рассматривались нервные и нервно-гуморальные факторы регуляции мотивации и поведения. Организатором симпозиума был Физиологический институт Печского университета, а председателем Оргкомитета — академик К. Лишак. Симпозиум, работа которого продолжалась с 20 по 22 мая, был организован на высоком научном уровне, а созданные условия благоприятствовали плодотворному обсуждению докладов. На 4 заседаниях были заслушаны и обсуждены более 10 докладов, которые касались наиболее актуальных вопросов современной нейрофизиологии поведения. Все доклады вызвали большой интерес и подверглись острой дискуссии. На меня особое впечатление произвели доклады проф. Граштыана из Венгрии «Некоторые проблемы мотивации и вознаграждения», чл.-корр. АН СССР Э. А. Асратяна из Москвы «Некоторые проблемы мотивации в свете учения Павлова», проф. П. В. Симонова из Москвы «Нейрофизиология положительных и отрицательных эмоциональных состояний», В. Виклицкого из Праги «Динамика ионов калия при возбуждении нервной клетки», Г. Матиса из Магдебург (ГДР) «Изучение нейрохимических коррелятов обучения». Мой доклад по теме «Условные эмоциональные реакции на электрическое раздражение лимбических структур», заслушанный 20 мая на утреннем заседании, вызвал определенный интерес участников симпозиума, о чем можно было судить по вопросам и выступлениям коллег.

24 мая были подписаны все основные документы по дальнейшему развитию сотрудничества ученых социалистических стран, изучающих механизмы деятельности мозга. Нет сомнения, что намеченная программа послужит дальнейшему улучшению сотрудничества и успешному изучению нейрофизиологических, нейрохимических и нейроморфологических механизмов поведения и что Институт физиологии АН Грузинской ССР будет плодотворно участвовать в этом благородном деле.

Т. Н. ОНИАНИ

Технический редактор Н. А. Онанова

Корректор Г. Н. Дугладзе

Сдано в набор 3.7.1975; подписано к печати 3.9.1975; формат бумаги 70×108¹/₁₆; бумага № 1; печатных л. 7,35; уч.-изд. л. 6,32; УЭ 11615; Тираж 1000; Заказ 2392; Цена 70 коп.

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

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

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

1. В журнале печатаются не опубликованные в других изданиях, завершённые, оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утверждённому редколлегией разделам биологии (см. стр. 2 обложки), обзорные статьи, написанные по заказу редколлегии, а также краткие сообщения и рецензии. Периодически в журнале будет помещаться краткая хроника о проведённых в республике 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 английском языке (не более 6 строк)—до 4 страниц машинописи. Краткие сообщения можно иллюстрировать 1—2 рисунками.

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

3. **Рукопись** (в двух экземплярах) должна быть тщательно проверена, иметь направление учреждения, решение Ученого совета (кафедры, отдела, лаборатории) о целесообразности ее публикации и заключение экспертной комиссии. На первой странице слева приводятся индексы статьи (УДК) по таблицам Универсальной десятичной классификации, справа — раздел биологии, затем название статьи, инициалы и 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 фамилия авторов, домашний и служебный адреса, телефоны.

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

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

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

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

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

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

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

12. Авторы получают бесплатно 25 отдельных оттисков.

Утверждено Президиумом Академии наук ГССР 14.II.1974 г.

612/188



Цена 70 коп.

Индекс 76204