

BIOLOGICAL SERIES

1979

ISSN 0013-788X-16  
საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

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

ბიოლოგიის  
სერია  
СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1979 N 5

თბილისი  
ТБИЛИСИ  
TBILISI

ჰმანი  
TOM  
VOL.

5

СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ,  
ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

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

# ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

16319

ტომი 5, № 5  
Том

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

სარედაქციო კოლეგია:

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

ლ. გაბუნია, ს. ღურშიშიძე, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, ი. თუმაჩანოვი,  
გ. კანდელაკი, ნ. კეცხოველი, კ. ნადარეიშვილი პ. ქომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,  
ნ. ძიძიშვილი, თ. ქანიშვილი, შ. ქანიშვილი, ნ. ჭავჭავაძე  
პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

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

Ответственный секретарь С. Р. Лабадзе

#### EDITORIAL BOARD:

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

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

Executive Secretary S. R. Labadze

© Известия АН ГССР  
Серия биологическая, 1979

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

Сдано в набор 22.6.1979; Подписано к печати 22.10.1979; Формат бумаги  
70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>; Бумага № 1; Печатных л. 8,40; Уч.-издат. л. 7,17;  
УЭ 08880; Тираж 1100; Заказ 2296  
Цена 70 коп.

---

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

---

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

СОДЕРЖАНИЕ — შიგთავსი — CONTENTS

Д. С. Дanelija, Д. В. Gogiashvili. Два типа холинорецепторов сердечной мышцы улитки и даწეღია, დ. გოგიაშვილი. ლოკოინის გულის კუნთას ქოლინორეცეპტორთა ორი ტიპი	389
D. S. Danelija, D. V. Gogiashvili. Two types of cholinoreceptors in the snail cardiac muscle	
И. Ф. Минеев, Э. И. Гершкович. Суммарная суточная длительность систолы и естественная продолжительность жизни млекопитающих и птиц ი. მინეევი, ე. გერშეკოვიჩი. სისტოლის სუმარული სადღეღამისო და ბუნებრივი სიცოცხლის ხანგრძლივობა ძუძუმწოვრებსა და ფრინველებში	396
I. F. Mineev, E. I. Gershkovitch. Total diurnal duration of systole and natural life length in birds and mammals	
И. В. Барамидзе. Морфология лимфатических узлов у морских свинок, зараженных вирулентным штаммом <i>Brucella melitensis</i> 228 ი. ბარამიძე. ვირულენტური შტამით <i>Brucella melitensis</i> 228-ით დასნებოვანებულ ზღვის გოჭების ლიმფური კვანძების მორფოლოგია ექსპერამენტული ბრუცელოზის დროს	400
I. V. Baramidze. Morphology of lymph nodes in experimental brucellosis of guinea pigs infected by virulent strain <i>Brucella melitensis</i> 228	
О. Ш. Гогниашвили, Л. Волдрих, Л. Улеглова. Морфологическое исследование кортиева органа морских свинок после воздействия интенсивными шумами ო. გოგნიაშვილი, ლ. ვოლდრიხი, ლ. ულეგლოვა. ზღვის გოჭის კორტიის ორგანოს მორფოლოგიური გამოკვლევა ინტენსიური ხმაურით მოქმედების შემდეგ	407
O. Sh. Gogniashvili, L. Voldrich, L. Ulehlova. Morphological study of guinea pigs' organ of corti after stimulation by intensive noise	
Ц. Я. Жгенти. Количественное цитохимическое изучение влияния антибиотика пурамицина на белок-синтезирующую активность рибосом фибробластов куриных зародышей ც. ჯენტეი. ანტიბიოტიკ პურამიციინის გავლენის რაოდენობრივი ციტოქიმიური შესწავლა ქათმის ჩანასახების ფიბრობლასტების რიბოსომების ცილის მასინთეზირებელ აქტივობაზე	413
Ts. J. Zhgenti. Quantitative cytochemical studies on the effect of antibiotic puromycin on protein-synthesizing ribosome activity of the hen embryo fibroblasts	
Л. М. Шабад, Н. И. Голубь. Использование метода органного культивирования для изучения трансплацентарного действия канцерогенов ლ. შაბადი, ნ. გოლუბი. ორგანული კულტივირების მეთოდის გამოყენება კანცეროგენების ტრანსპლაცენტური შემოქმედების შესწავლაში	420
L. M. Shabad, N. I. Golub. The use of organ culture to study the transplacental action of carcinogens	
О. Н. Гудушаури, Т. С. Кереселидзе, Л. Р. Гонгадзе, Н. Н. Качарава, В. М. Тогоидзе. К патогенезу дистрофически-деструктивных заболеваний опорно-двигательного аппарата ო. ლუღუშაური, თ. კერესელიძე, ლ. გონგაძე, ნ. კაქარაძე, ბ. ტოგონიძე. საყრდენ-მამოძრავებელი აპარატის დისტროფულ-დესტრუქციული დაავადების პათოგენეზისათვის	426
O. N. Gudushauri, T. S. Kereselidze, L. R. Gognadze, N. N. Kacharava, V. M. Tognidze. Pathogenesis of dystrophic-destructive diseases of the supporting-motive apparatus	
М. В. Столяров. Особенности динамики биомассы группировок прямокрылых ( <i>Orthoptera</i> ) степей и полупустынь Иорского плоскогорья в Закавказье	431

საქართველოს საბ. სსრ  
ბიოლოგიური ინსტიტუტი

- მ. სტოლიაროვი. შირაქის ველისა და ელდარის ნახევარუდაბნოს სწორფორმისა  
ჯგუფების ბიომასის დინამიკა
- M. V. Stolyarov. Biomass dynamics of the Orthopteran assemblages of the  
highland, Transcaucasus
- Н. И. Шатилова. Пыльца рода *Symplocos* Jacq. из неогеновых и плей-  
стоценовых отложений Западной Грузии
- ნ. შათილოვა. გვარ *Symplocos* Jacq.-ის მტვერი დასავლეთ საქართველოს ნეო-  
გენურ და პლეისტოცენურ ნალექებში
- I. I. Shatilova. The pollen from the Neogene and Pleistocene deposits of Western  
Georgia
- Н. Ш. Мchedlishvili. Новые данные о роде *Tsuga* Carr. из чзудин-  
ского горизонта Западной Грузии
- ნ. შკედლიშვილი. ახალი მონაცემები გვარ *Tsuga* Carr. შესახებ დასავლეთ  
საქართველოს ჩაუღებელი პარიზონტიდან
- N. Sh. Mchedlishvili. New data on the genus *Tsuga* Carr. from the tschaudian  
horizon of Western Georgia
- Г. Б. Талалаева, Т. Ш. Имнадзе, Л. А. Покровская. Биохимические  
и серологические свойства культур *Bac thuringiensis*, выделенных  
из разных видов насекомых — фитофагов Грузии
- გ. ბ. ტალაევა, თ. იმნაძე, ლ. პოკროვსკაია. საქართველოში გავრცელებული  
ზოგიერთი ფიტოფაგიდან გამოყოფილი *Bac thuringiensis* ჯგუფის ბაქ-  
ტერიების ბიოქიმიური და სეროლოგიური თვისებები
- G. B. Talalaya, T. Sh. Imnadze, L. A. Pokrovskaya. Biochemical and  
serological signs of culture *Bac. thuringiensis* isolated from some insect  
phytophages in Georgia
- И. Г. Чиракадзе. Изучение роли различных бактериофагов в изменении  
лизотипических реакций у *S. typhimurium*
- ი. გ. ჭირაკაძე. სხვადასხვა ბაქტერიოფაგის როლის შესწავლა *S. typhimurium*-ის  
ლიზოტიპური რეაქციების ცვლილებებში
- I. G. Chirakadze. Study of the role of different bacteriophages in lysotypic  
reaction alteration in *Salmonella typhimurium*
- А. Р. Егиазарова. Термодинамические параметры поверхностной денатура-  
ции сывороточного альбумина
- ა. რ. ეგიაზაროვა. შირატის ალბუმინის ზედაპირული დენატურაციის თერმოდინამი-  
კური პარამეტრები
- A. R. Egiazarova. Thermodynamic parameters of surface denaturation of serum  
albumin
- М. Г. Жвания. Особенности организации горизонтальных проводников зри-  
тельной проекционной зоны больших полушарий кошки (светооптиче-  
ское и электронно-микроскопическое исследование)
- მ. გვანია. კატის თავის ტვინის ჭერქის მხედველობითი პროექციული ზონის პორი-  
ზონტული აფერენტების ორგანიზაციის ზოგიერთი თავისებურება
- M. G. Zhvania. Some peculiarities of the organization of horizontal afferents in  
the cat's visual projection area

440

448

455

460

468

477

УДК 577.17:612.17:594.3

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ДВА ТИПА ХОЛИНОРЕЦЕПТОРОВ СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ УЛИТКИ

Д. С. Данелиа, Д. В. Гогиашвили

Институт кибернетики АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 18.5.1978

Исследовалось влияние ацетилхолина (АХ), холиномиметиков метилфурметида (МФМ), ареколина, пилокарпина, тетраметиламмония (ТМА), никотина, полинолитиков атропина, скополамина, платифиллина, метацина, d-тубокурарина (d-ТК), гексаметония (С-6) на сокращения предсердия и желудочка улитки.

Все холиномиметики, за исключением пилокарпина, вызывали отрицательный инотропный эффект. В производстве хронотропного эффекта наблюдалась четкая разница между мускарино- и никотиномиметиками — МФМ и ареколин урежали, а ТМА и никотин учащали ритм сердечных сокращений. Ни один из холинолитиков не блокировал действие АХ, d-ТК сенситизировал мышцу к АХ.

Делается вывод о наличии на мышечных клетках сердца улитки как мускариновых, так и никотиновых холинорецепторов.

Многочисленные исследования, посвященные фармакологии беспозвоночных, указывают, что у моллюсков одним из кардиорегуляторных нейротрансмиттеров является АХ. На сердце большинства исследованных видов моллюсков АХ действует так же, как на сердце позвоночных, т. е. вызывает отрицательные ино- и хронотропные эффекты [4, 5, 10]. Однако при исследовании влияний агонистов и антагонистов АХ получены противоречивые результаты. По некоторым данным никотин не оказывает специфического холиномиметического действия, в то время как d-ТК блокирует эффект АХ, мускарин же имитирует действие АХ, не блокируемое атропином. По другим данным, холинорецепторы (ХР) сердца являются «никотиновыми» (N-ХР), но эффект АХ блокируется не d-ТК, блокатором N-ХР позвоночных, а бензохионием [6, 12].

Целью настоящей работы было определение типа ХР сердца улитки.

### МЕТОДИКА

В опытах использовался препарат изолированного сердца осеиних бодрствующих брюхоногих моллюсков *Helix lucorum*. Методика регистрации сокращений предсердия и желудочка подробно описана в предыдущей работе [1]. Препарат омывался раствором Рингера — NaCl 50 мМ; KCl 1,5 мМ; CaCl<sub>2</sub> 4 мМ; MgCl<sub>2</sub> 8 мМ; NaHCO<sub>3</sub> до pH 7,5. На этом растворе приготавливались и все используемые в опытах вещества — ацетилхолинхлорид, никотин, тетраметиламмоний, метилфурметидиодид, ареколинбромгидрат, пилокарпин, d-тубокурарин, гексаметоний, атропин, скополаминбромгидрат, платифиллин, метацин.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Инотропный эффект.** Все использованные холиномиметики, за исключением пилокарпина, уменьшали амплитуду сердечных сокращений.

Наблюдалась, однако, определенная разница между вызываемыми АХ и холиномиметиками. Отрицательный инотропный эффект АХ возникал сразу же после перфузии с последующим быстрым восстановлением амплитуды сокращений, не доходящим, однако, до исходной величины. Замена АХ раствором Рингера сразу же восстанавливала фоновую амплитуду (рис. 1 А, Д и 2 А). При применении холиномиметиков эффект развивался постепенно и сохранялся до отмывания. После отмывания фоновая амплитуда восстанавливалась также постепенно (рис. 1 и 2).

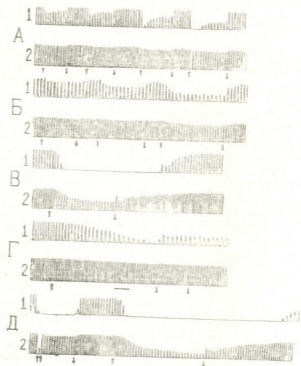


Рис. 1. Влияние АХ (А), МФМ (Б, В) и ареколина (Г) на сокращения предсердия (1) и желудочка (2). На этих и последующих механограммах: стрелка вверх — нанесение вещества, стрелка вниз — раствор Рингера, горизонтальная линия — 1 мин; концентрация вещества (г/мл) возрастает слева направо: А —  $6 \cdot 10^{-7}$ ,  $8 \cdot 10^{-7}$ ,  $1 \cdot 10^{-6}$ ,  $2 \cdot 10^{-6}$ ; Б —  $8 \cdot 10^{-7}$ ,  $1 \cdot 10^{-6}$ ,  $2 \cdot 10^{-6}$ ; В —  $6 \cdot 10^{-6}$ ; Г —  $2 \cdot 10^{-7}$ ; Д — АХ (две стрелки)  $6 \cdot 10^{-6}$ , МФМ  $8 \cdot 10^{-6}$

Сравнительный анализ влияний АХ и холиномиметиков на предсердие и желудочек показал определенное соответствие. Обычно порог чувствительности предсердия был более низким как к АХ, так и к холиномиметикам. В тех же случаях, когда предсердие было менее чувствительным к АХ, чем желудочек, оно оставалось менее чувствительным и к холиномиметикам.

В некоторых случаях МФМ в концентрации, продуцирующей на механограмме 100%-ный эффект, не вызывал полного прекращения сокращений. При визуальном контроле можно было наблюдать слабые колебания желудочка с сохранением ритма, однако при этом сердечная мышца развивала незначительную, но регистрируемую датчиком силу. Подобный эффект при применении ТМА и никотина не наблюдался.

Особо нужно отметить тоническое сокращение предсердия и желудочка, вызываемое ТМА и никотином (рис. 2 Б и В). Тоническое



сокращение сердечной мышцы имеет место и под влиянием АХ, однако для получения этого эффекта требуются дозы, в несколько раз

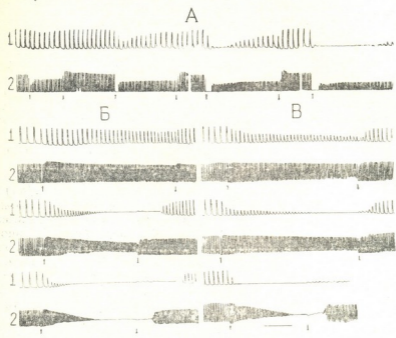


Рис. 2. Влияние АХ (А), ТМА (Б) и никотина (В) на сокращения сердца улитки: А —  $8 \cdot 10^{-7}$ ,  $1 \cdot 10^{-6}$ ,  $2 \cdot 10^{-6}$ ,  $4 \cdot 10^{-6}$ ; Б —  $1 \cdot 10^{-5}$ ,  $2 \cdot 10^{-5}$ ,  $4 \cdot 10^{-5}$ ; В —  $4 \cdot 10^{-5}$ ,  $6 \cdot 10^{-5}$ ,  $1 \cdot 10^{-4}$

вышающую дозу, прекращающую сердечную деятельность [1]. При применении таких концентраций АХ, ТМА и никотина, которые были равноэффективными для вызова отрицательного инотропного эффекта, тоническое сокращение развивалось только под влиянием ТМА и никотина. МФМ и ареколин тонического сокращения не вызвали.

**Хронотропный эффект.** Если в производстве инотропного эффекта наблюдалось сходство между М- и N-холинномиметиками, в вызове хро-

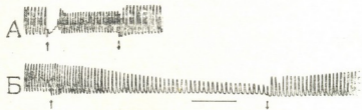


Рис. 3. Хронотропный эффект АХ (А) и МФМ (Б). Желудочек того же препарата, что и на рис. 2

нотропного эффекта прослеживалась четкая разница между двумя группами веществ. МФМ и ареколин вызвали урежение частоты сокращений (рис. 1Б, В и Г). Пилокарпин был неэффективен как в производстве отрицательного инотропного, так и отрицательного хронотропного эффектов. Урежение ритма, вызываемое околоторговыми концентрациями М-холинномиметиков, было выражено слабее хронотропного эффекта, вызываемого АХ. С увеличением концентрации М-холинномиметиков хронотропный эффект нарастал и становился равным эффекту, вызываемому АХ. Более того, при применении равно-

эффективных (для производства инотропного эффекта) концентраций АХ, МФМ и ареколина урежение ритма сокращений под влиянием АХ часто было выражено слабее, чем под влиянием холиномиметиков (рис. 1Д). На желудочке некоторых препаратов пороговые концентрации АХ вызывали заметный отрицательный хронотропный эффект, с увеличением же концентрации эффект нарастал в пределах первых двух сокращений и затем постепенно исчезал. С дальнейшим увеличением концентрации происходило выпадение первых сокращений, после чего сердечная деятельность восстанавливалась, но ритм был более частым по сравнению с фоном. И в этих случаях МФМ вызывал отрицательный хронотропный эффект при всех концентрациях (рис. 3).

В отличие от описанного действия МФМ и ареколина, ТМА и никотин вызывали положительный хронотропный эффект, возрастающий с увеличением концентрации (рис. 2Б и В).

**Влияние холинолитиков.** Все использованные нами холинолитики, а также пилокарпин, в больших концентрациях ( $10^{-4}$ — $10^{-3}$  г/мл) вызывали тоническое сокращение миокарда с одновременным положительным ино- и хронотропным эффектом (рис. 4). Эта неспецифическая активация сердечной мышцы улитки подобна недифференцированной чувствительности денервированных скелетных мышц позвоночных. При применении более низких концентраций ( $10^{-6}$ — $5 \cdot 10^{-5}$  г/мл) ни одно из этих веществ не проявляло холинолитического действия. Количественный анализ изменения отрицательного инотропного эффекта АХ и ТМА в присутствии С-6 и d-ТК показал смещение кривой зависимости «логарифм концентрации — эффект» влево от исходного уровня в сторону меньших значений АХ и ТМА. С увеличением концентрации блокатора это смещение также увеличивалось (рис. 5Б), и только при концентрациях, вызывающих неспецифическую активацию мышцы, проявлялось блокирующее действие, хотя наклон кривой зависимости «доза—эффект» не соответствовал контролю (рис. 5А). И в этих случаях несмотря на уменьшение инотропного эффекта, отрицательный хронотропный эффект не только не ослабевал, а наоборот, усиливался по сравнению с нормой (рис. 4).



Рис. 4. Действие АХ на желудочек в присутствии d-ТК

Применяемая в этой работе методика не дает прямых доказательств действия веществ на рецептивную поверхность мембран мышечных клеток. Решение вопроса затрудняется неэффективностью используемых блокаторов. Однако на основании тождественности влияния МФМ и ареколина, с одной стороны, и ТМА и никотина, с другой, соответствия в разнице чувствительности предсердия и желудочка к АХ и холиномиметикам, а также более крутого наклона кривых зависимости «концентрация — эффект» при нанесении АХ и холиномиметиков на предсердие (по сравнению с аналогичными кривыми для желудочка) мы предполагаем, что как мускариномиметики, так и никотиномиметики действуют на ХР. Неэффективность поликарпина можно объяснить более слабыми холиномиметическими свойствами этого вещества по сравнению с МФМ и ареколином.

Аналогичные данные были получены при регистрации сокращения эксплантатов миокарда куриных эмбрионов: МФМ и ареколин замедляли сокращения, суберилдихолин и никотин учащали [2]. Нужно отметить, однако, что атропин блокировал действия АХ, в наших же опы-

тах атропин был неэффективен. Неэффективен был и d-ТК, наоборот, создавалось впечатление, что d-ТК сенситизирует миокард к адреналиновой сенситизации в присутствии d-ТК наблюдалась и на мышце перитрактора глотки улитки *Helix aspersa* [9].

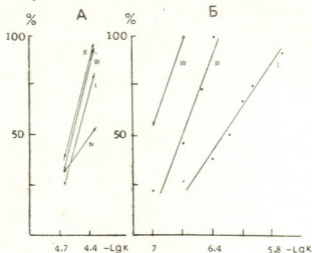


Рис. 5. Инотропный эффект ТМА (А) и АХ (Б) в присутствии С-6 и d-ТК. А—желудочек зимней улитки: I—ТМА, контроль, II—при d-ТК  $1 \cdot 10^{-6}$ ; III—при С-6  $1 \cdot 10^{-5}$ ; IV—при С-6  $3 \cdot 10^{-5}$ ; Б—предсердие весенней улитки: I—АХ, контроль, II—при d-ТК  $1 \cdot 10^{-6}$ , III—при d-ТК  $1 \cdot 10^{-5}$ . На оси абсцисс— отрицательный логарифм концентрации вещества, на оси ординат — эффект (в % от максимального)

Таким образом, мы предполагаем существование М-ХР и N-ХР на сердце улитки. Отрицательный хронотропный эффект является результатом действия АХ на М-ХР. Возможно, N-ХР обладает более высоким порогом или менее доступен для поверхностно перфузируемого раствора. Во всяком случае, при нанесении АХ активация N-ХР маскируется активацией М-ХР. Противоположные влияния никотиномиметиков и мускариномиметиков на хронотропный эффект указывают, что при действии этих веществ изменяется проницаемость мембраны для разных ионов.

Разнорецепторные системы для АХ обнаружены и на нейронах моллюсков [7, 11]. Эти ХР управляют проницаемостью мембраны для разных ионов: один — для натрия, другой — для калия, третий — для хлора [3, 8]. Поскольку такие ХР сосуществуют в одних и тех же синаптических образованиях, возникает вопрос о функциональной роли этих многорецепторных систем. Исследование этого вопроса приблизит нас к пониманию механизмов, лежащих в основе информационных процессов в нервной системе.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Данелия Д. С. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 3, 205—210, 1977.
2. Самвелян В. М., Джанполадян Е. Г. В кн.: Сравнительная фармакология синаптических рецепторов, «Наука», Л., 1977, 109—114.
3. Blankenship I. E., Wachtel H., Kandel E. R. J. Neurophysiol., 34, 76—92, 1971.
4. Cottrell G. A., Laverack M. S. Ann. Rev. Pharmacol., 8, 273—298, 1968.
5. Crescitelli F., Geissman T. A. Ann. Rev. Pharmacol., 2, 143—192, 1962.
6. Greenberg M. I. Comp. Biochem. Physiol., 33, 259—294, 1970.



7. Kandel E. R., Frazier W. T., Waziri R., Caggeshall E. R. J. Neurophysiol., 30, 1352—1376, 1967.  
 8. Kehoe I. S. J. Physiol., 225, 85—114, 1972.  
 9. Kjerkuš G. A., Leake L. D. Comp. Biochem. Physiol., 17, 623—633, 1966.  
 10. Krijgsman B. I., Divaris G. A. Biol. Rev., 30, 1—39, 1955.  
 11. Walker R. J., Hedges A. Comp. Biochem. Physiol., 23, 977—989, 1967.  
 12. Welsh J. H. Comp. gen. Pharmac., 2, 423—432, 1971.

ლოკოკინის გულის კუნთის ქოლინორეცეპტორთა ორი ტიპი

დ. დანელია, დ. გოგიაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილია აცეტილქოლინის, ქოლინომიმეტიკური ნივთიერებების მე-  
 თილფურმეტიდის, არეკოლინის, პილოკარპინის, ტეტრამეთილამონიუმისა და  
 ნიკოტინის და მათი ანტაგონისტების გავლენა ლოკოკინის (*Helix lucorum*)  
 წინაგულისა და პარკუჭის შეკუმშვაზე.

ყველა ქოლინომიმეტიკური ნივთიერება, პილოკარპინის გარდა იწვევდა  
 უარყოფით ინოტროპულ ეფექტს, ქრონოტროპული ეფექტის გამოწვევაში კი  
 შეიძინებოდა განსხვავება — მეთილფურმეტიდი და არეკოლინი აიშვიათებდნენ,  
 ხოლო ტეტრამეთილამონიუმი და ნიკოტინი ახშირებდნენ გულის შეკუმშვათა  
 რითმს. არც ერთ ანტაგონისტს არ შესწევდა უნარი შეესუსტებინა აცეტილ-  
 ქოლინის მოქმედება. პირიქით, *d*-ტუბოკურარინი ზრდიდა გულის მგრძობიან-  
 რობას აცეტილქოლინის მიმართ.

მიღებული შედეგების საფუძველზე ვასკენით, რომ ლოკოკინის გულის  
 კუნთს გააჩნია როგორც მუსკარინული, ისე ნიკოტინური ქოლინორეცეპ-  
 ტორები.

TWO TYPES OF CHOLINORECEPTORS IN THE SNAIL  
 CARDIAC MUSCLE

D. S. DANELIA, D. V. GOGIASHVILI

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

S u m m a r y

The effect of acetylcholine (Ach), cholinomimetics methylfurmetide (Mfm), arecoline, pilocarpine, tetramethylammonium (TMA), nicotine, choli-  
 nolytics—atropine, scopolamine, platyphyline, methacine, d-tubocurarine,  
 hexamethonium on the contraction of the auricle and ventricle of *Helix lucorum*  
 has been studied.

All cholinomimetics except pilocarpine induced a negative inotropic effect.  
 Distinct difference was observed between muscarine and nicotinomimetics in  
 the production of chronotropic effect. Mfm and arecoline decreased, while TMA  
 and nicotine increased the frequency of cardiac contractions. None of choli-  
 nolytics blocked the action of Ach. d-tubocurarine sensitized the muscle to  
 Ach.

A conclusion is made that both muscarine and nicotine cholinoreceptors  
 are present in the muscle of *Helix lucorum* heart.

УДК 612.171

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## СУММАРНАЯ СУТОЧНАЯ ДЛИТЕЛЬНОСТЬ СИСТОЛЫ И ЕСТЕСТВЕННАЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

И. Ф. Минеев, Э. И. Гершкович

*Тбилисский государственный медицинский институт, ЦНИЛ*

Поступила в редакцию 7.4.1978

Рассмотрены вопросы изучения режима работы четырехкамерного сердца в сравнительно-филогенетическом плане. В результате проведенных исследований высказано предположение, что наиболее тесную связь с естественной продолжительностью жизни вида проявляют показатели, прямо или косвенно характеризующие степень активности работы сердечно-сосудистой системы. Одним из таких показателей может быть суммарная суточная длительность систолы.

Естественная продолжительность жизни вида определяется его морфофункциональными особенностями. Так, известно, что с естественной продолжительностью жизни коррелируют скорость обмена и сроки жизни эритроцита, уровень основного и энергетического обмена и т. д. В то же время общее число оксигенаций эритроцита и сердечных сокращений (в течение всей жизни вида), электромеханический коэффициент, индекс напряжения миокарда, внутрисистолический показатель сохраняют постоянство, не завися от естественной продолжительности жизни вида и анатомо-физиологических особенностей [1, 3, 7].

Очевидно, изучение режима работы четырехкамерного сердца в сравнительно-филогенетическом плане позволит полнее выявить те закономерности, которые лежат в основе различной естественной продолжительности жизни вида.

Ранее было показано [4], что отношение общего электрического покоя к электрической диастоле (ТР/Д<sub>э</sub>) хорошо коррелирует с продолжительностью жизни в таком ряду млекопитающих, как белая мышь, белая крыса, морская свинка, кролик, кошка, собака, лошадь, человек. Однако в этом ряду прослеживалось и возрастание длительности сердечного цикла. Естественно, возникал вопрос не является ли корреляция отношения ТР/Д<sub>э</sub> с продолжительностью жизни вида лишь следствием увеличения длительности сердечного цикла.

Проверка этого предположения была проведена сравнением представителей трех отрядов млекопитающих — грызуны, хищные, непарнокопытные, и трех отрядов птиц — куриные, голубиные, гусеобразные (по литературным данным). Такое сопоставление показало, что отношение ТР/Д<sub>э</sub> как у млекопитающих, так и у птиц изменяется в зависимости от срока жизни (табл. 1). Например, у морской свинки и голубя частоты сердечных сокращений фактически совпадают, а отношения ТР/Д<sub>э</sub> соответственно равны 29 и 68%. В таком же соотношении у них находится и продолжительность жизни — 8 и 20 лет. Если

сравнить животных с одинаковой продолжительностью жизни, например собаку и голубя, то отношения  $TP/D_3$  у них практически совпадают (65 и 68%), в то время как частоты сердечных сокращений существенно отличаются (96 и 250 уд/мин).

С целью проверки найденного соответствия между длительностью жизни вида и значением отношения  $TP/D_3$ , возникла необходимость более детального изучения структуры сердечного сокращения у птиц.

Таблица 1  
Продолжительность жизни, частота сердечных сокращений и отношение  $TP/D_3$  у некоторых представителей класса млекопитающих и птиц

Вид животного	Продолжительность жизни (лет)	Ритм	$TP/D_3$ в %
Морская свинка	8	280	29
Собака	20	96	65
Лошадь	40	30	77
Куропатка	13	316	45
Голубь	20	250	68
Гусь	50—100	64—100	77

Это представляло интерес и потому, что птицы по своему образу жизни сильно отличаются от млекопитающих и вынуждены производить большую мышечную работу в связи с быстрым и частым преодолением

Таблица 2  
Зависимость некоторых относительных показателей от длительности жизни у птиц

Вид	С	$TP/C$	$TP/D_3$
Ж и в у щ и е д о 25 л е т			
Сорока	180	33	54
Домашняя утка	320	47	68
Пекинская утка	370	57	80
Выпь	380	45	74
Ж и в у щ и е с в ы ш е 40 л е т			
Ворона	140	14	28
Попугай Ара красный	140	14	33
Филин	187	5	14
Сова	191	10	26

ем гравитационных сил земли. Исследование было проведено на представителях десяти отрядов птиц: хищные, попугаи, воробьиные, чайки,

голубиные, куриные, свиные, гусеобразные, анстовые, вислоногие [5]. Анализ показал, что у птиц и млекопитающих с одинаковой длительностью цикла значения систолических и диастолических фаз практически одинаковы.

Однако у птиц имеет место некоторая перестройка внутрисистолических периодов, которая заключается в увеличении периода напряжения и уменьшении периода изгнания [6]. Последнее, вероятно, можно объяснить более высоким сердечным индексом у птиц.

В связи с тем, что данные о естественной длительности жизни птиц весьма разноречивы, мы сочли целесообразным составить две условные возрастные группы: первая — со сроком жизни до 25 лет и вторая — со сроком жизни свыше 40 лет. Сравнение показало, что в первую группу попали птицы с большей длительностью сердечного цикла и что у птиц второй группы время полного покоя относительно длительности цикла (ТР/С) меньше, чем у птиц первой группы (табл. 2). Причем это не связано с длительностью цикла: так, у сойки при  $S=180$  мс отношение ТР/Д<sub>3</sub> равно 54%, тогда как у филина, при той же длительности цикла, это отношение равно 14%. Сорока и ворона являются представителями одного отряда птиц, но имеют различную длительность жизни: сорока — до 25 лет, а ворона — свыше 70 лет, и у них изменение отношения ТР/Д<sub>3</sub> сохраняет ту же направленность.

Таблица 3

Относительное время полного покоя сердца у некоторых млекопитающих с различной естественной продолжительностью жизни

Вид животного	Частота сердечных сокращений	ТР/С
Живущие до 25 лет		
Собака	120	13
Коза	160	39
Кенгуру	120	30
Живущие свыше 40 лет		
Лошадь	40	35
Верблюд	40	56
Бурый медведь	145	24
Павиан	175	16

Таким образом, у птиц с большей естественной продолжительностью жизни отмечается обратный, чем у млекопитающих, характер изменений рассмотренных отношений. Это обстоятельство побудило пересмотреть данные по млекопитающим. Оказалось, что выявленные ранее закономерности соблюдаются не строго. Так, у животных с продолжительностью жизни до 25 лет и свыше 40 лет отношение ТР/С изменяется фактически в одних и тех же пределах — соответственно от 13% до 39% и от 16% до 56% (табл. 3). Кроме того, как было показано [6], время полного электрического покоя, отношения электриче-

ской, механической и общей систол к соответствующим диастолам не находятся в тесной зависимости с продолжительностью жизни вида. Таким образом, ни частота сердечных сокращений, ни соотношение рассмотренных периодов и фаз не связаны, строго говоря, с естественной продолжительностью жизни вида. По-видимому, эту связь следовало бы искать среди показателей, прямо или косвенно отражающих интенсивность работы самой системы, в данном конкретном случае — миокарда.

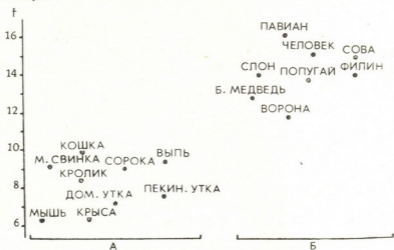


Рис. 1. Общая продолжительность систолы за сутки (в часах) у некоторых представителей класса птиц и млекопитающих с естественной продолжительностью жизни: А—до 25 лет; Б—свыше 40 лет

В качестве такого показателя можно использовать суммарное время за сутки, в течение которого сердце находится в состоянии сокращения, т. е. произведение длительности электрической систолы на среднее число сердечных сокращений за сутки.

При изучении этого показателя (рис. 1) оказалось, что у млекопитающих и птиц, живущих до 25 лет, суммарная систола занимает от 6 до 10 ч, а у живущих свыше сорока лет — от 12 до 16 ч. Следовательно, этот показатель ведет себя одинаково как у птиц, так и у млекопитающих и коррелирует с естественной продолжительностью жизни вида. Последнее, как нам кажется, хорошо согласуется с теорией «энергетического правила скелетной мускулатуры» [2].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А р и н ч и Н. И. Эволюционное и клиническое толкование электрокардиограмм и фаз сердечного цикла, «Беларусь», Минск, 1966, 175—187.
2. А р ш а в с к и й И. А. В сб.: Биологические возможности увеличения продолжительности жизни, «Наукова думка», Киев, 1975, 29—39.
3. И р ж а к Л. И. Дыхательная функция крови в индивидуальном развитии млекопитающих, «Наука», М.-Л., 1964.
4. М и н е е в И. Ф. В сб.: Статистическая электрофизиология, ч. II. (Материалы симпозиума), Вильнюсский гос. университет, Вильнюс, 1968, 325—332.
5. М и н е е в И. Ф. Изв. АН ГССР, сер. биол., 2, 4, 297—301, 1976.
6. М и н е е в И. Ф. В сб.: Современные проблемы геронтологии и гериатрии (Материалы III Закавказской конференции геронтологов и гериатров), «Мецниереба», Тбилиси, 1977, 181—182.
7. С л о н и м А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих, Изд-во АН СССР, М.-Л., 1962.



ი. მინევი, ე. გერშკოვიჩი

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტის ცენტრალური სამეცნიერო-კვლევითი  
ლაბორატორია

რ ე ზ ი უ მ ე

ოთხსაყნიანი გულის მოქმედების შედარებით ფილოგენეზურ ასპექტში  
შესწავლა საშუალებას გვაძლევს უფრო სრულად გამოვავლინოთ ის კანონ-  
ზომიერება, რომელიც საფუძვლად უდევს ერთი სახეობის ცხოველთა სიცოცხ-  
ლის სხვადასხვა ხანგრძლივობას.

ჩატარებული გამოკვლევებით გამოირკვა, რომ სახეობის სიცოცხლის ხან-  
გრძლივობასთან მჭიდროდ უნდა იყოს დაკავშირებული გულ-სისხლძარღვთა  
მოქმედების აქტიურობის დამახასიათებელი პირდაპირი თუ არაპირდაპირი  
მაჩვენებლები. ერთ-ერთი ასეთი მაჩვენებელთაგანი შეიძლება იყოს სისტოლის  
სუმარული სადღეღამისო ხანგრძლივობა.

## TOTAL DIURNAL DURATION OF SYSTOLE AND NATURAL LIFE LENGTH IN BIRDS AND MAMMALS

I. F. MINEEV, E. I. GERSHKOVITCH

Central Research Laboratory, State Medical Institute, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

The frequency of heart contraction, relative time of absolute rest, the re-  
lation of electrical, mechanical and general systoles to the proper diastoles  
were shown not to be correlated with the natural life length of species.

There was a relatively strict correlation between the indices characteri-  
zing the activity of the cardiovascular system, such as the total diurnal dura-  
tion of systole.

УДК 591.44+616.9—091.9

ГИСТОЛОГИЯ

## МОРФОЛОГИЯ ЛИМФАТИЧЕСКИХ УЗЛОВ У МОРСКИХ СВИНОК, ЗАРАЖЕННЫХ ВИРУЛЕНТНЫМ ШТАММОМ *BRUCELLA MELITENSIS* 228

И. В. Барамидзе

*НИИ медицинской паразитологии и тропической медицины им. С. С. Вирсаладзе,  
Тбилиси*

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

Поступила в редакцию 7.2.1978

В настоящей работе на модели инфекции были изучены реакции лимфатической ткани на введение вирулентного штамма.

Электронная микроскопия выявила четкую корреляцию между длительностью инфицирования и интенсивностью поражения. Изменение ультраструктуры лимфатических узлов характеризуется четкой стадийностью, которая зависит от выраженности инфекционного процесса. Смена клеточного состава является одним из проявлений и причин стадийности процесса и, видимо, предопределяет уровень активности серологических реакций.

Электронно-микроскопическое исследование выявило существование двух одновременных процессов: альтерационных, с характерным комплексом субклеточных сдвигов, и компенсаторно-приспособительных, на базе которых реализуется регенеративная реакция лимфатической ткани.

Исследование патологии бруцеллеза в основном имеет описательный характер и касается фактических изменений внутренних органов при данной патологии, поэтому имеющиеся работы не дают полного и всестороннего представления о патогенезе, динамике развития и становления пато- и иммуноморфологической картины. Сведения о морфологических изменениях при бруцеллезе весьма противоречивы, что, видимо, обусловлено тем, что причиной смерти при этом являются сопутствующие заболевания, которые накладываются и часто извращают истинную картину, свойственную бруцеллезу. Важно учесть и то обстоятельство, что летальность при бруцеллезе крайне низка и, в основном, приходится на хроническую стадию заболевания. Известно также, что под влиянием длительной лекарственной терапии, главным образом антибиотиками, изменяется реактивность и иммунный ответ организма, тем самым и истинная патологоанатомическая картина бруцеллеза. Совокупность этих факторов часто становится причиной неправильной интерпретации бруцеллезной патологии человека [5].

Большинством исследователей [6, 7, 8] некоторые морфологические изменения описаны как характерные и специфичные для этой инфекции. По данным этих авторов бруцеллез в патоморфологическом аспекте является хронической рецидивирующей гранулематозной инфекцией, поражающей организм в целом и протекающей с резко выраженными изменениями реактивности организма в результате его ал-

аллергической перестройки. В начальном периоде болезни морфологические изменения не специфичны: они проявляются в форме очаговых и диффузных альтернативно-некробиотических или острых тивно-продуктивных процессов. При этом паренхиматозные внутренних органов обычно подвергаются дегенерации и некробиозу. В дальнейшем, по мере сенсибилизации (аллергизации) организма, морфологические изменения приобретают специфический гранулезный характер. В процессе развития клинической картины заболевания в очагах специфических и неспецифических морфологических сдвигов наступает вначале рубцевание, а затем и склероз.

При бруцеллезе гранулемы в лимфатических узлах, селезенке и печени описаны многими исследователями. Данные литературы о строении и клеточном составе бруцеллезных гранулем крайне разноречивы: имеются указания, что они состоят как из эпителиодных [11, 14] или эпителиодных и гигантских клеток [1, 4, 7, 8, 13, 18], так и эпителиодных лимфоидных [19], гистоцитарных, эпителиодных и лимфоидных клеток [9], а также ретикулярных клеток с примесью гигантских [20].

Некоторые авторы [12] отмечают наличие в гранулемах плазматических клеток, другие же [21] отрицают это. По данным Н. И. Татишвили [5] клеточный состав и строение гранулемы при бруцеллезе меняются в зависимости от стадии и фазы развития патологического процесса.

Исходя из вышеизложенного, в цель работы входило: изучить реакции лимфоидной ткани на введение вирулентного штамма *Brucella melitensis* 228 в разные сроки инфицирования и выявить в условиях экспериментального моделирования закономерности, причины и механизмы развития защитно-компенсаторных реакций. Главной задачей исследования было уточнение вопросов иммуно- и морфогенеза бруцеллеза на субклеточном уровне, определение ультраструктурных изменений, к которым приурочено становление некоторых иммунологических реакций.

Для решения поставленной задачи необходимо было изучить закономерности развития воспалительной реакции при бруцеллезе, в частности гранулемы Банга, на модели инфекции с учетом локальных гистологических, ультраструктурных и ультрацитохимических сдвигов.

Животные (морские свинки) заражались подкожно в области правого пахового узла двукратной дозой инфицирования в количестве 20 микробных тел вирулентного штамма *Brucella melitensis* 228. Лимфатические узлы изучены в разные сроки инфицирования от 24 ч до 90 суток гистологическими и электронномикроскопическими методами: титр антител контролировали серологическими реакциями Райта и Хеддельсона.

Электронная микроскопия выявила четкую корреляцию между длительностью инфицирования и интенсивностью поражения.

Ультраструктура лимфатических узлов нарушена с ранних сроков заражения, что проявилось в повышении проницаемости клеточных мембран и канальцев гранулярной цитоплазматической сети, диссоциации и набухании митохондрий.

В течение 24—72 ч с начала опыта реакция лимфатических узлов на поступление антигена выражается гиперплазией нейтрофилов и эозинофилов. При большом увеличении наблюдается отек и набухание клеток, просветление их цитоплазматического матрикса, сглаживание клеточной поверхности и микроворсина, а также увеличение числа первичных и, особенно, вторичных лизосом и скопление свободных рибосом.

К концу 3—5 суток на электронограммах выявляются плазмодциты, насыщенные элементами гранулярной цитоплазматической се-

ти (рис. 1) и популяциями полисом. Отмечается также диффузная и очаговая гиперплазия ретикулярных клеток.

На 10 сутки опыта в макрофагах определяются процессы активной деструкции клеток, которые приводят к расширению и расхождению межклеточных контактов, появлению полостей, заполненных аморфным содержимым. Изменение внутриклеточных оргanelл заключается в вакуолизации митохондрий, разрыве и фрагментации мембранных структур клетки, пикноморфных процессах в ядре, сочетающихся с деформацией и уплотнением нуклеолеммы. Ядрышки гомогенны, без четкой текстуры, часто расположены эксцентрично. Можно наблюдать также и особые структурные феномены, которые, по-видимому, связаны с фагоцитированием микробов бруцеллы на разных этапах этого процесса (рис. 2).

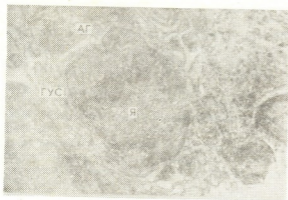


Рис. 1. Плазмоцит на 7-е сутки опыта: развитые элементы гранулярной цитоплазматической сети (ГЦС), хорошо дифференцируется аппарат Гольджи.  $\times 7600$

При сравнении препаратов контрольных и подопытных животных у последних было отмечено изменение клеточного со-

состав лимфатического узла, а именно: уменьшение количества малых и отчасти средних форм лимфоцитов и относительное увеличение числа ретикулярных и, особенно, плазматических клеток. Некоторые лимфати-

ческие фолликулы визуально резко увеличены в объеме за счет размножения в них ретикулярных элементов. Эти изменения хорошо согласуются с показателями серологических реакций и указывают на начало генерализации процесса и образование иммунокомпетентных лимфоцитов. Именно в это время серологические реакции Райта и Хеддельсона становятся положительными.

С первых же суток в лимфатических узлах светооптически отмечается расширение синусов, полнокровие и расширение кровеносных сосудов, стаз, эмиграция лейкоцитов. В дальнейшем, спустя 15—30 суток с начала инфицирования, образуются гранулемы, которые в лимфатических узлах представлены в основном крупными светлыми ретикулярными клетками. В гранулемах отмечается также наличие

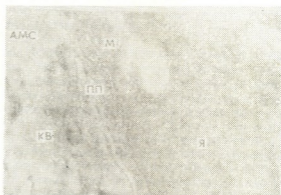


Рис. 2. 15-е сутки опыта: в макрофаге паховых узлов виден фагоцитоз микроба бруцеллы; Я—ядро; М—митохондрии; ПЛ—первичные лизосомы; КВ—коллагеновые волокна; АМС—аморфный межклеточный субстрат.  $\times 9600$

макрофагов в виде плазматических, лимфоидных и тучных клеток, различными включениями в цитоплазме, единичных нейтрофильных эозинофильных лейкоцитов.

По мере усиления фгоцитоза появляются разные формы плазматических клеток, их скопления. Плазматические клетки наблюда-

ются вокруг гранулемы и некротических участков, в мягкотных шипурах и синусах. Наиболее сильная гиперплазия плазмобластов и незрелых плазмочитов наблюдается с середины второго месяца инфицирования. В конце же второго месяца уменьшается количество незрелых плазмочитов и увеличивается количество зрелых. Параллельно гиперплазии плазмочитов и лимфоцитов у большинства исследованных животных с 10 суток титр антител в сыворотке крови постепенно нарастал и к концу второго месяца достигал разведения 1:640, этот уровень сохранялся в течение 2—3 недель, затем высота титра вновь уменьшалась.

Этому снижению предшествовала стабилизация клеточного состава гранулемы, постепенное уменьшение числа клеток плазматического ряда. Отмечая максимум титра антител в сроки наибольшей гиперплазии плазмочитов, мы

разделяем мнение тех авторов, которые рассматривают гиперплазию плазматических клеток как морфологический субстрат антителообразования [2, 3, 10, 15, 16].

При электронно-микроскопическом исследовании в большинстве плазматических клеток гранулярная цитоплазматическая сеть имела сильно расширенные и заперевшие цистерны, что свидетельствует о нарушении ее дренажной функции. Это подтверждается и значительным скоплением специфических секреторных гранул. В цитоплазме многих клеток на фоне дистрофических изменений органелл отмечалось большое количество лизосом.

Необходимо остановиться на картине дистрофически-деструктивных изменений в стенке капилляров лимфатических узлов. В период



Рис. 3. Капилляр из лимфатического узла на 30-е сутки опыта: выраженный перикапиллярный отек; в широко открытый просвет сосуда видно отслоение эндотелия (указан стрелкой), в просвете капилляра — эритроцит (э).  $\times 4600$

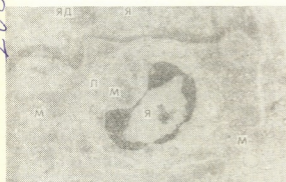


Рис. 4. 2-й месяц опыта: макрофаг в стадии активного фагоцитоза; в цитоплазме макрофага поглощенный лейкоцит (Л); ЯД — ядрышко; Я — ядро; М — митохондрии.  $\times 9600$

Handwritten text in a stamp-like box at the bottom right, possibly a library or archival mark.

1952-1953

максимальной выраженности реактивных изменений в капиллярах и не обладает набухание и вакуолизация всех структур стенки. В некоторых капиллярах отек и скопление жидкости в эндотелии настолько велики, что приводят к отслоению эндотелия от подлежащего базального слоя, который резко источен. Люминальная поверхность эндотелия разрушена и местами разрушена, в просветах большинства капилляров видны тени эритроцитов. Эти процессы можно расценить как показатели острой воспалительной реакции с нарушением проницаемости и трансэндотелиального транспорта, а также экссудации в перикапиллярное пространство, которое резко отечно (рис. 3).

В фагосомах макрофагов много мелких митохондрий и лизосом. Цитоплазматический ретикулум этих клеток в отличие от комплекса Гольджи слабо развит. В цитоплазме моноцитов много вакуолей с разнообразным содержимым: фибрин, остатки лейкоцитов, овальные осмиофильные глобулы (рис. 4), а также плотные, темные образования и миелоноподобные включения. Наружная клеточная мембрана складчатая множеством псевдоподий; эти подвижные, индулирующие складки и отростки имеют значение для захвата различных частиц. Описанная картина указывает на то, что клетки микрофагального ряда находятся в стадии активного фагоцитоза.

В процессе генерализации инфекции ретикулярные клетки представляют основную массу клеточных элементов в лимфатических узлах. В очаге пролиферации светооптически ретикулярных клеток выявляются клетки с частичным распадом или в состоянии некробиоза, обнаруживаются также многоядерные клетки, схожие с гигантскими клетками Берозовского-Штернберга. С развитием процесса на гистологических препаратах и электронограммах отмечаются мелкие очаги некроза паренхимы лимфатического узла и разрастание молодой соединительной ткани. Нередко обширные зоны паренхимы замещены зрелыми коллагеновыми волокнами.

Следовательно, микроморфологические изменения при бруцеллезе развиваются уже на самых ранних сроках внедрения инфекционного агента в организм и проявляются в целом ряде тканевых реакций, которые по своему характеру и интенсивности тесно связаны со стадиями развития инфекционного процесса [5]. Нейтрофильноклеточная реакция наблюдается в первые сутки бруцеллезной инфекции. Макрофагальную реакцию, которая сменяет нейтрофильноклеточную, можно проследить почти на всем протяжении патологического процесса. Плазматическая реакция возникает с первых же суток заражения и выражена в течение всего периода наблюдения. Наиболее характерной тканевой реакцией при бруцеллезе является пролиферация ретикулярных клеток. В процессе генерализации ретикулярные клетки представляют основную массу клеточных элементов лимфатического узла и, размножаясь, имеют тенденцию к образованию гранулем. К концу третьего месяца заражения в лимфатических узлах наблюдается увеличение количества лимфоидных клеток и регенерация лимфоидной ткани.

Суммируя фактические данные, можно заключить, что изменение ультраструктуры лимфатических узлов характеризуется четкой стадийностью, которая зависит от выраженности инфекционного процесса. Смена клеточного состава является одним из проявлений и причин стадийности процесса и, видимо, предопределяет уровень активности серологических реакций.

Электронномикроскопическое исследование выявило существование двух одновременных процессов: альтерационных, с характерным комплексом субклеточных сдвигов, и компенсаторно-приспособительных, на базе которых реализуется регенеративная реакция лимфоидной ткани.

## ლიტერატურა

1. არიელი მ. ბ. Архив биол. наук, 53, 1, 102—115, 1939.
2. Здрадовский П. Ф. Вестник АМН СССР, 3, 3—16, 1964.
3. Здрадовский П. Ф. ЖМЭИ, 5, 6—14, 1964.
4. Кокорин И. Н. Вестник АМН СССР, 3, 41—49, 1957.
5. Татишвили Н. И. В кн.: Вопросы инфекционного процесса, аллергии и иммуногенеза при бруцеллезе, «Мешинереба», Тбилиси, 1969.
6. Новицкий И. С. В кн.: Бруцеллез, «Медгиз», М., 1947, 159—182.
7. Новицкий И. С. Тр. Омского мед. ин-та, 21, 1957, 203—310.
8. Очкур П. П. Изв. АН Казах. ССР (Сб. работ по бруцеллезу), 67—71, 1946.
9. Радышич Н. С. Архив патол., 22, 2, 65—68, 1960.
10. Рапопорт Я. Л. Вестник АМН СССР, 7, 3—13, 1963.
11. Соломина В. Ф. Тр. Ин-та красной патологии (Сб. работ по бруцеллезу), Изд. АН Казах. ССР, Алма-Ата, 6, 1958, 37—45.
12. Терехов Г. Н. За соц. здравоохранение Узбекистана, 4, 80—90, 1954.
13. Чилисов И. А. Архив пат. анат. и пат. физиол., 7, 1, 38—48, 1941.
14. Albertini A., Lieberherr W. Frankfurt Ztschr., 51, 1, 69—96, 1937.
15. Coons A. H. Public Health Rep., 75, 10, 937—943, 1960.
16. Fagraeus A. Acta Haematol., 20, 1—8, 1958.
17. Ganbon M., Bertrand L. Rev. Praticien, 5, 3, 233—249, 1955.
18. Spink W., Hoffbauer F., Walker W., Green R. E. Lab. clin. Med., 34, 1, 40—58, 1949.
19. Smith T., Fabyan M. Centr. Bakt., 61, 549—555, 1912.
20. Steiger U., Schweiz. Z. allg. Patiol. u. Bakteriolog., 18, 3, 303—317, 1955.
21. Wohlwill F. Virchows Arch., 286, 141—156, 1932.

### მირულენტური შტამით *BRUCELLA MELITENSIS* 228-ით დასნებოვანებული ზღვის გოგების ლიმფური კვანძების მორფოლოგია ექსპერიმენტული ბრუცელოზის დროს

ი. ბარამიძე

ს. ვირსალაძის სახელობის სამედიცინო პარაზიტოლოგიისა და ტროპიკული მედიცინის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი  
საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ა. ნათიშვილის სახელობის ექსპერიმენტული მორფოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ექსპერიმენტული ბრუცელოზის დროს ლიმფური კვანძების ულტრა-სტრუქტურული ცვლილებები მკვეთრი სტადიურობით ხასიათდება, რაც დამოკიდებულია ინფექციური პროცესის მიმდინარეობაზე. უჭრედული შემადგენლობის ცვლილებები წარმოადგენენ პროცესის სტადიურობის ერთ-ერთ გამოვლინებას და მიზეზს, რაც ალბათ განსაზღვრავს სეროლოგიური რეაქციის აქტივობის დონეს.

ელექტრომიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა გამოავლინეს ორი ერთდროული პროცესის არსებობა: ალტერაციული, დამახასიათებელი სუბუჭრედული ცვლილებების კომპლექსით, და კომპენსატორულ-შემგუებლობითი, რომლის მეოხებითაც წარმოებს ლიმფოიდური ქსოვილის რეგენერაციული რეაქცია.

MORPHOLOGY OF LYMPH NODES IN EXPERIMENTAL  
BRUCELLOSIS OF GUINEA PIGS INFECTED BY VIRULENT STRAIN  
BRUCELLA MELITENSES 228



I. V. BARAMIDZE

S. S. Virsaladze Institute of Medical Parasitology and Tropical Medicine, Ministry of Health of the Georgian SSR;

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

S u m m a r y

Ultrastructural changes of lymph nodes in experimental brucellosis are characterized by the clear-cut phasic development which depends upon the course of infection. The phasic development is caused by changes of cellular composition which apparently determine the level of activity of serologic reactions.

Electromicroscopic investigations have revealed the existence of two simultaneous processes: alternative, with the characteristic complex of subcellular changes and compensatory-adaptative, on the basis of which regenerative reactions of lymphoid tissues are realized.



## МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КОРТИЕВА ОРГАНА МОРСКИХ СВИНОК ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНТЕНСИВНЫМИ ШУМАМИ

О. Ш. Гогнишвили, Л. Волдрих, Л. Улеглова

*Институт усовершенствования врачей МЗ СССР, Тбилиси  
Институт экспериментальной медицины АН ЧССР, Прага*

Поступила в редакцию 22.3.1979

В световом и электронном микроскопе изучались патологические изменения в улитке морских свинок после стимуляции постоянным и импульсным шумом. Воздействие интенсивностью свыше 130 дБ над уровнем 20 мкПа постоянным шумом в течение 1 ч или 5 импульсов интенсивностью 164 дБ над уровнем 20 мкПа вызывают у более чувствительных животных травматические изменения кортиева органа. Наиболее повреждаемыми структурами являются ретикулярная мембрана и волосковые клетки. Акустическая травма кортиева органа возникает вследствие механической энергии вибрации, интенсивность которой превышает механическую устойчивость клеток и тканей. Травматический разрыв ретикулярной мембраны дает возможность проникнуть в межклеточное пространство кортиева органа эндолимфе, которая своим ионным составом вызывает некроз соседних клеток. Результаты, обнаруженные в экспериментальном материале, можно использовать в медицине и аудиологии.

Формирующим фактором в развитии слухового органа животных в процессе длительной эволюции были акустические свойства внешней среды. В течение нескольких миллионов лет слуховой орган для приема и анализа звуков развивался в относительно спокойной акустической среде. Только в последние века, благодаря цивилизации передовых стран, увеличился уровень шума во внешней среде. Розен и сотр. [9] установили, что слуховой орган некоторых племен Африки мало изменяется даже у пожилых лиц, в отличие от жителей промышленных областей, где проявление возрастной тугоухости — так называемый *presbiacusis* — начинает рано выявляться и рано достигает значительной степени. У работников шумной промышленности и транспорта профессиональная тугоухость становится важной медицинской проблемой. В передовых странах были установлены нормы шума с целью охраны здоровья трудящихся. Даже в нерабочей среде шум увеличивается постоянно; в транспорте, при использовании различных домашних приборов, в том числе и электроакустических, и даже во время отдыха мы все больше и чаще окружены значительной шумовой полостью.

Борьба против шума и его вредных последствий не только на орган слуха, но и на весь организм человека является важной проблемой современности.

Тбилисский институт усовершенствования врачей в сотрудничестве с Пражским институтом экспериментальной медицины изучал вопрос влияния высоких интенсивностей на орган слуха животных, а также

зависимость патологических повреждений спирального органа от параметров используемого шума. Морфологические повреждения органа слуха после стимуляции интенсивным шумом зависят, прежде всего, от его интенсивности и длительности стимуляции.

Постоянный шум интенсивностью свыше 120 дБ над уровнем 20 мкПа частотой 1—2 кГц в течение 1 ч вызывает нарушение метаболизма рецепторных клеток настолько, что они подвергаются некрозу. Так как нейроэпителий не способен к делению, повреждения являются необратимыми и не восстанавливаются.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морские свинки весом 250—330 г помещались в акустические камеры и стимулировались постоянным шумом интенсивностью 135 дБ и более над уровнем 20 мкПа от нескольких минут до одного часа. Другая группа морских свинок стимулировалась импульсным шумом (длительность импульсов 0,1 мс, интенсивность 164 дБ над уровнем 20 мкПа, интервал между импульсами 4—6 и 25 с). Всего было исследовано 120 морских свинок — по 10 животных в каждой группе.

После стимуляции морские свинки декапитировались, изолировались височные кости, открывалась полость среднего уха и перфузией через круглое и овальное окно фиксировались ткани внутреннего уха — для гистологического исследования как в световом, так и в электронном микроскопе. Для фиксации использовали 10%-ный формалин, а также 2,5%-ный глутаровый альдегид и 1%-ную осмиевую кислоту. Для световой микроскопии улитку разделяли на отдельные завитки и приготавливали плоскостные препараты, которые окрашивались синим толлуидином или гематоксилином. Для электронной микроскопии улитка вскрывалась по методу Я. А. Винникова и Л. К. Титовой [1], фиксировалась, а затем отделялась от модиолюса так, что можно было отдельно исследовать разные завитки улитки. Заливка материала производилась в эпои-812 или араалдит. Срезы приготавливались на ультрамикротоме (фирмы «Reichert» и «ЛКВ») и просматривались в электронном микроскопе УЭМВ-100В при напряжении 75 кВ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Непрерывный шум интенсивностью 135 дБ над уровнем 20 мкПа и более механически повреждает целостность улиткового протока. Наблюдается разрыв рейснеровой или базиллярной мембраны, отрыв кортиева органа от базиллярной мембраны в максимально экспонируемых областях (рис. 1А, Б). Перфорации перепончатых стен улитки имеют характерную форму, что свидетельствует о специфических свойствах этих структур [12, 13].

При интенсивности около 130 дБ части органа Корти отрываются как от базиллярной мембраны, так и от соседних частей органа. Первым проявлением этого являются трещины, которые расширяются в ретикулярной мембране или в местах соединения этой мембраны с гензеновскими клетками (рис. 2А), что было описано ранее [3]. Позднее наблюдается отрыв ретикулярной мембраны от вершин клеток столбов и, наконец, — отрыв всего органа Корти в области *sulcus spiralis internus*. Кроме этих трещин на вестибулярной стенке кортиева органа обнаруживается отделенная от базиллярной мембраны ткань папиллы. На последней остаются только основания клеток, главным образом опорных клеток Дейтерса и клеток столбов с частями фибриллярных структур. Кроме того, с тимпанальной стороны срывается тонкий слой мезотелия, вследствие чего базиллярная мембрана в этом месте остается оголенной.

После воздействия импульсным шумом появляются первые трещины не только в местах соединения ретикулярной мембраны и клеток Гензена, но и среди рядов волосковых клеток (рис. 2Б), что указывает на идентичность морфологической картины травматических изменений. Ни в одном случае не было обнаружено перфорации ни в рейснеровой, ни в базиллярной мембранах.

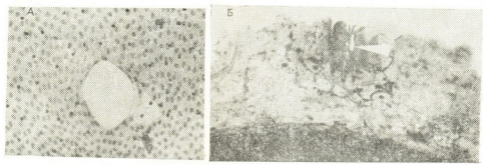


Рис. 1. А — Перфорация рейснеровой мембраны после шумового воздействия; Б — перфорация улитковой перепонки (стрелка) после звукового воздействия: структуры кортиева органа сорваны с поверхности базиллярной мембраны (плоскостной препарат; окраска гематоксилином)

После озвучивания постоянным и импульсным шумом наблюдается также повреждение внеклеточной текториальной мембраны. На ее периферическом участке, который в нормальном ухе прикреплен тонкими тяжами к краю ретикулярной мембраны, обнаруживаются мелкие радиальные трещины, идущие параллельно с фибриллами мембраны, и таким образом дефибрилированный край бывает свернутый в направлении к моднолюсу улитки.

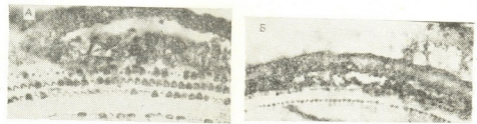


Рис. 2. А — Трещина между клетками Гензена и ретикулярной мембраной; Б — трещина ретикулярной мембраны между рядами наружных волосковых клеток (плоскостной препарат; окраска гематоксилином)

Серьезным результатом травматического повреждения кортиева органа является распространяющийся некроз в соседние участки, не поврежденные звуковой травмой. Поверхность органа Корти в направлении *scala media* образует барьер между эндолимфой и межклеточной жидкостью кортиева органа, состав которой такой же, как у перилимфы. При разрыве этого барьера эндолимфа проникает в межклеточные пространства кортиева органа и токсически действует на его клетки [5, 6, 7]. Вследствие этого расширяется область некроза, что объясняет различные находки отдельных авторов, описывающих патологические

изменения в различное время после экспозиции шумом. Разный состав эндолимфы и межклеточной жидкости является, по-видимому, причиной постепенной гибели целых участков клеток кортиева органа даже при акустических воздействиях меньшей интенсивности.

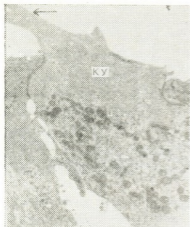


Рис. 3. Слияние и наклон стереоцилии (стрелка) после воздействия импульсного шума интенсивностью 164 дБ: КУ — кутикула.  $\times 5500$

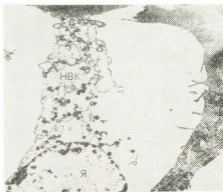


Рис. 4. Дегенерация наружной волосковой клетки после воздействия импульсного шума интенсивностью 164 дБ: НВК — наружная волосковая клетка; Я — ядро; КУ — кутикула.  $\times 5000$

С точки зрения гистологии речь идет о типичных общих признаках некроза. У волосковых клеток интересной является деформация стереоцилий, которые набухают и часто сливаются. Они наклоняются и даже накладываются на поверхность клеток (рис. 3). Оторванные клетки округляются, ядро после временного набухания или распадается (*karyolysis*), или конденсируется (*karyopyknosis*). Плазма клетки сильно вакуолизуется и клетка разлагается. Сравнительно устойчив фибриллярный опорный аппарат клеток Дейтерса и клеток столбов, хотя после воздействия высокоинтенсивным белым шумом на орган слуха наблюдается вакуолизация клеток Дейтерса [2].

В тех областях кортиева органа, которые не были повреждены шумом, благодаря метаболическому истощению и токсическому воздействию эндолимфы происходит комбинация повреждений. Волосковые клетки приобретают грушевидную или округлую форму, цитоплазма вакуолизуется, ядро набухает и ее содержимое просветляется. Хроматин конденсируется на периферии в виде отдельных скоплений (рис. 4). Митохондрии изменяют свою типичную форму и постепенно расплываются. Кутикула в основном сохраняет свой первоначальный вид, хотя в некоторых случаях и в ней обнаруживаются дефекты (рис. 5). В текториальной мембране, особенно в ее периферической части, обнаруживаются дефекты различных размеров. Наблюдается также набухание афферентных нервных окончаний, которое было описано ранее. Патологические изменения нервных окончаний на внутренних волосковых клетках были выражены лучше, чем на наружных. Афферентные окончания полностью некротизировались — главным образом при распаде всего органа.

При стимуляции непрерывным шумом начальные изменения матического характера наблюдались после экспозиции в течение 1 ч при интенсивности 142 дБ над уровнем 20 мкПа и после экспозиции 5 импульсов с интервалами в 25 с интенсивностью 164 дБ над уровнем 20 мкПа. В этом случае наблюдается разнообразность повреждений, что свидетельствует о существовании ряда внутренних и внешних факторов, которые определяют индивидуальную восприимчивость животного. На это обстоятельство указывают исследователи, занимающиеся данной проблемой [10, 11].

Все вышеописанные изменения (учитывая интенсивность и время озвучивания) в большинстве случаев были выражены на месте перехода первого завитка улитки во второй, где по вычислению Гринвуда [8] и других авторов [4] расположен участок, в котором воспринимаются звуки частотой 2 кГц.

Травматические изменения, которые мы наблюдали непосредственно после озвучивания, указывают на границу механической выносливости улитковой перегородки в отношении непрерывного и импульсного шума. При этих интенсивностях наблюдаются как механические повреждения органа Корти, так и постепенно расширяющийся вследствие проникновения эндолимфы некроз. По данным одного из авторов [14], признаки такого типа повреждения обнаруживаются также у лиц, работающих в очень шумных цехах. Поэтому мы считаем, что результаты, полученные в опытах на животных, имеют значение для обсуждения вопросов шумовой травмы у человека.



Рис. 5. Дефекты в кутикуле наружной волосковой клетки после воздействия импульсным шумом интенсивностью 164 дБ: НВК — наружная волосковая клетка; КУ — кутикула; СТ — стереоцилии.  $\times 6500$

## ЛИТЕРАТУРА

1. Винников Я. А., Титова Л. К. Кортиев орган. Гистофизиология и гистохимия, М.-Л., изд-во АН СССР, 1961.
2. Гогниашвили О. Ш. Архив анат., гист., эмбр., 8, 90—95, 1974.
3. Beagley H. A. Acta Otolaryng. (Stockh.), 60, 437—441, 1965.
4. von Bekésy G. Experiments in Hearing. Mc-Graw-Hill Book Company, INC, New York, Toronto, London, 1960.
5. Bohne B. A. J. Acoust. Soc. Am., 55, 77, Suppl., Spring, 1974.
6. Duvall A. I., Sutheland C. R., Rhodes V. T. Ann. Otol. Rhinol. Laryng., 78, 342—353, 1969.
7. Goldstein A. I., Mizukoshi O. Ann. Otol. Rhinol. Lar., 76, 414—426, 1967.
8. Greenwood D. D. J. Acoust. Soc. Am., 33, 1344—1349, 1961.
9. Rosen S., Bergman M., Plester D., El-Mofty A., Satti M. H. Ann. Otol., 71, 727—743, 1962.
10. Spoendlin H. Acta Otolaryng. (Stockh.), 71, 166—176, 1971.
11. Stockwell C. W., Ades H. W., Engström H. Ann. Otol., Rhinol. har., 78, 1144—1168, 1969.
12. Voldřich L. Acta Otolaryng. (Stockh.), 74, 392—397, 1971.



13. Voldřich L., Ulehlová L. Sbornik 14 akustické konference., Tatary, 1976.
14. Voldrich L., Ulehlová L., Janish R. Českosl. Otolaryng., 25, 193-198, 1976.

**ზღვის გოქის კორტიის ორგანოს მორფოლოგიური გამოკვლევა ინტენსიური ხმაურით მოკმედავის შემდეგ**

ო. გოგნიაშვილი, ლ. ვოლდრიხი, ლ. ულელოვა

სსრკ ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ექიმთა დახელოვნების ინსტიტუტი, თბილისი  
ჩეხოსლოვაკიის მეცნიერებათა აკადემიის ექსპერიმენტული მედიცინის ინსტიტუტი, პრაღა

რ ე ზ ი უ მ ე

ზღვის გოქის ლოკოკინაში სინათლისა და ელექტრონული მიკროსკოპით შესწავლილ იქნა განუწყვეტელი და იმპულსური ხმაურით გამოწვეული პათოლოგიური ცვლილებები.

თუ ერთ საათს ვიმოქმედებთ 135 დბ და მეტი ინტენსიობის განუწყვეტელი ხმაურით, ან 164 დბ ინტენსიობის 5 იმპულსით, განსაკუთრებით მგრძობიარე ზღვის გოქების კორტიის ორგანოში აღინიშნება ტრავმული ცვლილებები. ყველაზე მეტად ზიანდება რეტეკულური აპკი ან ბალნოვანი უჯრედები. კორტიის ორგანოში აქუსტიკურ ტრავმას იწვევს ვიბრაციის მექანიკური ენერგია, რომლის ინტენსიობა უფრო მეტია, ვიდრე ქსოვილებისა და უჯრედების წინააღმდეგობის უნარი მექანიკური ზემოქმედებისადმი. რაკი რეტეკულური აპკი დაზიანდება, ენდოლიმფა დაუბრკოლებლად შეაღწევს კორტიის ორგანოს უჯრედშორის სივრცეში, ხოლო ამ სივრცეში იონური შედგენილობის შეცვლა იწვევს მომიჯნავე უჯრედების ნეკროზს. ექსპერიმენტულად მიღებული შედეგები შეიძლება გამოყენებულ იქნას ოტოლოგიურ პრაქტიკაში და აუდიოლოგიაში.

**MORPHOLOGICAL STUDY OF GUINEA PIGS' ORGAN OF CORTI AFTER STIMULATION BY INTENSIVE NOISE**

O. SH. GOGNIASHVILI, L. VOLDRICH, L. ULEHLOVA

Postgraduate Medical Institute, USSR Ministry of Health, Tbilisi, USSR  
Institute of Experimental Medicine, Czechoslovakian Academy of Sciences, Prague, ČSSR

**S u m m a r y**

Pathological changes of the organ Corti in guinea pigs after overstimulation by continuous and impulse noise have been examined by means of light and electron microscopy.

The traumatically altered organ of Corti has been found in sensitive individuals after exposition to continuous noise (130 db/1h) and to impulse noise (5 impulses, 164 db intensity).

The most vulnerable structure is reticular membrane and hair cells.

The acoustic trauma of the organ of Corti is the result of the mechanical energy of vibration, which is higher than the mechanical strenght of tissues and cells.

The disruption of reticular membrane opens the intercellular spaces of the organ of Corti to endolymph which by its ion composition gives rise to the necrosis of the neighbouring cells.

These results found in experimental animals are usable in human medicine and in audiology.

## КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ АНТИБИОТИКА ПУРОМИЦИНА НА БЕЛОК- СИНТЕЗИРУЮЩУЮ АКТИВНОСТЬ РИБОСОМ ФИБРОБЛАСТОВ КУРИНЫХ ЗАРОДЫШЕЙ

Ц. Я. Жгенти

*Институт экспериментальной и клинической хирургии им. К. Д. Эристави  
МЗ ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 9.3.1978

Исследование выполнено с целью подтверждения информативности предложенного ранее способа количественного цитохимического определения активности биосинтеза белка в клеточных структурах тканей. В условиях экспериментальных воздействий антибиотиком пурамицином, прерывающим рибосомальный цикл биосинтеза белка, определены параметры, опосредованно определяющие количество функционирующих рибосом.

Для исследования активности биосинтеза белка в клеточных и субклеточных структурах различных биологических тканей используются обычно различные способы автордиографии, типа биохимических тестов, контактной автордиографии и гистоавтордиографии. Недостатком этих способов является невозможность получения данных о количестве транслирующих рибосом, так как ограничение времени мечення, необходимое для этого, вызывает уменьшение вероятности тотального насыщения рибосом аминокислотной радиоактивной меткой. Кроме того, накопление радиоактивных аминокислот зависит от специфичности первичных структур синтезируемых белковых молекул, от конкурентности немеченных нормальных аналогов за место в синтезируемой молекуле, от метаболических потерь меток, от соотношений скоростей их синтеза и распада. Наконец, в условиях подавления синтеза белка меченные аминокислоты могут скапливаться и составлять свободный пул меченных предшественников и не входить в состав синтезируемых белковых молекул.

Другим распространенным способом суждения об активности белковых синтезов клеточных структур является цитохимическое изучение РНК по методу Браше. Для этого окрашиваются контрольные и обработанные в рибонуклеазе препараты исследуемого материала. Экстрагированное рибонуклеазой количество РНК отождествляется с истинным содержанием этого вещества в изучаемых структурах [4, 5]. Но так как качественная и количественная характеристика выявляемых веществ должны определяться прежде всего специфичностью рекомендуемых дифференцирующих методик обработки материала, то такой подход к определению содержания РНК представляется не совсем точным.

Сложившиеся современные представления о механизмах функционирования рибосом позволили предложить способ изучения внутриклеточной белоксинтезирующей активности рибосом [2, 3].

Основанием послужили данные, согласно которым рибосомы защищают фрагменты транслируемых информационных РНК, ассоциированные с ними молекулы транспортных РНК и проксимальные части но-

восинтезируемых молекул белков от гидролизующих воздействий экзогенных рибонуклеаз и протеаз [11—13].

Следовательно, в функционирующих белоксинтезирующих рибосомах в полости контактирующих поверхностей рибосомальных субъединиц образуется количественно постоянный ассоциат РНК, состоящий из фрагмента иРНК, аминокцил- и пептидил-тРНК, возможно, из комплексов связанных коротких локусов рибосомальных РНК, существование которых доказано для рибосом *E. Coli* в местах специфического сцепления малых и больших субъединиц [10].

Не исключено также, что число молекул тРНК, локализованных в рибосоме, определяется числом кодонов внутририбосомального фрагмента иРНК и имеет место тотальное спаривание ацилированных и деацилированных тРНК со всеми экранированными кодонами иРНК.

Как известно, большая часть рРНК рибосом не находится в контакте с транслирующими РНК и с рРНК контактирующих поверхностей, но, поверхностно обволакивая их, образуют сетчатоподобный каркас, и, обеспечивая им вторичную экранированность, целиком доступны денатурирующей фиксации и ферментативной экстракции.

Таким образом, в функционирующих рибосомах создаются условия, способствующие сохранению спаренности РНК внутририбосомального ассоциата, и в результате конфигурационных особенностей и пространственных препятствий доступу рибонуклеаз проявляется резистентность этих РНК к гидролизующему и экстрагирующему действию рибонуклеаз, расщепляющих исключительно одноцепочечные участки РНК [1, 7, 8].

Так как активные в белковом синтезе рибосомы образуются из субъединиц только при инициации трансляции и распадаются при терминеции [6], то цитохимическое выявление резистентных к рибонуклеазе внутририбосомальных РНК может дать представление о числе функционирующих рибосом.

Общее содержание РНК, которое в основном определяется рРНК активных в биосинтезе рибосом, их субъединиц и мономеров, характеризующая в общем потенциальную способность клеток к белковому синтезу, зависит от активности транскрипций генов рРНК и не позволяет судить об уровне трансляции и количестве синтезирующих белок рибосом.

Предлагаемый цитохимический способ определения активности биосинтеза белка, включающий этапы выявления РНК в исследуемых объектах, с цитофотометрическим измерением этих веществ в контрольных и гидролизированных препаратах, позволяет получить информацию: по содержанию суммарных РНК, которое, в отличие от метода Браше, определяется по базофилии исследуемых объектов в контрольных препаратах, а не как разница базофилий объектов в контрольных и гидролизированных в рибонуклеазе препаратах; по содержанию остаточных, неэкстрагируемых рибонуклеазой РНК, принимаемых за самостоятельно значимые переменные параметры, идентифицирующие цитохимически общее количество остатков белоксинтезирующих рибосом; определяется по уровню остаточной базофилии гидролизированных препаратов.

Способ является новым согласно проведенному патентному и информационному поиску и позволяет изучать белоксинтезирующую активность рибосом в конкретных клеточных объектах с сохраненной прижизненной архитектоникой, а отсутствие необходимости предварительного меченя и введения изотопов делает доступным для исследования по этому способу разнообразный материал.

Для подтверждения правильности положений автора в условиях искусственного ингибирования белкового синтеза проведено количественное цитохимическое изучение белоксинтезирующих рибосом. Ма-



териал для исследования был предоставлен заведующим отделом биологии развития НИИ экспериментальной морфологии им. А. Н. Натишвили доктором биологических наук, профессором Г. Д. Туманишвили.



## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В клеточные культуры фибробластов восьмидневных куриных зародышей, культивируемых стандартно на среде Игла с 10% бычьей сыворотки и 1% глютамина, через 20 часов после образования клеточного пласта внесен пуроминицин в концентрации 100 мкг/мл (*Puromycin*  $C_{22}H_{29}N_7O_5$ ,  $M=471,5$ , Serva Heidelberge предоставлен доктором биологических наук, профессором Д. И. Джохадзе), и через 3 часа инкубации опытные и аналогичные контрольные культуры отмыты в среде Хенкса. Посевы (70 экз.) фиксированы в смеси Карнуа в течение 30 мин, в двух порциях абсолютного спирта по 10 мин в каждой, перенесены в спирты нисходящей концентрации 96°, 80°, 70° и в воду на 3 мин. в каждой. Опытные, обработанные пуроминицином, и контрольные, не обработанные пуроминицином, культуры фибробластов были разделены на группы: контрольные и предназначенные для гидролиза в растворе фермента рибонуклеазы с разным сроком экспозиции. Для гидролиза использован 0,5%-ный раствор кристаллической панкреатической рибонуклеазы фирмы Реанал (Венгрия) на 0,8%-ном растворе хлористого натрия. Время гидролиза разных групп фибробластов составляло 5, 7, 10, 15, 20, 30 мин и 1, 2, 3, 4 ч. Гидролизированные кислоторастворимые фрагменты РНК удалены 5%-ной ТХУК. После этого культуры всех видов обработки, для цитохимически дифференцированного выявления РНК и исключения возможности окрашивания конкурирующих за базофилию групп, ацетилованы в абсолютном уксусном ангидриде при 60°C в течение 30 мин, промыты в дистиллированной воде, окрашены красителем галлоцианином с хромовыми квасцами в течение 48 ч, обезвожены и заключены в бальзам на предметных стеклах.

Фотометрические измерения препаратов проведены на универсальном двухлучевом микроспектрофотометре МУФ-5 в лаборатории цитологии ЦОЛИПК МЗ СССР (г. Москва). Фотометрировались участки цитоплазмы фибробластов. Условия измерения: конденсор с числовой апертурой 0,4, ок.×7, об.×9 с числовой апертурой 1,30, диаметр измеряемого участка 0,87 мкм<sup>2</sup>, масляная иммерсия, измерения в волне  $\lambda=546$  нм с регистрацией данных на потенциометре. Площадь цитоплазмы фибробластов определена по формуле  $ab\pi$ , где  $a$ ,  $b$  — средняя длина полуосей длинного и широтного диаметра фибробластов,  $\pi$  — постоянная, равная 3,14.

Математическая вариационно-статистическая обработка данных проведена в Республиканском информационном вычислительном центре МЗ СССР.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для ингибирования биосинтеза белка был использован антибиотик пуроминицин — аналог концевой аминокислотированной группировки транспортных РНК, вызывающий диссоциацию, распад рибосом [6, 9].

Предполагалось, что воздействие пуроминицина в нашем эксперименте должно проявиться в снижении числа функционирующих рибосом, что, в свою очередь, должно отразиться на степени специфического гидролиза и вызвать снижение количества ферментативно неэкстрагируемых остаточных РНК, т. е. цитохимических параметров функциони-

рущих белоксинтезирующих рибосом опытной группы, по сравнению с аналогичными параметрами фибробластов контрольной группы.

Результаты эксперимента представлены на гистограмме и микрофотографиях. Параметры белоксинтезирующих рибосом выражены: в фотометрируемых единицах оптических плотностей, в относительных условных единицах содержания РНК на площади цитоплазмы фибробластов, равной в среднем  $0,5 \text{ мкм}^2$ , и в процентах от исходного максимума содержания.

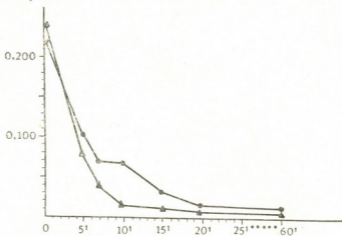


Рис. 1. Динамика ферментативной экстрагируемости рибонуклеазой РНК при варьированной длительности гидролиза: по оси абсцисс — оптические плотности; по оси ординат — длительность гидролиза: —●— контрольная; культура фибробластов; —▲— культура фибробластов опытная

Динамика ферментативной экстракции РНК фибробластов в течение варьированной длительности воздействия отражена на графике (рис. 1). Кратковременное прекращение экстракции достигается в препаратах фибробластов контрольной группы, гидролизированных в течение 7—15 мин в ферменте. Можно предположить, что в этих препаратах воспроизводятся экранированные ассоциаты иРНК—гРНК, окруженные рРНК контактирующих полостей. Удлинение сроков гидролиза в эксперименте до 20 мин и более приводит к возобновлению экстракций РНК с препаратов и выходу гидролизной кривой на второе ровное минимальное плато — за счет деструктурирования рРНК контактирующих поверхностей субъединиц, окружающих транслирующий ассоциат иРНК—гРНК. В препаратах, гидролизированных в течение этих длительностей, выявляется сходное количество остаточных РНК, что расценивается как признак достаточности и оптимальности удаления РНК, не вовлеченных во внутририбосомальный транслирующий ассоциат РНК. В этих условиях обработки возможны опосредованные количественные определения параметров белоксинтезирующих рибосом. Гидролизная кривая фибробластов опытной, обработанной пуромицином группы выходит на минимальное плато плавно, что уже указывает на снижение содержания синтезирующих белок рибосом.

При всех сроках гидролиза в препаратах фибробластов, обработанных пуромицином, остаточных РНК меньше, чем в контрольной, а соотношения определяемых величин идентичны, что указывает на однотипность субстрата измерения.

Общее относительное количество РНК (рис. 2) в цитоплазме фиб-

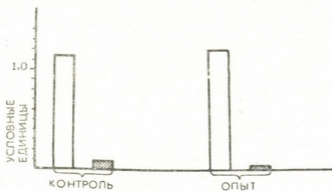
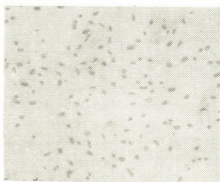


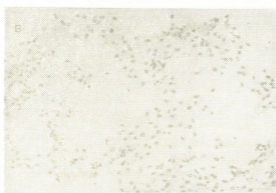
Рис. 2. Результаты количественного цитохимического определения РНК и белоксинтезирующей активности рибосом в культуре фибробластов контрольных и опытных, обработанных пуромицином: □ — общее количество РНК; ▨ — параметры белоксинтезирующих рибосом



А



Б



В

Рис. 3. Культура фибробластов: А—контрольная; Б—обработанная рибонуклеазой; В—пуромицином и рибонуклеазой. Окраска галлоцанином с хромовыми квасцами.  $\times 61$

робластов контрольной группы составляет в среднем 1,15 у. е. (0,230 Д); опытной, обработанной пуромицином, — 1,21 у. е. (0,242 Д). Статистическая вероятность различия  $p=0,5$ .

Параметры белоксинтезирующих рибосом, за которые принято относительное количество остаточных РНК в препаратах, гидролизированных в рибонуклеазе в течение оптимальных длительностей, в цитоплазме фибробластов контрольной группы в среднем составляют 0,065—0,10 у. е. (0,013—0,020 Д), что соответствует 6—9% от исходного максимума относительного общего содержания РНК в цитоплазме фибробластов негидролизированных препаратов; в цитоплазме фибробластов опытной группы, обработанной пуромицином, параметры составляют в среднем 0,035—0,020 у. е. (0,007—0,004 Д) и 1,7—3% от исходного максимума общего содержания РНК в негидролизированных, но обработанных пуромицином препаратах фибробластов. Статистическая вероятность различия сравниваемых величин абсолютная  $p=0,0001$  (рис. 3. А, Б, В).

Если принять параметр белоксинтезирующих рибосом, определяемый в постгидролизатных препаратах фибробластов контрольной группы, условно за 100%, то соответствующий параметр фибробластов, обработанных пуромицином, составляет 30—40%. Таким образом, обработка пуромицином приводит к распаду 60—70% рибосом и тем самым ингибирует белковый синтез на столько же процентов.

Отмечаемое полное совпадение результатов исследования активности биосинтеза белка в эксперименте, проведенном на уровне количественной цитохимии, с теоретически предполагаемым, безусловно, говорит об информативности способа и позволяет рекомендовать его для изучения функциональной белоксинтезирующей активности рибосом клеточных структур.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бернхард С. Структура и функция ферментов, «Мир», М., 1971.
2. Жгенти Ц. Я. Сообщения АН ГССР, 68, 3, 749—752, 1972.
3. Жгенти Ц. Я. Сообщения АН ГССР, 70, 2, 477—480, 1973.
4. Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия, «Мир», М., 1969.
5. Пирс Э. Гистохимия, ИЛ, М., 1962, 188—189.
6. Спириди А. С., Гаврилова Л. П. Рибосома, «Мир», М., 1971.
7. Черняк Е. А. В сб.: Проблемы функциональной морфологии, Рига, 5, 1973, 111—128.
8. Шапот В. С. Нуклеазы, «Медицина», М, 1968.
9. Blobel G. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 68, 4, 832—835, 1971.
10. Branlant C., Widada J. S., Kroil H., Ebel J. P. Nucleic acids Res., 3, 7, 1671—1687, 1976.
11. Pieczek G., Model P., Robertson H. D. J. Mol. Biol., 90, 2, 191—214, 1974.
12. Rich A. In: Ribosomes, Cold Spring Harbor, 1974, 871—884.
13. Steitz G. A. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol., 34, 621—630, 1969.
14. Takahami M., Zubay C. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 51, 834—839, 1964.

ც. შლენტი

საქართველოს ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს კ. ერისთავის სახელობის  
ექსპერიმენტული და კლინიკური ქირურგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ამ ნაშრომით დადასტურებულია, რომ ცილის ბიოსინთეზის აქტივობის რაოდენობრივი ციტოქიმიური განსაზღვრის წესი, რომელიც წინათ იქნა შემოღებული, ფრიად ინფორმაციულია. ცილის სინთეზის ხელოვნური ინჰიბირების პირობებში ჩატარდა ციტოქიმიური პარამეტრების მორფო-ფოტომეტრიული გაზომვები, რომლებიც მიხედვით განსაზღვრებენ ფუნქციურად აქტიური ცილის სინთეზში მონაწილე რიბოსომების რაოდენობას იმის მიხედვით, თუ რა რაოდენობისაა ნარჩენი რიბონუკლეაზით არაექსტრაპირებულ რნმ. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, რიბოსომებში განლაგებულ ინფორმაციული და ტრანსპორტული რნმ-ის ასოციატებთან არის გაიგივებული. ქათმის ჩანასახების ფიბრობლასტების უჯრედოვან კულტურებზე ანტიბიოტიკ პურომიცინის შემოქმედებით, რომელიც რიბოსომული სუბერთეულების დისოციაციის გზით საერთოდ აფერხებს ცილის სინთეზს, რიბოსომების ცილის სინთეზი დაქვეითდა 60—70%-ით. მიღებული შედეგები მიუთითებენ, რომ პურომიცინის შემოქმედებით მოხდა საცდელი ჯგუფების ფიბრობლასტების რიბოსომების დაშლა, რაც ციტოქიმიურად დადასტურდა.

## QUANTITATIVE CYTOCHEMICAL STUDIES ON THE EFFECT OF ANTIBIOTIC PUROMYCIN ON PROTEIN-SYNTHESIZING RIBOSOME ACTIVITY OF THE HEN EMBRYO FIBROBLASTS

ZHENTI TS. J.

Institute of Experimental and Clinical Surgery, Ministry of Health of the Georgian SSR, Tbilisi

### S u m m a r y

The method of quantitative cytochemical determination of protein biosynthesis, described earlier elsewhere, has proved to be informative. Under the conditions of artificial inhibition of protein biosynthesis morphometrical measurements of cytochemical parameters were carried out which approximately determined the number of functioning protein-synthesizing ribosomes according to the amount of residual RNA, nonextractable by ribonuclease. This RNA was identified as innerribosomal associates mRNA—tRNA of translating ribosomes. Experimental effects on cellular culture of hen embryo fibroblasts by antibiotic puromycin dissociating ribosomal subunits led to 60—70% decrease of the parameters of protein-synthesizing activity of ribosomes in the cytoplasm of fibroblasts, as compared to those of the control group. The obtained results indicate that puromycin administration results in the dissociation of ribosomes in the fibroblasts of the experimental group.

УДК 616.36+618.196

ПАТОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ОРГАННОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ТРАНСПЛАЦЕНТАРНОГО ДЕЙСТВИЯ КАНЦЕРОГЕНОВ

Л. М. Шабад, Н. И. Голубь

Онкологический научный центр АМН СССР, Москва

Поступила в редакцию 14.12.1978

С помощью метода органного культивирования изучено трансплацентарное действие канцерогенных веществ — полициклических ароматических углеводородов, карбоматов, аминоазосоединений, нитрозосоединений, катицинолина и некоторых неканцерогенных аналогов — пирена, парааминоазотолуола. Все исследованные вещества оказали то или иное влияние на органичные культуры эмбриональной ткани легких, почек, печени, мозга. В частности, наблюдались аденомоподобные разрастания клеток сосудистых сплетений гиппокампа, вызванные нитрозотилмочевниной.

Наиболее выраженный эффект оказали заведомо канцерогенные вещества, под влиянием которых в эксплантатах наблюдались стимуляция роста, гиперпластические разрастания и доброкачественные новообразования. Полученные результаты укладывались в рамки представлений о предраке и встречались чаще с увеличением дозы канцерогена.

В настоящее время большое внимание уделяется различным канцерогенным факторам, присутствующим в окружающей человека среде. Однако кроме непосредственного риска существует опасность влияния канцерогенов на потомков путем воздействия на эмбрион через плаценту матери. Возможность такой трансплацентарной передачи была отмечена еще в 1927—1928 гг. [13, 7]. В дальнейшем работы в этом направлении значительно расширились, в результате чего было показано трансплацентарное blastomagenное действие целого ряда веществ. Представления о трансплацентарном blastomagenезе помогают пролить свет на некоторые явления, наблюдаемые в клинике онкологических заболеваний детского возраста.

Необходимо указать, что большую роль в выяснении проблемы трансплацентарного blastomagenеза играют экспериментальные исследования. Кроме опытов на животных, которые широко ведутся во всем мире, в нашей лаборатории впервые для изучения трансплацентарного канцерогенеза были использованы органние культуры эмбриональных тканей лабораторных животных. Начиная с 1966 г. [2], нами были проведены исследования, показавшие, как *in vivo*, так и *in vitro*, на органичных культурах легких и почек ряд особенностей трансплацентарного blastomagenеза [6].

Методика наших исследований заключается в следующем. Исследуемые вещества вводятся животным в течение последней трети беременности — так как введение канцерогенов именно в этом периоде приводит к дальнейшему возникновению опухолей у потомства. Перед

родами животных забивают, а исследуемую ткань используют для дальнейшего органного культивирования.

Как показали результаты наших опытов, практически все исследованные вещества (полициклические ароматические углеводороды, карбоматы, аминокзосоединения, нитрозосоединения, карцинолипин — вещество эндогенного происхождения, некоторые неканцерогенные аналоги — пирен, парааминоазотолуол и другие) оказали то или иное влияние на исследованные культуры эмбриональной ткани легких и почек. Однако наиболее выраженный эффект оказали заведомо канцерогенные вещества, под влиянием которых в эксплантатах наблюдались, во-первых, стимуляция роста, а во-вторых, гиперпластические изменения эпителия.

Наблюдаемая стимуляция роста проявлялась в том, что почти во всех многочисленных сериях наших опытов подопытные культуры росли лучше контрольных. Дистрофические и некротические изменения, закономерно наступавшие в них, были менее выражены и развивались позднее. В результате подопытные культуры сохранялись дольше, чем контрольные. Например, в опытах Э. Е. Сметанина с нитрозосоединениями контрольные культуры эмбриональной легочной ткани жили не более 30—33 дней, а некоторые подопытные сохранялись до 50 дней. На первый взгляд это кажется парадоксальным, так как любое канцерогенное вещество, казалось бы, должно оказывать на ткань прежде всего токсическое действие. По-видимому, при применении определенных доз канцерогена проявляется не только токсическое, но и ростстимулирующее действие канцерогена, которое, вероятно, превалирует в органных культурах. Напомним, что еще в 1939 г. Рейман и Гаммет наблюдали ускорение роста водоросли *Obelia geniculata* под влиянием 1, 2, 5, 6-добензантрацена [15]. В 1944 г. была опубликована работа [5], в которой было показано, что мазь с содержанием канцерогена, в частности с 9, 10-диметил-1,2-бензантраценом, ускоряет заживление экспериментальных ран кожи у мышей. Нельзя не отметить впрочем, что стимулирующим влиянием на органные культуры обладают не только канцерогенные вещества, но, хотя и в меньшей степени, и неканцерогенные аналоги, как например антрацен и парааминоазотолуол.

Дальнейшее изучение подопытных и контрольных органных культур показало, что в подопытных эксплантатах обнаруживается ряд таких морфологических изменений, которые мы никогда не встречали в контроле. Более того, эти изменения укладывались в рамки наших представлений о предраке. Они представляли ряд определенных специфических изменений, характерных для действия канцерогенов, учащавшихся с увеличением дозы. К специфическим гиперпластическим изменениям относились: очаговые разрастания эпителия бронхов в легких и канальцев в почках, диффузная гиперплазия атипического эпителия, приводящая к сплошным разрастаниям типа пластов, и, наконец, доброкачественные опухоли — аденомы легких в культурах легочной ткани и цистоаденомы в культурах эмбриональной почечной ткани. Все эти изменения полностью соответствуют стадиям предрака, которые хорошо нам знакомы по многочисленным морфологическим исследованиям развития различных опухолей у человека и животных [4].

При этом поражает быстрота развития этих изменений в органных культурах. Так, первые аденомы легких были обнаружены в культуре на 2—4-й день культивирования, а через 2 недели аденомы легких имелись в 2/3 эксплантатов. Цистоаденомы почек появились примерно ко 2-й неделе культивирования. Несмотря на столь быстрое появление опухолей имели место предшествующие им стадии гиперплазии и очаговой пролиферации.

Дальнейшие работы в течение 5 последних лет привели нас к созданию новых экспериментальных моделей, таких как <sup>органн</sup>культуры эмбриональной ткани печени, желудка и мозга. На <sup>них бы</sup>ло продолжено изучение трансплацентарного и непосредственного действия веществ самых разных классов — аминокзосоединений, нитрозосоединений и др. В результате проведенных исследований [3] было обнаружено, например, что эмбриональная ткань печени мышей и крыс при трансплацентарном действии исследованных веществ претерпевает ряд изменений, которые сводятся к развитию зоны роста вокруг эксплантатов, их распластыванию по поверхности субстрата и

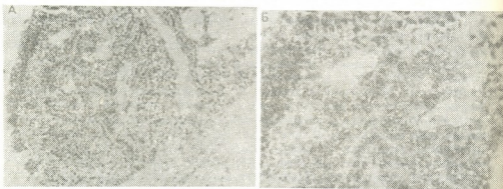


Рис. 1. Папиллярно-аденоматозные очаговые разрастания эпителия сосудистого сплетения. НЕМ, 60 мг/кг, крысы. Окраска гематоксилин-эозином.  $\times 150$  (А) и  $300$  (Б)

развитию очагов пролиферации базофильных клеток, образующих цистоподобные структуры, а также к пролиферации овальных клеток, образующих железистоподобные структуры. Возникающие в эксплантатах печени изменения имели сходство с теми ранними изменениями, которые возникают в опытах *in vivo*, например при действии нитрозодиэтиламина. Таким образом, органнн культуры эмбриональной печени могут быть удобной моделью для изучения ранних предопухолевых изменений в процессе трансплацентарного канцерогенеза.

Исследование трансплацентарного действия нитрозозтилмочевинн было проведено на органнн культурах эмбрионального мозга крыс из области гиппокампа — именно в этой части мозга наиболее часто локализуются опухоли у потомства при трансплацентарном действии нитрозосоединений и, в частности, нитрозозтилмочевинн [12]. Анализ наших опытов показал, что эмбриональная ткань мозга отличается высокой чувствительностью к данному канцерогену. Это проявилось в лучшей выживаемости подопытных культур по сравнению с контролем и в появлении своеобразных разрастаний эпителия сосудистого сплетения, в отдельных случаях напоминавших аденомы (рис. 1). При этом, как и на предыдущих моделях, была показана зависимость наблюдаемого эффекта от дозы. Так, при дозе 30 мг/кг нитрозозтилмочевинн количество морфологических изменений составило 9,1%, а при дозе 60 мг/кг — 28% [1].

Таким образом, как показали наши исследования предыдущих и последних лет, органнн культуры эмбриональных легких, почек, печени, мозга и других органов могут быть с успехом использованы для исследования вопросов трансплацентарного бластомогенеза. Сущность таких культур заключается в том, что в них представлены не отдель-



ные клетки, а тканевая система исходного органа. Например, в эксплантатах легкого сохраняются бронхиолы, альвеолы, сосуды, а в эксплантатах почек — клубочки, каналцы. Именно на таком надклеточном уровне можно изучать канцерогенез *in vitro*, видеть предрак. При этом в принципе достоверность наблюдений *in vitro* не меньше, чем *in vivo*. Короче говоря, нам кажется, что наблюдения, сделанные на органных культурах, ближе стоят к организму, чем те, которые можно сделать на однослойных клеточных культурах. Следует подчеркнуть, что изменения, наблюдаемые в органных культурах, возникают в более короткий промежуток времени по сравнению с опытами *in vivo*. Примером может служить наша работа с ДДТ. Это вещество вызывало в культурах

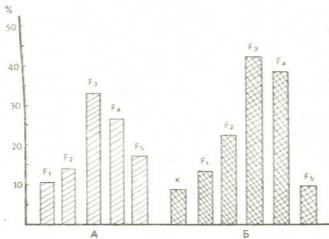


Рис. 2. Трансплацентарный бластомогенный эффект ДДТ (концентрация в корме 10 мг/кг) в 5 поколениях мышей в опытах:

А — частота предаденоматозных изменений в органных культурах легких;  
 Б — частота аденом легких; К — контроль

легочной ткани от мышей 5 генераций ряд морфологических изменений, которые нарастали с увеличением дозы и позволили определить ДДТ как слабый канцероген. Проведенные параллельно опыты *in vivo* на мышах тех же 5 генераций подтвердили этот вывод. Как видно из графика, между результатами опытов *in vitro* и *in vivo* имеется полное совпадение (рис. 2). Между тем, результаты *in vitro* были получены на 2 года раньше, чем *in vivo*. Таким образом, органные культуры могут явиться методом для выявления и оценки канцерогенности различных химических соединений [8, 9].

Трансплацентарный бластомогенез является, к сожалению, не только экспериментальным феноменом. В 1966—1969 гг. в одной из больниц США было зарегистрировано 8 случаев заболевания молодых девушек и женщин 15—22 лет аденокарциномой влагалища [11]. Общеизвестно, что этот вид рака встречается нечасто и, как правило, у пожилых (не моложе 50 лет) и старых женщин. Неожиданное и необычное заболевание привлекло особое внимание и заставило изучить анамнез не только самих больных, но и их родственников. Оказалось, что наиболее вероятной причиной развития рака было то, что матери больных принимали во время беременности эстрогены и, в частности, диэтилstilbэстрол. В том же 1971 г. появилось сообщение Грунвальда и соавторов, озаглавленное «Рак влагалища после лечения матерей синтетическими эстрогенами», в котором приводилось еще 5 случаев аденокарцином влагалища у девушек в возрасте 15—20 лет



[10]. Число молодых женщин, подвергшихся трансплацентарному воздействию эстрогенами и заболевших раком влагалища, к концу 1977 г. к этому времени достигло уже 500. Приведенные факты привлекли пристальное внимание ученых и клиницистов. Сразу же после этих печальных событий Миллер [14] подчеркнул их значение и призвал к дальнейшим исследованиям в этом направлении. В самое последнее время (28 мая 1978 г.) появилось специальное сообщение директора Национальной противораковой программы США, в котором поднимается вопрос о риске заболеть раком матки и раком молочной железы после приема эстрогенов в виде противозачаточных пилюль. В этой программе также указывается на то, что эстрогены, принимаемые во время беременности, могут кроме канцерогенного действия, оказать вредное влияние на плод: например, у девочек, подвергшихся трансплацентарному воздействию диэтилстильбэстрола, часто наблюдались влагалищные нарушения и изменения шейки матки, а у мальчиков — аномалии мочеполовых органов. Естественно возникает вопрос: не индуцируются ли эстрогенами другие виды и локализации рака у человека, кроме рака влагалища? Не проникают ли другие вещества, используемые в клинике, через плаценту и не являются ли они онкогенными? В этом плане следует обратить особое внимание на цитотоксические противоопухолевые препараты и на иммунодепрессанты, а также вещества, обладающие тератогенным и мутагенным действием.

Большую роль в этом вопросе могут сыграть экспериментальные исследования. При этом можно широко использовать и органнне культуры различных эмбриональных тканей.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Голубь Н. И., Шабад Л. М. Бюлл. эксп. биол. и мед., **86**, 10, 496—498, 1978.
2. Колесниченко Т. С. Вопросы онкологии, 1966, 12, 39—48.
3. Попова Н. В. Канцерогенные N-нитрозосоединения (Материалы III симпозиума), 1978, Таллин, 85—86.
4. Шабад Л. М. Предрак в экспериментально-морфологическом аспекте, «Медицина», М., 1967.
5. Шабад Л. М., Клейненберг Г. Э., Прокофьева О. Г. Бюлл. эксп. биол. и мед. **17**, 3, 61—64, 1944.
6. Шабад Л. М., Колесниченко Т. С., Сорокина Ю. Д. Трансплацентарный blastomogenesis и органнне культуры, «Медицина», М., 1975.
7. Shabad L. M. Compt. Rend. Soc. Biol., **99**, 1550—1551, 1928.
8. Shabad L. M., Kolesnichenko T. S., Nikonova T. V. Int. J. Cancer, **9**, 365—373, 1972.
9. Shabad L. M., Kolesnichenko T. S., Nikonova T. V. Int. J. Cancer, **11**, 688—693, 1973.
10. Grunwald P. New Engl. J. Med., **285**, 390—392, 1971.
11. Herbst A. L. New Engl. J. Med., **284**, 878—881, 1971.
12. Jvanovic S. In: Transplacental carcinogenesis W HO-IARC 4, 92—99, 1973.
13. Lynch C. J. Exp. Med., **46**, 917—933, 1927.
14. Miller R. J. Nat. Cancer Inst., **47**, 1169—1171, 1971.
15. Reiman S., Hammet F. Am. J. Cancer, **25**, 4, 87—89, 1935.

სსრკ მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ონკოლოგიური სამეცნიერო ცენტრი, მოსკოვი

## რ ე ზ ი უ მ ე

ორგანული კულტივირების მეთოდით შესწავლილ იქნა ზოგიერთი კანცეროგენული ნივთიერების (პოლიციკლური არომატული ნახშირწყალბადების, კარბომატების, ამინოაზო- და ნიტროზოშენაერთების, კარცინოლიპინის) და ზოგიერთი არაკანცეროგენული ანალოგის (პირენის, პარაამინოაზოტოლუოლის) ზემოქმედება ემბრიონულ ქსოვილთა კულტურაზე. ყველა ამ ნივთიერებამ ერთგვარი გავლენა მოახდინა ფილტვის, თირკმლის, ღვიძლისა და ტვინის ემბრიონული ქსოვილების ორგანულ კულტურებზე. კერძოდ, აღინიშნა ჰიპოკამპის სისხლძარღვოვანი წნულის უკრედა ადენომისნაირი ზრდა, რაც ნიტროზოეთილშარდოვანათი იყო გამოწვეული.

ყველაზე ძლიერ ცნობილმა კანცეროგენებმა იმოქმედეს: მათი გავლენით ექსპლანტატებში შესამჩნევი იყო ზრდის სტიმულაცია, ჰიპერპლასტური წანაზარდები და კეთილთვისებიანი წარმონაქმნები. მიღებული შედეგები ესადაგება წარმოდგენას კიბოსწინარე მდგომარეობის თაობაზე. ამგვარი მონაცემები მით უფრო ხშირი იყო, რაც უფრო მაღალი იყო კანცეროგენის დოზა.

## THE USE OF ORGAN CULTURE TO STUDY THE TRANSPLACENTAL ACTION OF CARCINOGENS

L. M. SHABAD, N. I. GOLUB

Oncological Scientific Center of the USSR Academy of Medical Sciences, Moscow

### S u m m a r y

The transplacental action of some carcinogens — polycyclic aromatic hydrocarbons, carbamates, aminoazocompounds, nitrosocompounds, carcinolipin and non-carcinogenic analogs (pyrene and paraaminoazotoluol) were studied in organ cultures.

All the substances used had a similar effect on the embryonal lung, kidney, liver and brain tissue organ cultures. For example, adenomolike focal growth of the Plexus chorioideus cells of hippocampus was observed after ethylnitrosourea treatment.

Most potent effect was induced by carcinogenic substances: higher viability and survival of the treated cultures, hyperplastic growth and neoplasia being observed. Such changes could be estimated as precancerous.

## К ПАТОГЕНЕЗУ ДИСТРОФИЧЕСКИ-ДЕСТРУКТИВНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНОГО АППАРАТА

О. Н. Гудушаури, Т. С. Кереселидзе, Л. Р. Гонгалдзе,  
Н. Н. Качарава, Б. М. Тогонидзе

*Тбилисский государственный медицинский институт*

Поступила в редакцию 10.1.1979

В работе на экспериментальном материале исследована роль токсинов в патогенезе дистрофически-деструктивных заболеваний опорно-двигательного аппарата. Выявлено значение стафилококкового и стрептококкового агентов в поражении тканей суставов и отмечена специфичность стрептококкового фильтрата по отношению к зоне роста и костной ткани.

В литературе широко освещен вопрос о влиянии микробных токсинов на нарушение деятельности разных систем и органов [1, 2, 3, 4, 5, 6]. Однако специальных исследований, посвященных особенностям действия токсических субстанций микробов на структурно-функциональное состояние опорно-двигательного аппарата, в доступной нам литературе обнаружить не удалось. Между тем существование ряда дистрофически-деструктивных заболеваний опорно-двигательного аппарата с неизвестной этиологией и перенесенной инфекцией в анамнезе больных заставляет предполагать роль токсического агента в патогенезе этих заболеваний.

Цель данной работы: на экспериментальном материале изучить действие токсических субстанций разных микробов на мышечную, костную и хрящевую ткани, установить степень их структурно-функциональных повреждений и выявить наиболее специфический для опорно-двигательного аппарата повреждающий агент. Исследование проводилось на неполовозрелых белых крысах, разделенных на 3 серии опытов. I серия животных подвергалась инъекции фильтрата культур стрептококка, II серия — культур стафилококка, в III (контрольной) серии инъецировался бульон, на котором выращивались вышеупомянутые микробы. Фильтрат, использованный в качестве нативного токсина, готовили по следующей методике: бактерии стрептококка А группы (тип — 5) и стафилококк штамма 209 пассировались через организм белых крыс и выращивались в 0,4%-ном мартеновском бульоне с глюкозой (для стрептококка) или в бульоне Хотингена (для стафилококка) при pH 7,2—7,4.

Бульон с микроорганизмами в течение 72 ч ставили в термостат при 37°C с последующей фильтрацией через фильтр Шамберлана. Изготовленные таким образом токсины вводились белым крысам в дозе 0,8 мл на уровне верхней трети икроножной мышцы. Животные забивались в сроки 1, 2, 3, 4 недели после инъекции. Материал изучался рентгенологически, гистологически, морфометрически.

Исследование показало, что рентгенологически у животных I се-

Эксп. № 1353  
202 520000000

при опытах наблюдалась резкая деформация конечностей, неравномерность суставных поверхностей и изменение зоны роста.

Под микроскопом структурные изменения выявились еще **нагляднее** как в мягких, так и в твердых тканях. В мышечной ткани обнаруживались обширные некрозы, гомогенизация и фрагментация волокон, а сохранившие нормальное строение мышечные пучки были пронизаны сетью круглоклеточных инфильтратов. В сухожилиях: коллагеновые пуч-

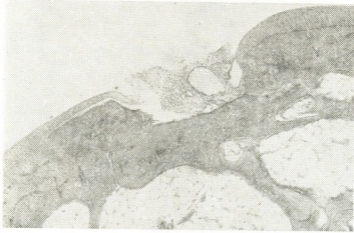


Рис. 1. Дефект в суставном хряще у животных первой серии опытов. Окраска гематоксилин-эозином.  $\times 57$

ки гофрированы и разволокнены, часть их гомогенизирована. Большая часть клеток некротизирована. Чередование нормальных и дистрофически измененных участков в мышечной и сухожильной ткани создавало пестроту их окраски. В суставном хряще на одной из оголенных субхондральных костей обнаруживались выемки размером  $50 \text{ мкм} \times 10 \text{ мкм}$  (рис. 1). Примыкающие к выемкам участки суставного хряща были дистрофичны и некротизированы. Суставной хрящ на значительном расстоянии от выемки разрыхлен вдоль базофильной ли-



Рис. 2. Фиброзный панус, сращенный местами с суставным хрящем, у животных I серии опытов. Окраска гематоксилин-эозином.  $\times 57$

нии и отслоен от субхондральной кости и выемки. Фиброзная ткань, заполняющая в подобных участках дефекты хряща, содержала и участки метаплазии фиброзных клеток в хрящевые.

В других случаях над суставным хрящем со стороны синовиальной оболочки нависал фиброзный панус, сращенный местами с его тканью (рис. 2). В участках сращения отмечался постепенный переход фиброзных клеток в хрящевые.

В субхондральных отделах костей балки были окружены, деформированы. В связи с деформацией балок было нарушено и прямолинейное расположение столбиковых клеток, которые располагались зигзагообразно (рис. 3). Костная ткань вокруг столбиковых клеток во многих участках была резорбирована, и многие из них непосредственно соприкасались с элементами межкостных пространств. Толщина

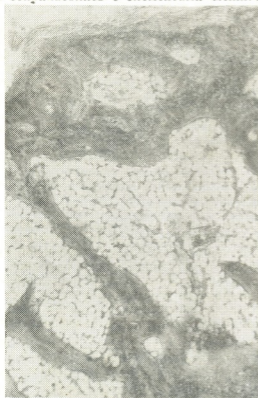


Рис. 3. Нарушение прямолинейного расположения столбиковых клеток у животных I серии опытов. Окраска пикро-фуксином.  $\times 57$

зоны роста была резко снижена (от 200—250 мкм в норме до 50—100 мкм в эксперименте), общая же ее длина резко увеличена (от 6—7 мкм до 8—10 мкм).

По мере увеличения сроков эксперимента рентгенологически наблюдалась тенденция к выявлению костной деформации, однако по данным микроскопических наблюдений дистрофически-деструктивные изменения прогрессировали. Это особенно хорошо выявлялось в хрящевой ткани, в которой некротизированные участки становились обширными, суставной хрящ разволокнялся и в больших участках был замещен фиброзной тканью. В участках, где суставной хрящ сохранял более или менее нормальную гиалиновую структуру, он имел неравномерную толщину с чередованием гиперплазированных зон с резко

истонченными краями. В зоне роста имела тенденция к выпрямлению зигзагообразного расположения, однако число нормальных столбиковых клеток было понижено, а число локальных некротических участков резко увеличено. Отмечались некрозы и в костной ткани, особенно в эпифизарных отделах костей.

Во II серии опытов рентгенологически деформация костей не наблюдалась, однако поверхность суставного хряща была неравномерной. Микроскопически в мягких тканях определялись значительные дистрофически-деструктивные изменения с некрозом и гомогенизацией. В суставном хряще также наблюдались аналогичные с I серией опытов изменения. Выемки в суставном хряще местами были более обширны-

ми с глубокими — 1000 мкм × 10 мкм (рис. 4), однако деформация костей и поражение зоны роста отсутствовали. Столбиковые клетки имели типичную для данного вида животных структуру костной ткани, размеры и конфигурация которой соответствовали норме. В поздние сроки эксперимента в мягких тканях резервирующие некротические участки были замещены нежной соединительной тканью. В двух случаях наблюдалось восстановление целостности суставного хряща, хотя без свойственной для него структурной зональности. Во всех других случаях формировалась морфологическая картина деформирующего артроза.



Рис. 4. Выемки в суставном хряще у животных II серии опытов. Окраска гематоксилин-эозином. ×57

III (контрольная) серия опытов во всех случаях давала картину нормы.

Таким образом, изучение действия токсинов на экспериментальном материале показало, что в элементах опорно-двигательного аппарата белых крыс дистрофически-деструктивные изменения наступали при инъекциях как стрептококкового, так и стафилококкового токсических агентов.

По распространенности процесса и избирательности повреждения зоны роста, играющей главную роль в нормальном развитии костно-хрящевых структур, стрептококковый агент выявил себя более специфическим по отношению к опорно-двигательному аппарату.

Восстановлению дефектов суставного покрова, имеющих более распространенный характер во II серии опытов, способствовало, по-видимому, сохранение нормальной структуры и функции зоны роста и элементов костной ткани, что наглядно показало значение межтканевых взаимоотношений в процессах заживления и регенерации.

Указанные данные подчеркивают, роль токсинов в развитии дистрофически-деструктивных изменений, как непосредственно, так и через нарушение зоны роста, и открывают новые пути в профилактике и лечении дегенеративно-дистрофических заболеваний опорно-двигательного аппарата.



1. Альберт Э. Избирательная токсикология, «Медицина», М., 1971.
2. Попов И. Т., Козлечков Ю. А., Медведев О. И., Семенов П. Н. Актуальные вопросы клинической и экспериментальной токсикологии (Сборник научных трудов Горьковского НИИ гигиены труда и профзаболеваний), Горький, 1971, 16—18.
3. Сениюткин Б. И. Актуальные вопросы клинической и экспериментальной токсикологии (Сборник научных трудов Горьковского НИИ гигиены труда и профзаболеваний), Горький, 1971, 74—77.
4. Bifel D. J., Grenberg J. H., Cook J. L. Canad. J. Microbiol., 23, 8, 1062—1068, 1977.
5. Carballal G., Rodriguer M., Frigerio M. S., Vasquer C. J. Infect Disease, 135, 3, 367—373, 1977.
6. Schook L. B., Carrick L., Berk R. S. Canad. J. Microbiol., 23, 6, 823—826, 1977.

საყრდენ-მამოძრავებელი აპარატის დისტროფიულ-დესტრუქციული დაავადებების პათოგენეზისათვის

ო. ლუღუაშვილი, თ. კირილიძე, ლ. გონგაძე, ნ. კახარავა, ბ. ტოგონიძე

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

ექსპერიმენტულ მასალაზე, ჰისტოლოგიური, მორფომეტრიული და რენტგენოლოგიური მეთოდების გამოყენებით შესწავლილ იქნა ტოქსინების როლი საყრდენ-მამოძრავებელი აპარატის დისტროფიულ-დესტრუქციულ დაავადებათა პათოგენეზში. გამოვლენილია სტაფილოკოკური და სტრეპტოკოკური ტოქსიკური აგენტების როლი სახსრების ქსოვილთა დაზიანებაში.

აღნიშნულია, რომ სტრეპტოკოკური ფილტრატი გამორჩევით მოქმედებს, როგორც ზრდის ზონისა და ძვლოვანი ქსოვილის დაზიანების გამომწვევი ფაქტორი.

PATHOGENESIS OF DYSTROPHIC-DESTRUCTIVE DISEASES OF THE SUPPORTING-MOTIVE APPARATUS

O. N. GUDUSHAURI, T. S. KERESLIDZE, L. R. GONGADZE,  
N. N. KACHARAVA, B. M. TOGONIDZE

State Medical Institute, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

Using histological, morphological and roentgenological methods, the role of toxins in the pathogenesis of dystrophic-destructive diseases of the supporting-motive apparatus was studied.

The importance of staphylococcal and streptococcal toxicant agents in the affected limb-joint tissue has been revealed.

The specificity of streptococcal filtrate to the bone tissue and growth region is noted.



УДК 595.726.591.553(479.2)

ЭНТОМОЛОГИЯ

## ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ БИОМАССЫ ГРУППИРОВОК ПРЯМОКРЫЛЫХ (*ORTHOPTERA*) СТЕПЕЙ И ПОЛУПУСТЫНЬ ИОРСКОГО ПЛОСКОГОРЬЯ В ЗАКАВКАЗЬЕ

М. В. Столяров

*Грузинский научно-исследовательский институт защиты растений, Тбилиси*

Поступила в редакцию 2.2.1978

Биомасса группировок изучалась в ряде растительных формаций Ширакской степи и Эльдарской полупустыни. Весной она минимальна и определяется плотностью. Наибольшего видового разнообразия и наивысшей биомассы группировки достигают к середине лета; заметное снижение этих параметров происходит в сентябре. В летний период величина биомассы группировок определяется не только плотностью, но и видовым составом их доминантов. Темпы нарастания биомассы более стремительны в первую половину лета. В степных биоценозах Шираки биомасса характеризовалась следующими величинами: апрель—менее 0,5 кг; май—1,5—2,5 кг; июнь—4—9 кг; июль и август 10—20 кг; сентябрь 3—6 кг живого веса на 1 га. В полынно-солянковой формации Эльдари она была минимальна в течение всего периода наблюдений, а в аридном редколесье в засушливом 1975 году достигла 45 га. В ряде биотопов аридных ландшафтов прямокрылые обычно продуцируют наибольшую среди всех других напочвенных беспозвоночных биомассу.

В сводных экологических работах последнего времени существенное внимание уделяется количественным характеристикам компонентов биоценозов, в значительной мере определяющим динамику потоков вещества и энергии [5, 9]. Однако уровень изученности этих вопросов для разных природно-географических регионов и различных групп животных не одинаков. Если позвоночные, в частности млекопитающие, исследуются в данном аспекте уже в течение продолжительного времени, то беспозвоночные, в том числе насекомые, только начинают изучаться.

Для прямокрылых насекомых в Советском Союзе фрагментарные данные подобного характера приводятся лишь в некоторых биоценологических исследованиях [2, 6, 11, 12] и немногих ортоптерологических работах [1, 7, 8, 17]. В Закавказье этот вопрос изучался только для высокогорий [13, 14, 16]. Данные, приведенные в настоящей статье, получены автором в результате исследований 1975—1977 годов, проведенных в некоторых биоценозах Иорского плоскогорья, расположенного на границе Грузии и Азербайджана.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Указанный район достаточно подробно изучен как в физико-географическом, так и в ботаническом отношении [3, 4, 10] и не требует специального описания. Поэтому ниже приводится лишь краткая ха-

рактеристика основных растительных формаций обследованных участков.

Наибольшую часть изучаемой территории занимают бородачевые степи, которые обследовались нами в окрестностях пос. Касрицкали и Вашлованского заповедника (Ширакские степи). Доминантом повсеместно является бородач *Botriochloa ischaemum*. В местах с наиболее благоприятными экологическими условиями (более глубокие и увлажненные почвы в депрессиях на северных склонах и на ровных местах) распространена бородачево-солодковая формация, в которой субдоминантами и субэдификаторами являются солодка *Glycyrrhiza glabra*, *Vicia hirsuta* и некоторые другие бобовые; из злаковых *Phleum phleoides*, *Bromus japonicus*; из разнотравья подмаренник *Galium verum*, *Eryngium campestre*, *Aspera humifusa*, *Potentilla recta*. В основном здесь преобладают стержнекорневые растения. Кроме них существенную роль играют *Koeleria macrantha*, *Medicago coerulea*, *Trifolium campestre* и некоторые другие виды. Типчаково-бородачевая растительность с ксерофильным разнотравьем занимает преимущественно склоны холмов северной экспозиции. Субэдификаторами здесь являются типчак и ксерофильное разнотравье: *Galium verum*, *Picris strigosa*, *Scorzonera eriosperma*, *Inula britannica* и другие. Кроме того, обычны бобовые *Medicago coerulea*, *Onobrychis kachetica*, *Astragalus brachycarpus*. Ранней весной обильны эфемеры и эфемероиды *Arabidopsis thaliana*, *Helianthem salicifolium*, *Crocus adamii*, *Gagea comutata*.

Бородачево-пальчуровая растительность с обыкновенным и кавказским бородачом и эфемерами приурочена в основном к южным склонам холмов с маломощными почвами. В бородачниках этого типа кусты держи дерева (*Paliurus spina—christi*) разбросаны отдельными пятнами, реже они образуют кочечкустарниковые ассоциации — аналоги шибляка, в которых участвует так же *Caragana grandiflora*, *Astragalus caucasicus* и некоторые другие виды. Эдификатором этих сообществ является бородач обыкновенный, а субэдификатором бородач кавказский (*B. caucasicus*). По сравнению с предыдущими формациями здесь большую роль играют эфемеры *Alyssum campestre*, *Calipeltis cusularia*, *Trigonella spicata* и однолетники *Daucus carota*, *Crupina vulgaris*, *Stisolopus coronipifolia*. Из геофитов и многолетников характерны *Allium atroviolaceum*, *Merendra trigyna*, *Picris strigosa*, *Teucrium polium* и другие.

Полупустынные сообщества обследовались нами в районе Эльдарской возвышенности (урочище Самухи), где доминируют формации с полынью *Artemisia fragrans*. В полынно-солянковой формации совместно с полынью произрастает *Salsola ericoides* и в незначительной примеси *S. pestifer* и *S. dendroides*. В бородачево-полынно-эфемерово-формации кроме эдификаторов в травостое пятнами участвуют *Poa bulbosa v. vivipara*, *Medicago minima*, *Bromus japonicus*, *Lepidium vesicarium*, *Torularia contortuplicata* и некоторые другие виды, большинство из которых — эфемеры. Специфична растительность аридного редколесья, произрастающая на участке Самухи, примыкающем к ущелью Пантишара. Здесь, среди деревьев *Pistacia mulica* встречаются обыкновенный бородач, полыни, такие полупустынные элементы, как *Peganum harmala* и *Alhagi pseudoalhagi*, в западинках — *Sorghum*

*halipense*. В то же время весной местами обычен смешанный эфемерный покров из *Bromus japonicus*, *Hordeum crinitum*, *Linum corymbulosum*, *Aegilops squarrosa* и других видов.

Видовой состав, относительное обилие и динамика плотности прямокрылых насекомых изучались методом трансект, кошением энтомологическим сачком и сбором за единицу времени (обычно за 1 час). Кроме этого абсолютная плотность прямокрылых определялась не менее, чем на 8 площадках  $50 \times 50$  см типичных участков каждой растительной формации в период каждого учета. Для определения сырого (живого) веса отдельных видов в период учетов взвешивалось на торсионных весах не менее чем по 10 особей самцов и самок, а затем вычислялся средний вес вида (соотношение полов всех видов было близким 1:1). Виды, относительное обилие которых составляло менее 5%, в расчетах не учитывались. Абсолютно сухой вес определялся зимой по общепринятой методике. Моментальный запас (м. з.) биомассы группировок прямокрылых рассчитывался исходя из плотности и процентного соотношения видов на опытных участках в период учетов. В табл. 2 и 3 м. з. биомассы группировок приводится в г на  $1 \text{ м}^2$ .

### СТРУКТУРА ГРУППИРОВОК И ДИНАМИКА БИОМАССЫ

Структура группировок прямокрылых, а следовательно и их биомасса, определяется как составом видов, так и их относительным обилием, которые могут изменяться под влиянием погодных условий. Поэтому ниже приводится краткий анализ изменений группировок прямокрылых в годы исследований.

1975 год был жарким и засушливым, особенно в весенний период, а 1976 — более влажным и относительно прохладным. 1977 год приближался по погодным условиям к средним многолетним показателям.

В Эльдарской полупустыне наименьшее число видов отмечено в полярно-солянковой формации. Это широко распространенные *Calliptamus barbarus cephalotus* F.—W., *Notostaurus albicornis* Ev., *Doclostaurus tartarus* Uv. Вместе с ними здесь единично встречается *Derycoris uvarovi* Ram., *Thisoicetrus adpersus* Redt. и *Eremippus costatus* Tarb. Плотность этой группировки была минимальной в течение всего периода наблюдений и существенно не менялась по годам (табл. 2). В бородачево-полянно-эфемеровой формации и в аридном редколесье в период наблюдений доминировали первые три вышеуказанные вида и в заметном количестве встречался *Oedaleus senegalensis* Krauss. Кроме них здесь отмечались *Thisoicetrinus pterostichus* F.—W., *Chorthippus biguttulus* L., *Ochrilidia obtusa* Salfi, *Acrotylus insubricus* Scop. и некоторые другие виды. Особенно резко в засушливом 1975 году возросла плотность уже отмеченных выше трех видов, общих для всех растительных формаций Эльдари. Несколько менее отчетливо увеличили численность остальные перечисленные виды. В 1976 году по сравнению с предыдущим более обилие был *Platycleis affinis* Fieb. В среднем, как явствует из данных табл. 2, плотность прямокрылых в 1975 году в бородачево-полянно-эфемеровой формации составляла 4, а в аридном редколесье 12 особей на  $1 \text{ м}^2$ , причем в летний период отмечались миграции личинок и имаго прямокрылых из других формаций на участки аридного редколесья с хорошо развитой травянистой растительностью в западинах. В 1976 и 1977 годах в целом плот-

4. Серия биологическая, т. 5, № 3

ность прямокрылых здесь была ниже и в аридном редколесье не отличалась от таковой в бородачево-полянно-эфемерово-формации.

Основу группировок прямокрылых Ширакской степи составляют виды, представленные в табл. 1. Кроме них летом 1975 года в растительных формациях склонов северной экспозиции в относительно заметном количестве были представлены *Tylopsis lilifolia* F. и *Ch. macrocerus*.

Таблица 1

Доминирующие виды группировок прямокрылых Ширакской степи в годы исследований

Г о д	Сезон	Доминантные виды
1975	весна	Склоны с. экспозиции, бородачево-солодковая и типчаково-бородачевая формации <i>Chorthippus biguttulus</i> L.
1976		<i>Stenobothrus fischeri</i> Ev., <i>Platycleis vittata</i> Ch.
1977		<i>Chorthippus biguttulus</i> L.
1975	лето	<i>Calliptamus italicus</i> L., <i>Chorthippus mollis</i> Charp.
1976		<i>Platycleis vittata</i> Ch., <i>Chorthippus mollis</i> Ch.
1977		<i>Chorthippus mollis</i> Ch., <i>Chorthippus macrocerus</i> F.—W.
1975	весна	Склоны ю. экспозиции, бородачево-палиурусевая формация <i>Chorthippus biguttulus</i> L.
1976		<i>Chorthippus biguttulus</i> L., <i>Platycleis affinis</i> Fieb.
1977		<i>Chorthippus biguttulus</i> L.
1975	лето	<i>Calliptamus tenuicercis</i> Tarb., <i>Chorthippus mollis</i> Ch.
1976		<i>Platycleis affinis</i> Fieb., <i>Chorthippus mollis</i> Ch.
1977		<i>Chorthippus mollis</i> Ch., <i>Chorthippus macrocerus</i> F.—W., <i>Calliptamus tenuicercis</i> Tarb.

Влажной весной 1976 года здесь, помимо отмеченных в таблице видов, увеличилась численность личинок *Phaneroptera spinosa* B.—Bien., *Poecilimon geokshaicus* Stshel., *Isophya schneideri* Br.—W., а летом имаго *Parapholidoptera noxia* Ram., *Omocestus petraeus* Bris. и резко уменьшилась плотность прошлогоднего доминанта *C. italicus*. В бородачево-палиурусевой формации, помимо доминирующих видов, весной 1975 года в заметном количестве

отмечались так же *C. italicus*, *O. senegalensis*, *Oedipoda miniata* Pall. и *Oedipoda achochi* Sauss. В 1976 году летом здесь возросла численность *P. affinis* и *P. vittata*, а численность *C. italicus*, *C. tenuicercis* и ряда других видов сократилась. Все эти изменения определенным образом сказывались на динамике биомассы исследованных группировок.

Таблица 2

Моментальный запас (м. э) биомассы группировок прямокрылых Эльдарской полупустыни в годы исследований

Дата учета	Количество видов, преобладающих в группировке	Общая средняя плотность	м. э.	
			сырой вес	абсолютно сухой вес
полянно-солянковая формация				
24. V. 1975	2	0,5	0,043	0,011
13. VII	3	0,5	0,223	0,077
13. IX	3	0,5	0,244	0,078
15. V. 1976	2	0,5	0,013	0,003
23. VI	2	0,5	0,091	0,022
12. VIII	2	0,5	0,259	0,076
13. IX. 1977	2	0,2	0,097	0,033
бородачево-полянно-эфемеровая формация				
24. V. 1975	2	4	0,368	0,097
13. VII	2	4	1,601	0,667
13. IX	3	0,5	0,217	9,069
15. V. 1976	3	2	0,044	0,008
23. VI	4	3	0,454	0,135
12. VIII	4	2	0,649	0,203
13. IX. 1977	3	0,5	0,218	0,074
аридное редколесье с разнотравьем				
24. V. 1975	4	12	1,282	0,342
13. VII	4	12	4,544	1,520
13. IX				

прямокрылые практически отсутствуют

Как видно из данных табл. 2 и 3, биомасса колеблется существенным образом в течение вегетационного периода. Весной, в первые декады после отрождения прямокрылых, биомасса минимальна и определяется в основном их плотностью. Так, во всех биоценозах Шираки в апреле 1975 года сразу после отрождения она составляла лишь около 30—40 мг (сырой вес) на 1 м<sup>2</sup>, а в мае (1975—76 годов) была порядка 150—250 мг. Как видно из табл. 3, плотность личинок в этот период здесь тоже колебалась незначительно. В Эльдари, где отро-

дение прямокрылых происходит в начале мая, весной 1975 года их биомасса была в аридном редколесье примерно в четыре раза выше, чем в бородачево-полюнно-эфемеровой формации и в 30 раз выше, чем в полюнно-солянковой. Средняя плотность личинок в этот период здесь соответственно составляла 12—4—0,5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Весной 1976 года она, как и плотность личинок в этих формациях, колебалась менее существенно (табл. 2).

Таблица 3  
Моментальный запас (м. з.) биомассы группировок прямокрылых Ширакской степи в годы исследований

Дата учета	Количество видов, преобладающих в группировке	Общая средняя плотность	м. з. биомассы	
			сырой вес	абсолютно сухой вес
склон с. экспозиции, бородачево-солодковия формация без выпаса				
15. IV. 1975	2	0,5	5,039	0,011
20. V	3	2	0,247	0,076
10. VII	5	6	2,106	0,689
10. IX	5	3	0,455	0,128
14. V. 1976	3	3	0,149	0,032
20. VI	7	5	0,921	0,221
11. VIII	5	5	2,152	0,491
12. IX	4	3	0,597	0,165
склон с. экспозиции, титчаково-бородачевая формация с выпасом				
15. IV. 1975	1	0,3	0,028	0,008
20. V	2	1	0,140	0,043
10. VII	2	3	1,034	0,306
10. IX	3	2	0,325	0,096
14. V. 1976	2	2	0,030	0,005
20. VI	4	4	0,433	0,089
11. VIII	5	4	1,722	0,393
12. IX. 1977	4	2	0,398	0,110
склон ю. экспозиции, бородачево-палиуровая формация				
15. IV. 1975	2	0,5	0,037	0,009
20. V	3	1	0,129	0,039
10. VII	4	5	0,846	0,228
10. IX	4	2	0,538	0,135
14. V. 1976	3	2	0,168	0,037
20. VI	4	3	1,373	0,337
11. VIII	6	3	1,373	0,337
12. IX. 1977	3	2	0,470	0,120

Наибольшего видового разнообразия и наивысшей биомассы в исследованных биотопах группировки прямокрылых достигают к середине лета, обычно в июле. В этот период еще отчасти продолжают свою деятельность ранние виды, отрождающиеся в апреле — начале мая, и достигают уже взрослой фазы виды летние [15].



Хотя в биоценозах в августе уже происходит отмирание видов, а у летних еще продолжается интенсивное питание и накопление продуктивной продукции, способствующее увеличению их веса, поэтому показатели биомассы держатся на высоком уровне. Заметное снижение биомассы группировок в сентябре связано с завершением яйцекладок и начинающимся отмиранием поздних видов.

Таблица 4  
Литературные данные по биомассе прямокрылых некоторых аридных ландшафтов Советского Союза

Место исследования	Биомасса (живой вес, кг/га)	Литературные источники
Среднеазиатские пустыни северного типа	5,0—10,0	1
Ю. В. Алтай Курайская степь	0,880—7,850	2
Западная Сибирь, Барабинская степь	более 5,0	8
Западная Сибирь, степные ландшафты	1,0—30,0 (сухой вес)	11
Тувинская АССР, злаково-полянныи степи	30,0—40,0 (сухой вес)	12
Некоторые районы Ю. Туркмении	3,7—50,0 при вспышке 117,1—925	17

В летний период биомасса определяется не только плотностью, но в значительной мере и видовым составом доминантов в группировках. Так, в июле 1975 года в бородачево-паллиурсовой формации Ширази при плотности 5 особей биомасса группировки составила 0,846 г сырого и 0,228 г сухого веса, а в бородачево-солодковой формации при плотности 6 особей соответственно достигала 2,106 и 0,689 г на 1 м<sup>2</sup>. Таким образом, при плотности, различающейся менее чем на 20%, биомасса этих группировок различалась более чем в 2 раза — за счет преобладания на северных склонах более тяжелого саранчового *C. italicus*. В сентябре 1975 и 1977 годов при равной плотности прямокрылых в бородачево-солодковой формации (3 особи на 1 м<sup>2</sup>) абсолютно сухой вес биомассы группировки был соответственно 0,128 и 0,165, а сырой 0,455 и 0,597 г на 1 м<sup>2</sup> (за счет несколько большего участия в 1977 году *C. italicus* и относительно крупного кузнечика *P. vittata* (табл. 3).

В целом темпы нарастания биомассы более стремительны в первую половину лета. Если за сезон в различных биотопах Ширази она увеличивается в 25—50 раз (учеты 1975 года, табл. 3), то в период с середины июня по август лишь в 2—4 раза (1976 г.). Несмотря на разницу погодных условий этих лет и абсолютных показателей биомассы сам характер ее динамики в период исследований в Ширази оставался неизменным. Следует отметить также, что в высокогорьях Кавказа нами отмечалась сходная картина сезонной динамики биомассы группировок прямокрылых [16].

В среднем в степных биоценозах Ширази биомасса группировок прямокрылых (сырой вес) характеризовалась величинами следующего порядка: апрель — менее 0,5 кг; май — 1,5—2,5 кг; июнь 4—9 кг; июль август 10—20 кг и сентябрь 3—6 кг на 1 га. Как указывалось выше, колебания биомассы группировок в Эльдари были более существенны по годам и биотопам. В полянно-солянковой формации, при относительной стабильности плотности и состава группировок в годы исследований, она была минимальна и составляла в мае менее 0,5 кг, в июне около



1 кг, в июле и августе 2—2,5 кг и в сентябре 1—2 кг сырого веса на 1 га. В аридном редколесье и бородачево-полюнно-эфемеровой формации биомасса группировок была максимальна в засушливом 1975 году. В первой из них она уже весной превышала 10 кг, а летом достигла 45 кг сырого веса на 1 га при плотности 12 особей на 1 м<sup>2</sup>. В 1976 году биомасса группировок здесь была значительно ниже (табл. 2).

Как указывалось, работы, в которых содержатся сведения по биомассе прямокрылых в Советском Союзе, единичны. Интересно сравнить приводимые в них для аридных ландшафтов данные (табл. 4) с полученными нами. К сожалению, в этих работах отсутствуют сведения по динамике биомассы и лишь Д. И. Берман приводит сведения по биомассе кузнечиковых (в табл. 4 они нами объединены с данными по саранчовым). Таким образом, все приведенные здесь цифры характеризуют лишь саранчовых в летний период. Однако следует помнить, что в этих районах, в отличие от Кавказа и Крыма, кузнечиковые обычно немногочисленны и существенного влияния на суммарную биомассу группировок прямокрылых не оказывают. В целом наши данные сезонных максимумов вполне сопоставимы с материалами других авторов и имеют тот же порядок величин (если исключить массовые размножения саранчовых в Ю. Туркмении). Это свидетельствует о сходной роли прямокрылых в биоценозах аридных ландшафтов различных регионов Советского Союза, где они в ряде биотопов обычно продуцируют биомассу, наибольшую среди всех других напочвенных беспозвоночных.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бей-Биенко Г. Я. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 8, 4, 1949, 720—734.
2. Берман Д. И. Журн. общ. биол., 31, 4, 436—448, 1970.
3. Гвелесиани Г. Г., Клопотовский Б. А. Грузинская ССР, физико-географический и экономико-географический очерки, Географгиз, М., 1955.
4. Гулисашвили В. З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа, «Наука», М., 1964.
5. Дажо Р. Основы экологии, «Прогресс», М., 1975.
6. Злотин Р. И. Жизнь в высокогорьях, «Мысль», М., 1975.
7. Иванова И. В., Копанева Л. М. В сб.: Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в вузе и школе, Пермь, 1976, 72—73.
8. Куркин К. А., Стебаев И. В. Бюлл. Моск. общ. испыт. п природы, 64, 1, 51—60, 1959.
9. Одум Ю. Основы экологии, «Мир», М., 1975.
10. Сахадзе М. Е. Эколого-биологические и ценогические особенности растений бородачевой степи Восточной Грузии, «Мецинерба», Тбилиси, 1977.
11. Стебаев И. В. Зоол. журн., 47, 5, 661—675, 1968.
12. Стебаев И. В., Наплекова Н. И., Гукасян А. Б. Почвоведение, 9, 1964.
13. Столяров М. В. Изв. АН Груз. ССР, сер. биол., 1, 1, 51—56, 1975.
14. Столяров М. В. Экология, 1, 5—9, 1975.
15. Столяров М. В. Зоол. журн., 55, 11, 1460—1467, 1976.
16. Столяров М. В. Энтомолг. обозрение, 55, 3, 532—545, 1977.
17. Токгаев Т. Фауна и экология саранчовых Туркмении, «ылым», Ашхабад, 1973.



ა. სტოლიაროვი

საქართველოს სსრ სოფლის მეურნეობის სამინისტროს მეცნარეთა დაცვის სამეცნიერო-  
კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შირაქის ველისა და ელდარის ნახევარუდაბნოს სხვადასხვა მეცნარეულ  
საფარში შესწავლილ იქნა დაჯგუფებების ბიომასა. გაზაფხულზე ეს მასა მინი-  
მალურია და მწერები მჭიდრო ჯგუფებად არიან წარმოდგენილნი. შუა ზაფ-  
ხულში სწორფრთიანთა სახეობები განსაკუთრებით მრავალფეროვანია, მწერთა  
დაჯგუფებები მაქსიმალურად მრავალრიცხოვანია, ხოლო სექტემბერში მათი  
რაოდენობა და მრავალფეროვნება მნიშვნელოვნად მცირდება. ზაფხულში  
სწორფრთიანთა დაჯგუფებების ბიომასა გაზრდილია არა მარტო საერთო რაო-  
დენობით, არამედ დომინანტურ სახეობაათა მომრავლების გამოც. ბიომასის  
ზრდის ტემპები განსაკუთრებით ძლიერია ზაფხულის პირველ ნახევარში. ში-  
რაქის ველის ბიოცენოზებში 1 ჰექტარ ფართობზე მოდის ცოცხალი წონა: აპ-  
რილში — 0,5 კგ-ზე ნაკლები, მაისში — 1,5—2,5 კგ, ივნისში — 4—9 კგ, ივ-  
ლის-აგვისტოში — 10—20 კგ, სექტემბერში — 3—6 კგ. ელდარის ავშან-ჩა-  
რანის ფორმაციაში ბიომასა მინიმალური იყო დაკვირვების მთელ პერიოდში,  
ხოლო არიდულ მეჩხერ ტყეებში გვალვიან 1975 წელს 1 ჰექტარზე 45 კგ-ს აღ-  
წევდა. არიდული ლანდშაფტის ზოგიერთ ბიოტოპში სწორფრთიანთა ყველაზე  
მრავლად არიან სხვა ნიადაგის ზედაპირზე მცხოვრებ უხერხემლო ცხოველებ-  
თან შედარებით.

BIOMASS DYNAMICS OF THE ORTHOPTERAN ASSEMBLAGES IN  
IORI HIGHLAND, TRANSCAUCASUS

M. V. STOLYAROV

Institute of Plant Protection, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

The biomass dynamics of the Orthopteran assemblages has been studied  
in a number of habitats within Shiraki steppe and Eldari semidesert. In the  
spring period the biomass appeared to be minimal and its value depended  
mainly on larval density. The biomass reached its maximum in July—August  
and, apart from the density, it depended on average weight of dominating  
species imagoes. In Shiraki steppe, through out the study period, it oscillated  
in a narrow range from year to year and from habit at to habitat; the fol-  
lowing values are characteristic: May—less than 2.5 kg, June — 4—9; July—  
August—10—20; September 3—6 kg of living weight ha. In Eldari semidesert  
the biomass value was constantly minimal in Artemisia-Salsola plant associ-  
ation. In the summer of exclusively dry 1975, on plots of arid thin forest  
it reached 45 kg/ha living weight, probably for migrations from more  
xerophytic biotopes. In more wet seasons and years the biomass was  
remarkably higher in the same habitat.

УДК 561

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

## ПЫЛЬЦА РОДА *SYMPLOCOS* JACQ. ИЗ НЕОГЕНОВЫХ И ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

И. И. Шатилова

Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 27.4.1978

До настоящего времени в Западной Грузии пыльца *Symplocos* была известна из конкских и мэотических отложений. Для более молодых слоев плиоцена, а также для нижнего плейстоцена палинологические остатки этого рода указываются впервые.

Пыльцевые зерна характеризуются хорошей сохранностью, что позволяет изучить их морфологическое строение и сравнить с пыльцой как современных, так и ископаемых представителей симплокос.

Сопоставив собственные данные с данными других исследователей, автор устанавливает существование в неогеновых отложениях Западной Грузии четырех видов симплокос и прослеживает стратиграфические пределы их распространения.

При изучении киммерийских (средний плиоцен), гурийских (верхний плиоцен) и чаудинских (нижний плейстоцен) отложений Западной Грузии в составе палинологических комплексов нам удалось обнаружить довольно большое количество пыльцевых зерен, принадлежащих роду *Symplocos*, растения в прошлом широко распространенного на территории Европы, а ныне приуроченного лишь к тропическим и субтропическим областям Земного шара [2, 6].

До настоящего времени в Западной Грузии пыльца симплокос была известна из конкских и мэотических отложений [7, 8]. Для более молодых слоев плиоцена, а также для нижнего плейстоцена палинологические остатки рода указываются впервые.

Обнаруженные нами зерна симплокос характеризуются хорошей сохранностью, что позволило детально изучить их морфологическое строение и сравнить с пыльцой как современных, так и ископаемых представителей этого рода.

Сопоставив наши данные с данными других исследователей, мы установили существование в неогеновых отложениях Западной Грузии четырех видов симплокос. Поскольку палинологические остатки этих видов были обнаружены в фаунистически датированных слоях плиоцена и нижнего плейстоцена, нам удалось установить точный возраст находок и проследить стратиграфические пределы их распространения.

Пыльца симплокос из третичных отложений Европы была описана многими исследователями [11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22]. Определялась она как по естественной системе, так и по искусственной классификации под различными названиями.

Впервые ископаемые зерна симплокос были описаны Р. Потонье как *Pollenites vestibulum*. Судя по микрофотографиям, опубликован-

ним в работах 1938—1940 годов, под этим названием выделялись пыльцевые зерна, без сомнения принадлежавшие роду симплокос, но отличавшиеся друг от друга рядом морфологических признаков [19, 20].

В работах 1950 и 1951 годов [16, 17] пыльцевые зерна симплокос определялись как *Symplocopollenites*. К этому роду под различными видовыми названиями были отнесены как четырехпоровые (округлые и четырехугольные), так и трехпоровые зерна.

В 1953 году для ископаемых зерен симплокос П. Томсон и Г. Пфлюг предложили новое родовое название *Porocolpopollenites*, принятое впоследствии многими авторами.

В 1966 году Э. Зонтаг [18] описала зерна симплокос из третичных бурогольных пластов Лужицы (ГДР) и отнесла их к двум родам: *Symplocopollenites* и *Porocolpopollenites*.

В состав первого она включила четырехпоровые и пятипоровые зерна округлого и четырехугольного очертания, а все трехпоровые формы отнесла к роду *Porocolpopollenites*.

В 1969 году Э. Надь [14], изучившая пыльцевые комплексы миоценовых отложений Венгрии, описала пять видов рода *Porocolpopollenites*.

Из молодых плиоценовых и нижнеплейстоценовых отложений пыльца симплокос была определена по естественной системе как *Symplocos* [13, 22]. По мнению В. Загвайн [22] между пыльцевыми зернами симплокос, найденными в миоценовых и плиоценовых отложениях, в морфологическом строении прослеживаются значительные различия и плиоценовые формы не обнаруживают признаков, типичных для *Porocolpopollenites vestibulum*, рода, характерного для олигоценых и миоценовых флор.

В Западной Грузии самыми древними отложениями, из которых известны палинологические остатки, несомненно принадлежащие роду симплокос, являются слои среднего миоцена. В комплексе конкских отложений, обнажающихся у сел. Бахюти, И. Ш. Рамишвили [8] было встречено несколько зерен *Symplocos*. Зерна довольно мелкие (26—29 мк), имеют характерную широкую борозду (рис. 1а). Эти признаки позволили автору сблизить ископаемую форму с пыльцой современного восточноазиатского вида *Symplocos paniculata* Wall.

Иного типа пыльцевые зерна симплокос были выделены Х. С. Пурцеладзе [7] из слоев эоцического яруса (рис. 1Г). От миоценовой формы они отличаются большими размерами (37,5—46,8 мк), а также длиной и шириной борозд. Как отмечает автор, по очертанию и строению пор пыльца симплокос из эоцических отложений может рассматриваться как форма, близкая к современному виду *Symplocos tinctoria* (L.) L'Her., описанному А. Траверсом [21].

Пыльцевые зерна, обнаруженные Х. С. Пурцеладзе, действительно проявляют сходство с пыльцой *Symplocos tinctoria*, но в то же время обладают рядом отличительных признаков. Вероятно, это послужило причиной тому, что автор не дала им точного видового определения и описала как *Symplocos sp. 1*.

По устному сообщению Х. С. Пурцеладзе впоследствии в слоях эоциса ею было встречено довольно большое количество пыльцы симплокос, характеризующейся морфологическими признаками, отличающими ее от пыльцы *Symplocos sp. 1*. Эти зерна она выделяет как *Symplocos sp. 2* (рис. 1Д, Е).

В понтических отложениях пыльца симплоков не была обнаружена. Судя по макроскопическим остаткам, в конце миоцена (в сармате) и в понте симплоков был представлен несколькими видами [3,

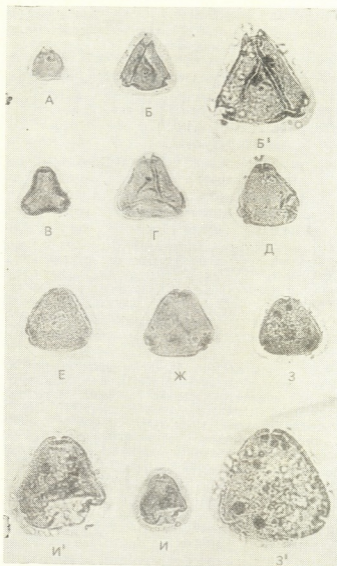


Рис. 1. А—*Symplocos* sp. (cf. *Symplocos paniculata* Wall.) из среднемиоценовых отложений (материал И. Ш. Рамишвили); Б, Б¹—*Symplocos* cf. *paniculata* Wall из гурийских отложений; В—*Symplocos* cf. *tinctoria* (L.) L'Her. из киммерийских отложений; Г—*Symplocos* sp. 1 из мэотических отложений (материал Х. С. Пурцеладзе); Д—*Symplocos* sp. 2 из мэотических отложений (материал Х. С. Пурцеладзе); Е—*Symplocos* sp. 2 из мэотических отложений (материал Х. С. Пурцеладзе); Ж—*Symplocos* sp. 2 из киммерийских отложений; З, З¹—*Symplocos* sp. 2 из гурийских отложений; И, И¹—*Symplocos* sp. 2 из гурийских отложений.

Все изображения увеличены в 500 раз, кроме обозначенных знаком (1), увеличенных в 1000 раз



4, 5]. Три вида (*Symplocos bzbica* Kol., *Symplocos palaeotheiformis* Kol., *Symplocos simile* Kol.) были описаны А. А. Колаковским из сарматских отложений Абхазии [5], а два (*Symplocos kimmerica* Kol. и *Symplocos lidiae*

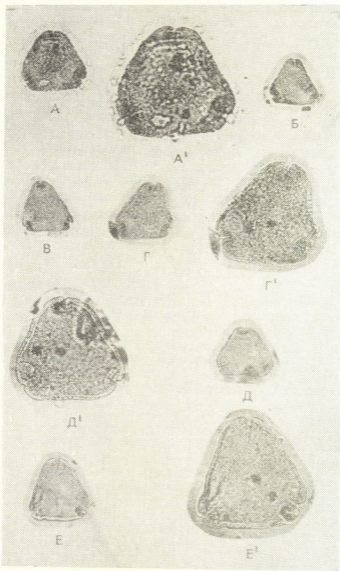


Рис. 2. А, А'—*Symplocos* sp. 2 из гурийских отложений;  
 Б—*Symplocos* sp. 2 из чаудинских отложений;  
 В—*Symplocos* sp. 2 из чаудинских отложений;  
 Г, Г'—*Symplocos* sp. 2 из чаудинских отложений;  
 Д, Д'—*Symplocos* sp. 2 из чаудинских отложений;  
 Е, Е'—*Symplocos* sp. 2 из чаудинских отложений

Kol.) из понтических отложений Кодори. Современные эквиваленты *Symplocos kimmerica*, как отмечает автор, неизвестны. Аналогом второго А. А. Колаковский считает малайский вид *Symplocos adenophylla* Wall.



06.03.2010  
10:31:00

В отложениях киммерийского яруса нами были встречены пыльцевые зерна симплокос двух типов. Одни из них проявляют сходство с мезотической формой *Symplocos* sp. 2, отличаясь лишь несколько большими размерами; поэтому мы выделили их под тем же названием (рис. 1Ж). Пыльцевые зерна второго типа по многим признакам оказались сходными с пылью *Symplocos tinctoria* (L.) L'Her., описанной А. Траверсом [21]. Это единственный вид, произрастающий в настоящее время в Северной Америке. *Symplocos tinctoria* — дерево с частично опадающей на зиму листвой, поднимающееся в горы на высоту 1200 м [6].

Пыльца *Symplocos* cf. *tinctoria* из киммерийских отложений Западной Грузии (рис. 1В) характеризуется средними размерами (32—35 мк), треугольной формой с вогнутыми краями. Борозды узкие и очень короткие. Экзина толстая (2,2—2,5 мк). Хорошо видны столбики экзины. Скульптура экзины мелкобугорчатая.

Из ископаемых зерен симплокос описанная нами форма проявляет сходство с пылью, выделенной Ф. Тиргартом [20] из олигоценовых буроугольных отложений Германии под названием *Pollenites vestibulum* R. Pot. Позднее аналогичного типа пыльцевые зерна были описаны Э. Зонга [18] из третичных отложений бурого угля Лужицы как *Porocolpopollenites vestibulum* R. Pot.

Наибольшее сходство наша форма проявляет с ископаемым видом *Symplocos scabriopol'inia* Traverse, по морфологическому строению пыльцевых зерен также близким к *Symplocos tinctoria* [21].

В слоях гурийского горизонта мы обнаружили довольно большое количество зерен симплокос, определенных нами как *Symplocos* sp. 2 (рис. 1З, З<sup>1</sup>, И, И<sup>1</sup>; рис. 2А, А<sup>1</sup>). В этих же отложениях были найдены единичные пыльцевые зерна, близкие к ископаемой форме, описанной И. Ш. Рамишвили [8] из среднего миоцена Западной Грузии как *Symplocos* sp. (cf. *Symplocos paniculata* Wall.).

Поскольку пыльца из гурийских отложений проявляет также сходство с пылью современного вида *Symplocos paniculata* Wall., описанного А. Траверсом [21], мы выделяем ее под названием *Symplocos* cf. *paniculata* Wall.

В основном это зерна довольно мелких размеров (30 мк), треугольной формы с ровными краями. Борозды широкие и короткие. Экзина средней толщины (1,2 мк), с мелкобугорчатой скульптурой (рис. 1Б, Б<sup>1</sup>).

Следующий горизонт, в котором была обнаружена пыльца симплокос, это слои чауды. На существование остатков этого рода в четвертичных отложениях Западной Грузии впервые указывает И. Чочиева [9]. В постлиогеновых глинах, обнажающихся у сел. Хварбети (Махарадзевский район), ею были найдены ископаемые плоды, описанные под названием *Symplocos chvarbetica* Chochieva [9].

Просматривая образцы из чаудинских отложений, обнажающихся в разрезах Чахвата и Нахвета (Махарадзевский район), мы встретили довольно большое количество зерен симплокос. Из них большая часть принадлежала *Symplocos* sp. 2; *Symplocos* cf. *paniculata* и *Symplocos* cf. *tinctoria* были представлены единичными зернами.

Пыльцевые зерна *Symplocos* sp. 2 среднего и довольно крупного размера (37,6—44,55 мк), трехборозднопоровые, в полярном положении треугольно-округлой или треугольной формы с ровными краями.



Борозды короткие и узкие. Поры камерные. Экзина довольно толстая или толстая (1,7—2,2 мк). Сэкзина и экзина почти одной толщины. Сэкзина состоит из коротких столбиков с мелкими слегка приплюснутыми головками, которые, соприкасаясь, образуют очень тонкий покровный слой. Местами видны отдельные головки. Скульптура экзины мелкобугорчатая (рис. 2Б, В, Г, Г', Д, Д', Е, Е').

Близкие к *Symplocos sp. 2* по очертанию, строению пор и борозд зерна из олигоценых и миоценовых отложений Европы описаны многими исследователями [1, 12, 14, 18, 20]. Среди них *Symplocos sp. 2* наибольшее сходство проявляет с пыльцевыми зернами, обнаруженными Э. Надь [14] в тэртонских отложениях Венгрии и определенными как *Porocolpopollenites triangulus* (R.) Pot. Th. et Pf. Почти идентичные зерна были найдены Е. Н. Анансовой [1] в нижнесарматских сложениях Северного Приазовья и описаны под названием *Symplocos triangulus* (R.) Pot. Ананова *comb. nov.* Дальнейшие исследования покажут являются ли *Symplocos sp. 2* и *Symplocos triangulus* остатками одного и того же вида, имевшего в миоцене широкое распространение на территории Европы и сохранившегося до четвертичного времени лишь в Западной Грузии.

Интересно отметить, что найденные нами в плиоценовых и нижнеплейстоценовых отложениях Западной Грузии зерна симплокос по своим морфологическим признакам проявляют сходство с пыльцой, описанной в Европе из миоценовых и более древних отложений и значительно отличаются от плиоценовых и плейстоценовых форм; поэтому можно предположить, что все виды симплокос, определенные в неогеновых отложениях Западной Грузии, уже с миоцена существовали на этой территории, но не были обнаружены в ископаемом состоянии, поскольку палинологически миоценовые отложения пока недостаточно изучены.

Накопившийся до настоящего времени материал позволяет в кратких чертах проследить историю рода симплокос на территории Западной Грузии в течение плиоцена и раннего плейстоцена. В наших выводах мы будем основываться на итогах палинологического анализа, так как на данном этапе исследования совершенно невозможно установить связь между видами, описанными по макроскопическим остаткам и отдельным типам пыльцевых зерен.

В неогене на территории Западной Грузии обитало четыре вида симплокос. Из них один (*Symplocos sp. 1*) не встречается в слоях молюге среднего плиоцена. *Symplocos cf. paniculata* отмечается в среднем миоцене, в сложениях гурийского горизонта и чауды, что, по всей вероятности, говорит о непрерывном существовании этой формы на территории Западной Грузии в течение среднего и позднего миоцена, всего плиоцена и раннего плейстоцена. И, наконец, *Symplocos sp. 2*, являвшийся, по-видимому, в неогене наиболее распространенной формой, и *Symplocos cf. tinctoria* прослеживаются от мэотиса до чауды включительно. В более молодых отложениях остатки этого рода обнаружены не были; поэтому предполагаем, что симплокосы вымерли на территории Западной Грузии к концу чаудинского века.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ананова Е. Н. Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской Равнины, Изд-во ЛГУ, Л., 1974.
2. Вальтер Г. Растительность Земного шара, «Прогресс», М., 1968.
3. Колаковский А. А. Тр. Сухумского ботанического сада, XIII, 1960, 33—51.

4. Колаковский А. А. Плиоценовая флора Кодори, Изд-во АН ГССР, Сухуми, 1964.
5. Колаковский А. А. Каталог ископаемых растений Кавказа, ч. I, «Мецნიერება», Тбилиси, 1973.
6. Пилипенко Ф. С. Деревья и кустарники СССР, V, Изд-во АН СССР, М.-Л., 1960.
7. Пурцеладзе Х. С., Цагарели Е. А. Мэотическая флора юго-западной Грузии, «Мецნიერება», Тбилиси, 1974.
8. Рамишвили И. Ш. Конкские и караганские флоры Западной Грузии по данным палинологического анализа, Фонды Института палеоботаники АН ГССР, Тбилиси, 1973.
9. Чочиева К. М. Сообщения АН ГССР, 60, 1, 245—248, 1970.
10. Чочиева К. И. Хварбедский хвойный лес, «Мецნიერება», Тбилиси, 1975.
11. D o k t o r o w i c z - H r e b n i c k a J. Z. Badan flor Trzeciorzedowych, II, Instytut Geologiczny Prace, XV, 168—181, 1957.
12. M a s k o S. Prace Wroclawskiego Towarzystwa Naukowego, seria B, 96, 5—176, 1959.
13. M a i D. H., M a j e w s k i I., U n g e r K. Geologie, Jahrgang 12, Heft 7, 761—884, 1963.
14. N a g y E. Annals of the Hungarian Geological Institute, LII, Fasc. 2 (Ultimus), 239—650, 1969.
15. P i e l K. M. Canad. J. Botany, 49, 11, 1885—1920, 1971.
16. P o t o n i e R. Palaeontographica, B. 91, 131—151, 1951.
17. P o t o n i e R., T h o m s o n P. W., T h i e r g a r t F. Geol. Jb. (1949), Bd. 65, 35—69, 1950.
18. S o n t a g E. Geologie, Jahrgang 15, Beiheft 54, 1—141, 1966.
19. T h i e r g a r t F. Preuss. Geol. L.-A., Jb. (1937), Bd. 58, 282—351, 1938.
20. T h i e r g a r t F. Brennstoff-Geol. Schr., H. 13, 1—48, 1940.
21. T r a v e r s e A. Bureau of M. Rep. Invest., 5151. Dep. Int. 1—107, 1955.
22. Z a g w i j n W. H. Mededelingen van der Geologische Stichting, Serie C—III—1—5, 7—75, 1960.

გვარ *SYMPLOCOS JACQ.*-ის მტვერი დასავლეთ საქართველოს ნეოგენურ და პლიისტოცენურ ნალექებში

ი. შატილოვა

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

დასავლეთ საქართველოში გვარ *Symplocos*-ის მტვერი დღემდე ცნობილი იყო მხოლოდ კონკური და მეოტური ნალექებიდან. უფრო ახალგაზრდა შრეებში, კერძოდ შუა და ზედა პლიოცენსა და ქვედა პლეისტოცენში, ამ გვარის ნამარხი მტვერი პირველად აღინიშნება.

მტვრის მარცვლების კარგმა დაცულობამ ავტორს საშუალება მისცა დეტალურად შეესწავლა მათი მორფოლოგია და შედარება მოეხდინა როგორც თანამედროვე, ისე ნამარხი სახეობების მტვერთან.

საკუთარი მასალისა და სხვა მკვლევართა მონაცემების შეპირისპირების საფუძველზე დადგენილია დასავლეთ საქართველოს ნეოგენურ ნალექებში გვარ *Symplocos*-ის ოთხი სახის არსებობა და დადგენილია მათი სტრატეგრაფიული გავრცელების საზღვრები.



THE POLLEN FROM THE NEOGENE AND PLÉISTOCENE DEPOSITS  
OF WESTERN GEORGIA



I. I. SHATILOVA

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

S u m m a r y

A brief survey is made of the history of the genus *Symplocos* on the territory of Western Georgia during the Neogene and Early Pleistocene according to the data of the palynological analysis. On the basis of own material as well as those of other investigators the existence of four species of *Symplocos* are established; three of them are traced from the Maeotian to the Tschaudian including.

Description of the pollen grains of *Symplocos* found in the Kimmerian and Tschaudian deposits is given.

Table of microphotographs of all the main types of the pollen grains of *Symplocos*, belonging to the Miocene, Pliocene and Lower Pleistocene deposits of Western Georgia is included.

УДК 561:551.791

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ *TSUGA* CARR. ИЗ ЧАУДИНСКОГО ГОРИЗОНТА ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ

Н. Ш. Мchedlishvili

Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 3.5.1978

В статье рассматривается историческое развитие рода *Tsuga* Carr. в псогене Западной Грузии. Начиная с нижнего плиоцена, прослеживается "постепенное увеличение роли тсуги. Возрастает как число видов этого таксона, так и его роль в составе растительных ценозов. Наиболее пышного расцвета тсуга достигает в ранние отрезки чзудинского времени. К среднему плейстоцену роль тсуги во флоре Западной Грузии заметно уменьшается; позднее она полностью исчезает из состава растительности.

Из спорово-пыльцевых комплексов чаудинского горизонта Западной Грузии выделено 7 морфологических типов пыльцевых зерен рода *Tsuga* Carr., 3 из них описываются впервые.

Одним из наиболее характерных компонентов флоры чаудинского горизонта Западной Грузии является род *Tsuga* Carr., пыльцевые зерна которого порой достигают в спектрах высоких процентных содержаниях. Просмотрев комплексы нескольких разрезов чаудинских отложений (рр. Чахвата и Нахвета), мы выделили 7 морфологических типов пыльцевых зерен этого рода; 4 из них были описаны предыдущими исследователями под разными видовыми названиями, а 3 типа приводятся впервые.

*Tsuga* sp. 1 (cf. *diversifolia* (Maxim.) Mast.)—пыльцевое зерно удлиненно-овальной формы, с волнистой каймой. Размеры зерна варьируют от 100 до 120 мк в длину и от 90 до 100 мк в ширину. Кайма широкая в 12—17 мк крупноскладчатая, с ровным или крупнозубчатым краем. Одна сторона зерна покрыта очень мелкими зернообразными выростами, которые вместе с темными точками шипов составляют неясный рисунок. Такие же выросты видны на кайме. На обратной стороне структура эскизы состоит из крупных, замкнутых петель. Их размеры колеблются от 1,9 до 3,5 мк. Вся поверхность зерна покрыта многочисленными крупными игольчатыми выростами 1,7—2,0 мк длины. Покровный слой зерна равен 1,0—1,5 мк (рис. 1А).

Этот морфологический тип зерна, несколько отличаясь по форме, проявляет большое сходство с *T. diversifolia*, описанной И. И. Шатиловой из чаудинских отложений Гурии [11]. От *Tsuga* sp. 1—2 из киммерийских отложений Абхазии, которые Н. Д. Мchedlishvili [4] относит к *T. diversifolia*, наша форма отличается более крупным размером корпуса и каймы. Этот же признак отличает ее от *T. diversifolia* из понтических отложений [6]. Определенное сходство наблюдается с *T. diversifolia*, которую приводит Х. Н. Пурцеладзе [5] из мэотических отложений Западной Грузии.

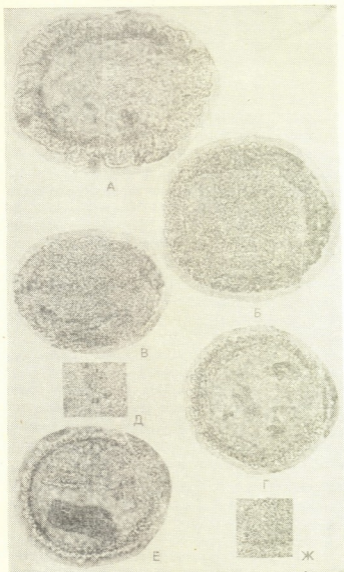


Рис. 1. А — *Tsuga sp. 1* (cf. *diversifolia* (Maxim.) Mast.) из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Б — *Tsuga sp. 2* (cf. *sieboldii* Carr.) из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 В — *Tsuga sp. 3* (cf. *canadensis* (L.) Carr.) из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Г — *Tsuga sp. 3* (cf. *canadensis* (L.) Carr.) из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Д — *Tsuga sp. 3* (cf. *canadensis* (L.) Carr.) — структура;  
 Е — *Tsuga sp. 4* (cf. *patens* Downie) из чаудинских отложений Гурии р. Нахвета);  
 Ж — *Tsuga sp. 4* (cf. *patens* Downie) — структура



*Tsuga sp. 2 (cf. sieboldii Carr.)*—округлое пыльцевое зерно. Диаметр зерна 90—100 мк. Кайма широкая (около 10 мк), складчатая с ровным краем. Скульптуру зерна составляют мелкие, наполненные, неясные бугорки. Вся поверхность усеяна черными точками шипов. Противоположная сторона зерна покрыта мелкими, неупорядоченными, незамкнутыми, извилистыми выростами, составляющими неясный рисунок. Размеры этих выростов варьируют от 1,1 до 2,4 мк, достигая 3 мк у края зерна. Шипы очень многочисленные (3—4 шипа на одном выступе экзины), крупные слегка наклоненные и согнутые, достигающие 2,5 мк в длину. Покровный слой зерна достигает 1,0—1,4 мк (рис. 1Б).

Описание пыльцевых зерен *T. aff. sieboldii* из верхнего плиоцена Западной Грузии приводится И. И. Шатиловой [11]. Наша форма имеет довольно большое сходство с этими зернами, отличаясь менее ясной структурой экзины. Описания нами форма имеет также определенное сходство с *Tsuga sp. (cf. sieboldii)*, которую приводит Х. Н. Пуццеладзе [5] из мэотических отложений Западной Грузии.

*Tsuga sp. 3 (cf. canadensis (L.) Carr.)*—округлое пыльцевое зерно. Диаметр зерна 90—100 мк. Кайма очень узкая (3—6 мк), иногда она не выражена совсем. Поверхность зерна покрыта округло-извилистыми крупными, замкнутыми петлями, составляющими упорядоченный узор. Размеры этих петель колеблются от 2,0 до 2,8 мк. Шипы отсутствуют. Покровный слой равен 1,0—1,2 мк (рис. 1В, Г, Д).

Этот тип пыльцы имеет сходство с зернами *T. canadensis*, описанными И. И. Шатиловой [11] из чаудинских отложений Западной Грузии.

*Tsuga sp. 4 (cf. patens Downie)*—округлое зерно диаметром около 100 мк. Поверхность зерна покрыта низкими, округлыми, полупустыми, бородавкообразными выростами, достигающими 1,5—3,0 мк. На противоположной поверхности выросты удлиненно-извилистые, замкнутые, упорядоченные, длиной 2,0—4,8 мк. Зерно имеет игольчатые выросты (1,5—2,0 мк), не очень многочисленные. Кайма узкая, 5—7 мк, но бывает и шире — 10 мк (рис. 1Е, Ж; 2А).

Пыльцевые зерна этого типа проявляют наибольшее сходство с зернами *T. patens Downie* [12], отличаясь от них более крупным размером тела и скульптурных элементов.

*Tsuga sp. 5* — зерно округлое, 90—100 мк в диаметре, с широкой каймой (12—13 мк). Кайма мелкоскладчатая с мелкозубчатым краем. Выросты экзины в центре зерна крупные, извилистые, незамкнутые, неупорядоченные, размером 4—6 мк. По краям зерна выросты удлиненно-извилистые, замкнутые, пустые, упорядоченные. Они мельче, достигают 2—4 мк. Зерно покрыто мелкими (1,2—2,0 мк), многочисленными шипами: на одном выросте экзины 1—2 шипа. Покровный слой — 1 мк (рис. 2Б, В, Г). Этот тип зерна не обнаруживает сходства ни с одним из ранее описанных зерен тсуги из палинологических комплексов миоцена и плиоцена.

*Tsuga sp. 6* — зерно округлое по форме, 90—100 мк в диаметре. Ширина каймы колеблется от 9 до 15 мк. Выросты экзины в центре зерна округло-извилистые, замкнутые, пустые, примерно 3,5×7,0 мк. По краям выросты мельче, 2,0—2,5 мк, и более округлые. Противоположная сторона зерна покрыта округлыми или округло-удлиненными замкнутыми, упорядоченными петлями от 1,5 до 3,5 мк в длину. Игольчатые выросты экзины многочисленные (2—3 шипа на одном выросте экзины), прямые или слегка наклоненные, 1,5—2,0 мк длины. Толщина

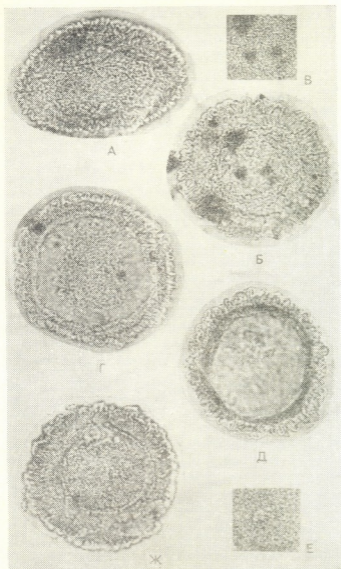


Рис. 2. А — *Tsuga sp. 4* (cf. *patens* Downie) из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Б — *Tsuga sp. 5* из чаудинских отложений Гурии (с. Сакупре);  
 В — *Tsuga sp. 5* — структура;  
 Г — *Tsuga sp. 5* — из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Д — *Tsuga sp. 6* из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата);  
 Е — *Tsuga sp. 6* — структура;  
 Ж — *Tsuga sp. 6* из чаудинских отложений Гурии (правый берег р. Чахвата).

Все изображения даны в увеличении  $\times 500$

покровного слоя равна 0,9—1,2 мк (рис. 2Д, Е, Ж). Данная форма также не проявляет сходства с ранее описанными зернами тсуги палеогеновых отложений Западной Грузии.

*Tsuga sp. 7* — зерна этого типа характеризуются мелкими размерами (45—60 мк) и широкой каймой (12 мк). Скульптура экзины зерна неупорядоченная, неясная. Встречаются зерна, покрытые многочисленными шипами, а также без шипов. Аналогичные пыльцевые зерна тсуги описаны из верхнепонтических и киммерийских отложений Западного Закавказья, как *Tsuga sp. 3* [4], а также из чаудинских отложений Грузии, как *Tsuga sp. 2* [11].

Таким образом, судя по палинологическим данным, можно говорить о существовании в чаудинское время 7 видов тсуги. Сопоставив наши данные с данными других исследователей, мы можем восстановить в кратких чертах историю развития рода на территории Западной Грузии, начиная с миоцена.

На существование в среднемиоценовых отложениях пыльцы *Tsuga* указывает И. Ш. Рамшвили [7]. Ею был определен один вид — *Tsuga sp.* Как отмечает автор, в состав хвойных лесов среднемиоценового времени входили главным образом псевдоларикс, кетелеерия, катайя. Тсуга, пихта, ель и другие хвойные встречались в виде незначительной примеси.

В эоценом веке, по данным Х. Н. Пурцеладзе [5], существовало два вида тсуги: *Tsuga diversifolia* и *Tsuga sp.* (0,4—20%). По мнению автора, они принимали участие в становлении горных хвойных лесов.

Из понтических отложений также известны палинологические остатки двух видов тсуги: *Tsuga diversifolia* и *Tsuga sp.* (близкая современному виду *T. yunnanensis* Mast.), составляющих около 10% всего пыльцевого комплекса [6]. Кроме того, из этих же отложений А. А. Колаковский [1] приводит отпечатки хвои *T. europaea* (Menz.) Szafer. По мнению указанных авторов [3, 6], в понтическое время тсуги входили в состав лесов среднего и верхнего поясов гор, наряду с другими хвойными растениями.

К среднему плиоцену заметно возрастает видовое разнообразие рода *Tsuga*. В киммерийских отложениях Абхазии А. А. Колаковским [2] были найдены мелкие шишки *Tsuga sp.* (определение П. И. Дорофеева). Из этих отложений Абхазии, а также Мегрелии и Грузии Н. Д. Мчедlishvili [4] было отмечено 4 вида тсуги: *Tsuga sp. 1—2*, сходные с *T. diversifolia* и *Tsuga sp. 3—4* (от 2 до 6%).

К концу плиоцена роль тсуги в составе лесов Западной Грузии значительно возрастает. Судя по спорово-пыльцевым комплексам разреза Циагубани (гурийский горизонт), в составе которого на долю этого рода приходится до 30% всего древостоя, наряду с таксондиевыми, тсуга была главной лесобразующей породой хвойных лесов, позднегурийского времени. По-видимому, в это время тсуга уже образовывала чистые насаждения, существование которых на территории Западной Грузии прослеживается на протяжении всего чаудинского времени. Об этом свидетельствуют комплексы чаудинских отложений, в которых на долю тсуги приходится 60—80%. Большого разнообразия достигает и видовой состав рода.

По макроскопическим остаткам из чаудинских отложений было описано [8] три вида тсуги: *Tsuga europaea* (Menzel) Szafer, *Tsuga cf. canadensis* (L.) Carr., *Tsuga sp.* и 5 по пыльцевым зернам: *Tsuga cantoniensis* (L.) Carr., *T. aff. sieboldii* Carr., *T. diversifolia* (Maxim.) Mast., *Tsuga sp. 1—2* [11].



К концу чауды отмечается постепенное сокращение роли тсуги в составе хвойных лесов Западной Грузии. В отложениях слоев Цвინის მაგალა нами была встречена пыльца двух видов, составляющих 4% общего количества древесных пород.

Судя по данным К. И. Чочиевой и Н. С. Мамацашвили [9, 10], род продолжает существовать на территории Западной Грузии и в течение среднего плейстоцена (до 1%), к концу которого он исчезает.

Таким образом, с миоцена тсуга является постоянным компонентом флоры Западной Грузии, не имея, однако, еще лесообразующего значения. Начиная с нижнего плиоцена, прослеживается постепенное увеличение роли тсуги. Возрастает как число видов этого таксона, так и его роль в построении растительных ценозов. Наиболее пышного расцвета тсуга достигает в ранние отрезки чаудинского времени. К среднему плейстоцену роль тсуги во флоре Западной Грузии заметно уменьшается. Позднее она полностью исчезает из состава растительности.

ლიტერატურა

1. Колаковский А. А. ДАН СССР, LXXXVII, 1, 127—129, 1952.
2. Колаковский А. А. Тр. Сухумского Ботан. сада, 11, 1958, 309—399.
3. Колаковский А. А. Тр. Сухумского Ботан. сада, 14, 1962, 37—57.
4. Мчедlishვილი Н. Д. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа, Изд-во АН ГССР, Тбилиси, 1963, 85—86.
5. Пурцеладзе Х. Н. В сб.: Палинологические исследования в Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1977, 78—92.
6. Рамияшвили И. Ш. Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа, «Мецниереба», Тбилиси, 1969, 88—98.
7. Рамияшвили И. Ш. В сб.: Палинологические исследования в Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1977, 94—105.
8. Чочиеვა К. И. Флора и растительность чаудинского горизонта Гурии, «Мецниереба», Тбилиси, 1965, 25—28.
9. Чочиеვა К. И., Мамацашვილი Н. С. Сообщения АН ГССР, 82, 3, 741—744, 1976.
10. Чочиеვა К. И., Мамацашვილი Н. С. ДАН СССР, 235, 5, 1148—1151, 1977.
11. Шатилова И. И. Палинологическое обоснование геохронологии верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1974, 87—90.
12. Sivak J. Pollen et Spores, XV, 3—4, 397—457, 1973.

ახალი მონაცემები გვარ *TSUGA* CARR.-ის შესახებ დასავლეთ საქართველოს ჩატდუბრი კორიზონებიდან

ნ. მამალიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაშრომში განხილულია გვარ *Tsuga* Carr.-ის ისტორიული განვითარება დასავლეთ საქართველოს ტერიტორიაზე — ნეოგენის განმავლობაში. ქვედა პლიოცენიდან მოყოლებული, შესამჩნევი ხდება ცუგის როლის თანდათანობითი მატება: იზრდება ცუგის როგორც სახეობათა რიცხვი, ასევე მისი რაოდენობა მცენარეული ცენოზების შემადგენლობაში. განვითარების უმაღლეს საფეხურს გვარი *Tsuga* ჩატდუბრი დროის ადრეულ მონაკვეთებში აღწევს. შუა



პლეისტოცენისათვის ცუგის როლი დასავლეთ საქართველოს ფლორის შემადგენელი სამხნევად იკლებს, მოგვიანებით კი ეს გვარი მცენარეულ საფარში სრულყოფილად აღარ გვხვდება.

დასავლეთ საქართველოს ჩაუდური პორიზონტის სპოროვან-მტერიანული კომპლექსებიდან გამოყოფილია გვარ *Tsuga*-ს მტერის მარცვლის 7 მორფოლოგიური ტიპი. 3 მათგანი პირველად არის აღწერილი.

## NEW DATA ON THE GENUS *TSUGA* CARR. FROM THE TSCHAUDIAN HORIZON OF WESTERN GEORGIA

N. SH. MCHEDLISHVILI

Institute of Paleobiology of the Georgian SSR, Tbilisi

### S u m m a r y

The article deals with the evolution of the genus *Tsuga* Carr. from the Neogene beds of Western Georgia. Beginning with the Lower Pliocene both the gradual increase of the role of *Tsuga* in the composition of vegetative coenoses and the increase of the number of species of this taxon are traced. At the beginning of the Tschaudian *Tsuga* reaches the most splendid flourishing. By the Middle Pleistocene the marked decrease of the role of *Tsuga* in the flora of Western Georgia is noted; later it completely disappears in the composition of vegetation.

Seven morphological types of the pollen grains of the genus *Tsuga* in the spore-pollen complexes of the Tschaudian horizon of Western Georgia are distinguished; three of them being described for the first time.



УДК 576.807

МИКРОБИОЛОГИЯ

## БИОХИМИЧЕСКИЕ И СЕРОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КУЛЬТУР *BAC. THURINGIENSIS*, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ РАЗНЫХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ ГРУЗИИ

Г. Б. Талалаева, Т. Ш. Имнадзе, Л. А. Покровская

Иркутский государственный университет

Грузинский институт защиты растений, Тбилиси

Поступила в редакцию 3.5.1978

Представляются данные о биохимических и серологических свойствах кристаллообразующих бактерий вида *Bac. thuringiensis*, выделенных из разных насекомых-фитофагов, распространенных в лесах Грузии. Установлено, что исследуемые культуры относятся к *Bac. thuringiensis* var. *berliner* серотипу H<sub>1</sub> и var. *dendrolimus* — серотипу H<sub>12</sub>, 40. При изучении биохимических особенностей исследуемых культур выявилось несоответствие некоторых признаков биохимическим признакам, приведенным в дифференциальном «ключе» Баржака и Бонфуа [6].

В системе биологических средств защиты растений от насекомых-вредителей наиболее важными в промышленном отношении являются спорообразующие бактерии, продуцирующие энтомоцидные токсины [1]. Особенно большой интерес исследователей в области микробиологического метода защиты растений вызывают энтомопатогенные кристаллообразующие бактерии вида *Bac. thuringiensis*.

К настоящему времени изучено большое число новых культур этого вида, изолированных из насекомых разных отрядов. На основе ряда культур организовано промышленное производство энтомопатогенных препаратов. Потребность сельского и лесного хозяйства в таких препаратах обуславливает поиски новых штаммов бактерий этого вида. Поиски в природе таких штаммов сопряжены с исследованием огромного материала, с тщательной систематизацией новых культур. Для правильной идентификации культур *Bac. thuringiensis* большое значение имеет определение антигенных свойств этих бактерий.

Из насекомых-фитофагов нами было выделено 9 штаммов кристаллообразующих бактерий. Это — грамположительные палочки с закругленными концами, овальными спорами, кристаллами ромбовидной формы, с округлыми или острыми гранями. Штаммы, значащиеся под номерами 418, 464 были выделены из боярышницы (*Aporia crataegi* L.), а 345, 351, 355 из гусениц соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.); культуры 314, 332 выделены из ивовый волнянки (*Leucoma salicis* L.), а 354, 370 из гусениц непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.).

Идентификация выявленных штаммов кристаллообразующих бактерий проводилась по классификационному ключу Баржака и Бонфуа [6]. В связи с этим определялись следующие свойства культур: обра-



зование ацетилметилкарбинола, лецитиназы, пигмента, уреазы, гидролиз крахмала, сахарозы, маннозы, протеолиз, свойства Н-антигена. Вместе с тем многолетняя практика изучения природных штаммов кристаллообразующих бактерий свидетельствует, что биохимические признаки новых штаммов не всегда полностью соответствуют биохимическим признакам типовых культур биологических вариантов *Bac. huringiensis*, а используемая серотипизация по Н-антигену не является строго специфичной [5, 2, 3]. Поэтому нами, наряду с определением свойств Н-антигена, было предложено исследование свойств соматического О-антигена [4]. В данном случае имело место определение свойств Н и О-антигенов перечисленных культур.

Таблица 1

Биохимические свойства культур

Признаки	Исследуемая культура								
	314	332	345	351	354	355	370	418	464
<b>Образование:</b>									
ацетилметилкарбинола	+	+	+	+	+	+	+	+	+
лецитино-вителлиновой реакции	+	+	+	+	+	+	+	+	+
протеолиза	+	+	+++	+++	+	+++	+	+	+
пигмента	-	-	-	-	-	-	-	-	-
уреазы	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Гидролиз:</b>									
крахмала	+++	+++	+	+	+++	+	+++	+++	+++
сахарозы	+	+	+	+	+	+	+	+	+
маннозы	+	+	+	+	+	+	+	+	+
салицила	-	-	-	-	+++	-	+	+	+
эскулина	-	+	-	+	-	-	-	-	+

Примечание: +++, ++, + — положительная реакция, степень ее выраженности; — — отрицательная реакция

В табл. 1 приводятся результаты определения биохимических свойств исследуемых культур. Штаммы 345, 351 и 355, определяемые как *var. dendrolimus*, в отличие от типовой культуры, усваивают сахарозу и не гидролизуют эскулин (в этом случае исключение составляет штамм 351). Культуры, идентифицируемые как *var. berliner* (штаммы 314, 332), не усваивают салицин, в сравнении с типовой культурой, а культуры 314, 354, 370, 418 (определяемые также как *var. berliner*) не гидролизуют эскулин.

Использование только биохимических признаков для дифференциации кристаллообразующих бактерий может привести к ошибочному заключению о положении в классификации новых культур — ввиду несоответствия некоторых их биохимических свойств с признаками типовых штаммов. Поэтому большое значение для окончательного суждения о таксономии новых культур представляют серологические исследования.

В табл. 2 приводятся результаты предварительной оценки серологических свойств исследуемых штаммов. С этой целью были использованы антисыворотки 14 вариантов *Bac. thuringiensis* в разведении 1:100. В тех случаях, когда наблюдалась агглютинация антигенов исследуемых культур под действием Н- и О-антисывороток, полученных к



Результаты перекрестной сероагглютинации исследуемых штаммов

Исследуемый штамм	Н- и О-антисыворотка к типовым штаммам (разведение 1:100)																											
	серотип 1 <i>var. berthelii</i>		серотип 2 <i>var. feldhausi</i>		серотип 3 <i>var. alberti</i>		серотип 4a—4c <i>var. douglasiensis</i>		серотип 4a—4c <i>var. kruskal</i>		серотип 5 <i>var. gaffneriae</i>		серотип 6 <i>var. entomocidus</i>		серотип 6 <i>var. subnitens</i>		серотип 7 <i>var. atkinsoni</i>		серотип 8 <i>var. maritimi</i>		серотип 9 <i>var. fechtneri</i>		серотип 10 <i>var. darmstadtensis</i>		серотип 10 <i>var. constrictus</i>		серотип 12 <i>var. thompsoni</i>	
	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О	Н	О
345	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
361	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
335	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
464	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
418	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
314	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
332	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
354	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
370	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

Примечание: 4 — полная агглютинация, типичный осадок, полное просветление надосадочной жидкости;  
 3 — типичный осадок, но надосадочная жидкость слегка мутная;  
 — — отсутствие реакции агглютинации



определенному серотипу, ставилась развернутая реакция агглютинации с 10 последовательными разведениями антисывороток. Выявление реакции агглютинации в высоких титрах Н- и О-антисывороток позволило нам сделать заключение о соответствии исследуемого штамма определенному серологическому варианту.

Приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют, что только при действии антисывороток двух вариантов (*dendrolimus* и *berliner*) наблюдалась агглютинация Н- и О-антигенов исследуемых культур: антигены штаммов 345, 351, 355 агглютинировали при действии антисывороток *var. dendrolimus*, а штаммов 314, 332, 354, 370, 418 и 464 — антисывороток *var. berliner*.

При постановке развернутой реакции агглютинации положительные случаи очень четкой агглютинации указанных культур были выявлены в сравнительно высоких титрах Н- и О-антисывороток: от 1:800 до 1:12800 (табл. 3).

Таблица 3  
Титры антисывороток в реакциях агглютинации исследуемых штаммов

Штамм	Антиген	Разведения антисывороток								Контроль	Используемая антисыворотка	
		1:100	1:200	1:400	1:800	1:1600	1:3200	1:6400	1:12800			1:25600
345	Н	4	4	4	4	4	4	—	—	—	—	Н О <i>dendrolimus</i>
	О	4	4	4	4	3	—	—	—	—	—	
351	Н	4	4	4	4	4	—	—	—	—	—	Н О <i>dendrolimus</i>
	О	4	4	4	3	—	—	—	—	—	—	
355	Н	4	4	4	4	4	4	—	—	—	—	Н О <i>dendrolimus</i>
	О	4	4	4	4	3	—	—	—	—	—	
464	Н	4	4	4	4	4	4	4	3	—	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	
418	Н	4	4	4	4	4	4	—	—	—	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	
314	Н	4	4	4	4	4	4	—	—	—	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	
332	Н	4	4	4	4	4	4	4	—	—	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	
354	Н	4	4	4	4	4	4	4	4	3	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	
370	Н	4	4	4	4	4	4	4	—	—	—	Н О <i>berliner</i>
	О	4	4	4	4	—	—	—	—	—	—	

Примечание: титры антисывороток к типовым культурам:  
*var. berliner* Н — 1:25600      *var. dendrolimus* Н — 1:25600  
 О — 1:3200                      О — 1:12800

Несомненно, обращает на себя внимание и тот факт, что наблюдаются четко выраженные перекрестные реакции агглютинации с антисыворотками *var. kenyaе* и *var. galleriaе* антигенов культур, идентифицированных нами как серотип Н<sub>1</sub>, а также менее четко выраженные реакции этих же культур с антисывороткой *var. darmstadiensis*. Ввиду дефицита антисывороток развернутые реакции агглютинации в этих

случаях не ставились. Но вместе с тем можно предположить, что реакции, проявившиеся недостаточно четко в разведении антисыворотки 1:100, могли не проявиться в более высоких ее разведениях (табл. 2). Четко выраженные реакции агглютинации О-антигенов культур 314, 332, 354, 370, 418, 464 под действием О-антисыворотки *var. kenyae* и Н-антигенов этих культур с Н-антисывороткой *var. galleriae*, по-видимому, свидетельствуют о дополнительных свойствах этих культур, связанных, возможно, с эколого-географическими особенностями их распространения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Африкян Э. Г. Успехи микробиологии, 10, 142—172, 1975.
2. Кандыбин Н. В., Чеверда М. Г., Симонова Л. А. В сб.: Бактериальные средства и методы борьбы с насекомыми и грызунами (Тр. НИИ с/х микробиологии), Л., 1972, 15-19.
3. Талалаева Г. Б., Кашкова Г. Г. В сб.: Биология и селекция микроорганизмов, Иркутск, 1973, 151—157.
4. Талалаева Г. Б., Покровская Л. А. Тез. V съезда ВМО, Ереван, 1975 17—19.
5. Чил-Акопян Л. А., Исмаилова А. Ю. Тез. сессии Закавказского совета по защите растений, Ереван, 1971, 509—512.
6. De Barjacs H., Vonneloi A. *Entomophaga*, 18 (1), 5—17, 1973.

საქართველოში გავრცელებული ზოგირითი ფიტოფაგების  
გამოყოფილი *BAC. THURINGIENSIS* ჯგუფის ბაქტერიების  
ბიოქიმიური და სეროლოგიური თვისებები

ბ. ტალალაევა, თ. იმნაძე, ლ. პოკროვსკაია

ირკუტსკის სახელმწიფო უნივერსიტეტი,  
საქართველოს მცენარეთა დაცვის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილი იქნა *Aporia crataegi* L., *Dendrolimus pini* L., *Leucoma salicis* L., *Ocneria dispar* L., ვეგმპლიარებიდან იზოლირებული კრისტალური-მომქმნელი *Bac. thuringiensis* ჯგუფის ბაქტერიების ბიოქიმიური და სეროლოგიური თვისებები. H და O ანტიგენების გამოყენებით დადგენილ იქნა, რომ ჩვენს მიერ გამოყოფილი ბაქტერიები მიეკუთვნებიან *Bac. thuringiensis var. berliner* (H<sub>1</sub>) და *Bac. thuringiensis, var. dendrolimus* (H<sub>4a 4b</sub>)-ს.

#### BIOCHEMICAL AND SEROLOGICAL SIGNS OF CULTURE BAC. THURINGIENSIS ISOLATED FROM SOME INSECT PHYTOPHAGES IN GEORGIA

G. B. TALALAEVA, T. Sh. IMNADZE, L. A. POKROVSKAYA

State University, Irkutsk, USSR,  
Institute of Plant Protection, Tbilisi, USSR

#### Summary

The biological and serological properties of crystalformed bacteria of *Bac. thuringiensis* isolated from different insect-phytophages spreading out in the forests of Georgia were studied.

It was shown that the tested cultures belong to *Bac. thuringiensis var. thuringiensis* (or *berliner*), serotype H<sub>1</sub> and *Bac. thuringiensis var. dendrolimus* serotype H<sub>4a 4b</sub>.

УДК 576.851.49:576.858.9

МИКРОБИОЛОГИЯ

## ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ РАЗЛИЧНЫХ БАКТЕРИОФАГОВ В ИЗМЕНЕНИИ ЛИЗОТИПИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ У *S. TYPHIMURIUM*

И. Г. Чиракадзе

Тбилисский научно-исследовательский институт вакцин и сывороток  
МЗ СССР

Поступила в редакцию 2.1.1978

Изучена роль бактериофагов с различными биологическими свойствами в изменении лизотипических реакций *S. typhimurium* в отношении селекционированных в ТбилНИИВС *S. typhimurium* типовых бактериофагов. Установлено, что свойством специфически изменять в результате лизогенизации лизотипическую реакцию обладают только некоторые умеренные фаги (типопределяющие), выделенные из штаммов-доноров. Изменение спектра фагочувствительности наблюдается также при воздействии вирулентных и умеренно-вирулентных фагов. Однако такие изменения носят неожиданный характер и не зависят от свойств воздействующего фага, так как при этом происходят случайный отбор спонтанных фагоустойчивых мутантов бактерий. Специфичность изменения лизотипических реакций зависит не только от типопределяющего лизогенизирующего фага, но также от сочетания других умеренных фагов, находящихся в клетках-реципиентах. В силу широкого распространения полилизогении в штаммах *S. typhimurium* предугадать все возможные варианты лизотипических реакций не представляется возможным.

Фаготипирование является одним из наиболее действенных методов внутривидовой дифференциации патогенных микроорганизмов и имеет большое теоретическое и практическое значение при установлении источника заражения и путей распространения инфекционных заболеваний.

В ТбилНИИВС в 1970—1977 гг. было селекционировано 18 *S. typhimurium* типовых фагов и разработана оригинальная схема типирования *S. typhimurium*. С помощью данной схемы и набора фагов штаммы данного серотипа разделены на 43 стабильных фаготипа, объединенных в 15 фагогрупп [2, 8].

Не касаясь генетической расшифровки всей схемы ТбилНИИВС, в настоящей работе представлены результаты исследования, относящегося к некоторым вопросам фаготипообразования и фагоспецифичности, возможности искусственного изменения лизотипических реакций и значения умеренных, умеренно-вирулентных и вирулентных фагов в становлении фаготипов.

### Лизогенность штаммов *S. typhimurium*, принадлежащих к фаготипам схемы ТбилНИИВС

Специфичность взаимодействия фаг — бактериальная клетка связана в определенных случаях с содержанием в штаммах фагов [6, 7, 5, 9, 10, 11, 12]. Исходя из этого, была изучена лизогенность среды

штаммов — представителей данного серотипа, которая оказалась весьма высокой — 95%, что и обусловило выделение фагов практически из всех фагоцитозов схемы ТбилНИИВС.

Выделенные из штаммов *S. typhimurium* более 1000 фагов были разделены по морфологии негативных колоний на 8 основных групп, по структуре нуклеокапсида — на 3, по серологическим свойствам — на 8 групп и 8 подгрупп. Фаги отличались также по спектру, способности лизогенизировать и индуцироваться, по взаимоотношению с бактериальной клеткой-хозяином (умеренные, умеренно-вирулентные, вирулентные), проявляли различную чувствительность к физико-химическим факторам и др. [4].

В табл. 1 в качестве примера приведены морфология нуклеокапсида и серологические свойства умеренных фагов, выделенных из штаммов, принадлежащих к фаготипам 2, 3, 5, 6, 10, 13, 15 и т. д.

Таблица 1

Некоторые таксономические признаки умеренных фагов, выделенных из штаммов *S. typhimurium*, принадлежащих к разным фаготипам

К—во изученных штаммов	Фаготип штаммов	Фаги, выделенные из данных штаммов	Морфо-серологическая группа	Морфология фага	Серологическая группа
15	2	2a, 100, 101, 120	№ 2	III <sub>2</sub>	2
30	3	70, 71, 72, 75	№ 5	IV—1	5
10	5	171, 172	№ 2	II <sub>2</sub>	2
20	6	504, 496, 192, 2029	"	"	"
10	10	60, 220, 221, 222	№ 1	III <sub>1</sub>	1
10	13	318, 319, 371, 372	№ 2a	IV—3	2a
10	15	258, 45, α	№ 2a	II I <sub>2</sub>	2
10	17	80, 81, 83, 85	№ 2	II I <sub>2</sub>	2
12	19	19, ε	"	"	"
100	20	845, 760, 281, 283...	"	"	"
30	21	651, 356, III p.....	№ 2a	"	2a
50	25	711, 708, 123....	№ 2a	"	2a
50	31	624, 883, 893....	№ 5a	IV—3	5a

Если фаготип — это группа штаммов, объединенных не только однотипной чувствительностью к набору типовых фагов, но также «обладающих одинаковыми свойствами лизогенности» [12], и если в этом аспекте рассматривать указанные выше биологические свойства бактериальных вирусов, то можно прийти к заключению об отсутствии прямой связи между данными признаками и различием спектров фагочувствительности, характеризующих каждый отдельный фаготип.

Следует отметить, что из одной бактериальной клетки (вне зависимости от ее фаготипа) в большинстве случаев были выделены два, а иногда и три умеренных фага, отличные друг от друга по морфологии нуклеокапсида, антигенной структуре, литическому спектру в отношении «диких» штаммов и их фагоустойчивых клонов.

Вместе с тем при изучении микроорганизмов, выделенных из одного эпидемического очага, одной вспышки (2800 штаммов), или изолированных повторно от одного и того же больного (700 штаммов от 225 больных) и относящихся к конкретным фаготипам, оказалось, что умеренные фаги, выделенные из таких штаммов, — однотипны. Так например, из штаммов, принадлежащих к фаготипу 2 (15 штаммов), выделены умеренные фаги 2a, 100, 101, 102, 103 и др. Из штаммов



фаготипа 20 (100 штаммов) также выделены идентичные номическим признакам «общие» фаги. Такие же результаты в отношении фаготипов 3, 5, 6, 10 и др.

**Определение роли умеренных бактериофагов в становлении лизотипической реакции — образование фаготипов**

Для установления роли умеренных фагов в типобразовании мы прибегли к искусственной лизогенизации эталонного штамма-детектора *S. typhimurium* Q, свободного от индуцируемого фага [6].

Как показал анализ результатов лизогенизации, было получено 4 типа реакций фагочувствительности, характерных и для «диких» штаммов *S. typhimurium*:

1. идентичная фаготипу штамма-донора лизогенизирующего фага;
2. соответствующая какому-либо другому фаготипу;
3. не укладывающаяся в схему, в том числе не стабильная;
4. выражающаяся в устойчивости ко всем типовым фагам.

Умеренные фаги, способные изменять в результате лизогенизации спектр фагочувствительности, в данном случае штамма-детектора, согласно определению Е. Андерсена [5], считают типопределяющими. Особенно убедительно такое изменение фагочувствительности, которое соответствует фаготипу штамма-донора лизогенизирующего фага. Согласно проведенным исследованиям к типопределяющим фагам можно отнести бактериальные вирусы, выделенные из фаготипов 3, 6, 8, 10, 12, 15, 20, 25 и др. Полученные результаты указывают на возможность предсказания характера определенных лизотипических реакций, а также целенаправленного конструирования искусственных фаготипов, идентичных естественным. Однако, если такое заключение в определенной степени справедливо в отношении «нелизогенного» детектора — *S. typhimurium* Q, представляет интерес изучение возможности запрограммированного получения искусственных фаготипов из заведомо лизогенных штаммов.

**Изменение лизотипической реакции при множественной лизогенизации**

Перекрестная лизогенизация была осуществлена в различных вариантах на штаммах, принадлежащих к одной какой-либо фагогруппе, например II, III, V, VIII (фаготипы, входящие в одну группу, отличаются друг от друга по спектру фагочувствительности в пределах одного или двух (2,8) типовых фагов), или к различным, преимущественно далеко отстоящим фаготипам, например 2 и 9,2 и 25, 13 и 31 и др.

В табл. 2 представлены результаты множественной лизогенизации. Как видно из таблицы, установлено несколько вариантов спектров фагочувствительности искусственно лизогенизированных штаммов. При воздействии на заведомо лизогенные штаммы наиболее часто наблюдали образование фагоустойчивых клонов с реакциями: 1) соответствующей определенному фаготипу схемы ТбилНИИВС; 2) не укладывающейся в схему; 3) резистентной. В отличие от лизогенизации детектора, образование лизогенов с фагочувствительностью, идентичной фаготипу штамма-донора лизогенизирующего фага, в этих опытах отмечали только в единичных случаях.

Данная таблица свидетельствует о том, что наблюдается конверсия штаммов одного фаготипа в другой, как в пределах одной фагогруппы (например 3а → 3с, 4 → 6, 5 → 6, 9 → 11а, 9 → 12, 18а → 19 и др.), так и в разных фагогруппах (например 2 → 9, 2 → 15, 2 → 31, 6 → 28, 21 → 43в, 13 → 31 и др.).




При этом установлено, что разные фаготипы одной фагогруппы представляют не фенотипические варианты основного фаготипа, а являются самостоятельными генетическими единицами, сохраняя физическую фагомозаику в течение всего срока наблюдения (5—6 лет).

Искусственные лизогены выявили весьма широкий диапазон лизотипических реакций. Следует отметить, что такое разнообразие имело

Таблица 2  
Изменение лизотипической реакции при множественной лизогенизации

Условие опыта	Фаготип штамма	Ф А Г		Схематическое изображение результатов лизогенизации	
		№	Фаготип штамма-донора		
Лизогенизируемые штаммы и лизогенизирующие фаги принадлежат к фагогруппе:	II	3	IIa	3a → не стаб.	
		3a	IIIc	3a → 3c	
		3b	IIIc	3b → 3c	
	III	4	VI	6	4 → 6
		5	VI	6	5 → 6
		4	VIb	6b	4 → 6b
		4	VIa	6a	4 → не тип.
	V	5	VIa	6a	5 → 17b
		9	60	10	9 → не стаб.
		9	a	11	9 → 11
		9	69	12	9 → 12
		9	37I	13	9 → резист.
VIII	9	80a	14	9 → не тип.	
	11	37I	13	11 → не тип.	
	18	1	19	18 → резист.	
	18a	1	19	18a → 19	
Лизогенизируемые штаммы определенного фаготипа; лизогенизирующие фаги выделены из разных фаготипов	18b	1	19	18b → 19	
	18	ок	18a	18 → не тип.	
	2	IX	9	2 → 9	
	2	45	15	2 → 15	
	2	37I	16	2 → не тип.	
	2	IIIp	21	2 → 40	
	2	883	31	2 → 31	
	4	IIIc	3c	4 → 7	
	4	a	15	4 → 11a	
	4	69	12	4 → 13	
	13	62	15	13 → не тип.	
	13	883	31	13 → 31	
	3	VI	6	3 → не тип.	
	8	IX	9	8 → резист.	
	17	60	10	17 → резист.	
Лизогенизируемые штаммы разных фаготипов; лизогенизирующие фаги выделены из штаммов определенного фаготипа	2	45	15	2 → 15	
	3c	45	15	3c → 15	
	6	45	15	6 → 28	
	10	45	15	10 → не тип.	
	13	45	15	13 → не тип.	
	14	45	15	14 → резист.	
	20	490	40	20 → не тип.	
	21	490	40	21 → 43b	
	23	490	40	23 → резист.	
	24	490	40	24 → не стаб.	



место как в случае лизогенизации штаммов одного какого-либо фаготипа (например, 2, 4, 13) разными фагами (IX, 45, 371, Шри-Ари-Тарк и при воздействии одного бактериального вируса (IIIc, 45, 40) на штаммы различных фаготипов. Как видно из таблицы, одни бактериофаги (IIIc, VI, 45, 69, 490) были способны специфически изменять реакцию нескольких фаготипов, другие проявляли типопределяющие свойства только в отношении единичных фаготипов (обычно фаготипа I), или вовсе не проявляли их (например фаги 13, 39 и др.).

Таким образом, при получении конечных результатов лизогенизации значение имеют как свойства лизогенизирующего бактериофага, так и особенности клеток-реципиентов и, прежде всего, сочетание других умеренных фагов, находившихся в них. В отличие от опытов с лизогенными штаммами, в случае множественной лизогенизации заранее предугадать результаты не представляется возможным из-за большого количества вариантов изменения спектров фагочувствительности, что, в свою очередь, связано с выраженной полилизогенией у *S. typhimurium*.

### Определение роли умеренно-вирулентных и вирулентных фагов в становлении фаготипов

Из штаммов *S. typhimurium*, принадлежащих к большинству фаготипов, вместе с умеренными выделены фаги, которые по комплексу таксономических признаков были отнесены к умеренно-вирулентным и вирулентным. Изучение данных бактериофагов показало, что они отличаются друг от друга и от умеренных фагов по морфологии НК, по структуре нуклеокапсида (представляют IV и V типы по классификации А. С. Тихоненко), антигенным свойствам (относятся к 3, 4, 5, 6, 7 и 8 серологическим группам). При этом из штаммов, принадлежащих к одному фаготипу, были выделены как однотипные, так и разные умеренно-вирулентные и вирулентные фаги. Так, вирулентные фаги 10 и 2210 (штаммы № 2480 и 2210, фаготип 6), 891 и 909 (штаммы № 891 и № 909, фаготип 24), умеренно-вирулентные фаги 173 и 177 (штаммы № 173, № 177, фаготип 21), 24, 309 и 600 (соответствующие штаммы фаготипа 20), т. е. выделенные из разных штаммов одного и того же фаготипа, — были разными, а фаги 8 и 25 (штаммы № 8 и № 25, фаготип 34), 219 и 240 (соответствующие штаммы фаготипа 20) — однотипны.

Как указано выше, умеренно-вирулентные и вирулентные фаги были выделены только из некоторых бактериальных штаммов; принадлежащие к этому же фаготипу другие штаммы оставались свободными от носительства данных фагов.

Таким образом, между носительством умеренно-вирулентных и вирулентных фагов и специфичностью лизотипической реакции корреляция не отмечается.

Об этом свидетельствует также изучение фагоустойчивых клонов, селекционированных путем воздействия указанных фагов на штамм-детектор *S. typhimurium* Q. Как показывает табл. 3, фагоустойчивые клоны характеризовались разными вариантами лизотипических реакций, которые в основном неукладывались в схему типирования, или проявляли полную резистентность. В ряде случаев фагоустойчивые клоны соответствовали какому-либо фаготипу схемы, однако данное явление носило случайный характер. Так например, фагоустойчивый штамм 0/550<sub>1</sub> соответствовал фаготипу 33, Q/550<sub>2</sub> — фаготипу 34, Q/550<sub>3</sub> оказался резистентным. Такие же разные фаготипы от одного фага получены при воздействии вирулентных бактериофагов И, 164, 165 и др.

Следует отметить, что в отличие от умеренных фагов, ни в одном случае не было зафиксировано образование фагоустойчивых клонов с



Лизотипические реакции фагоустойчивых мутантов, полученных воздействием умеренно-вирулентных и вирулентных фагов на штамм-детектор *S. typhimurium*

Вирулентные фаги				Умеренно-вирулентные фаги			
ф/у клон	его фаготип	ф/у клон	его фаготип	ф/у клон	его фаготип	ф/у клон	его фаготип
Q/550	33,34, резист.	Q/165	43, резист	Q/131	31	Q/148	43а
Q/E	31	Q/909	резист.	Q/25	не стаб.	Q/1752	резист.
Q/Э37	резист.	Q/2210	резист	Q/794	35	Q/219	не тип.
Q/Анд	резист	Q/10	33, резист	Q/190	43	Q/240	не тип.
Q/И	не тип.	Q/375	не стаб.	Q/Лм	20а	Q/600	резист
Q/ВИР	не тип.	Q/891	резист	Q/Л	4	Q/8	29, резист.
Q/164	37,41в, резист.	Q/490а	резист.	Q/2198	резист.	Q/25	резист.

Рассматривая данный материал, можно прийти к следующему заключению.

Искусственное изменение фаготипов возможно как в результате лизогенизации умеренными фагами штамма-детектора *S. typhimurium* Q, свободного от индуцируемого фага, так и заведомо лизогенных штаммов, принадлежащих к конкретным фаготипам схемы ТбилНИИВС. Однако, если получение лизогенов с заданным спектром фагочувствительности на «нелизогенном» детекторе осуществляется довольно успешно (конверсия в фаготипы 3, 6, 8, 9, 10, 13, 15, 17, 19, 20, 21, 25 и др.), конструирование искусственных фаготипов в случае заведомо лизогенных штаммов практически не удается, так как наличие в одном штамме двух или более умеренных фагов (в том числе, возможно, и не выявленных на данном детекторе) в сочетании с лизогенизирующим фагом-детерминантом может обусловить проявление совершенно неожиданных лизотипических реакций.

Изучение роли умеренно-вирулентных и вирулентных бактериофагов в становлении фаготипов схемы ТбилНИИВС показало отсутствие корреляции между носительством таких фагов и специфичностью стабильной лизотипической реакции.

Несмотря на то, что у фагоустойчивых мутантов, образованных в результате инфицирования данными фагами эталонного штамма-детектора *S. typhimurium* Q, также наблюдается изменение фагочувствительности, а в отдельных случаях лизотипическая реакция даже может совпадать с каким-либо фаготипом схемы, данное явление носит случайный характер. Это можно объяснить тем, что под влиянием умеренно-вирулентных и вирулентных фагов происходит случайный отбор отдельных особей с разным рецепторным аппаратом и, соответственно, разной фагочувствительностью.

Приведенный материал достаточно убедительно свидетельствует о типопределяющей роли умеренных фагов и о том, что умеренно-вирулентные и вирулентные бактериофаги такими свойствами не обладают.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гуторова Л. Д. Тр. Ленингр. сан-гиг. мед. ин-та, **66**, 1962, 212—219.
2. Чиракадзе И. Г., Чанишвили Т. Г. Ж. микробиол., **3**, 73—78, 1974.
3. Чиракадзе И. Г., Чанишвили Т. Г. Мат. III съезда Грузинского общества генетиков и селекционеров, «Мецниереба», Тбилиси, 1977, 25.
6. Серия биологическая, т. 5, № 5

4. Чиракадзе И. Г., Чанишвили Т. Г. Изв. АН ГССР, сер. биол., 4, 1, 48—56, 1978.
5. Anderson E. B. In: National Conference of Salmonellosis Proceedings, Georgia, 1962, 93—99.
6. Boyd J. S. K. J. gen. Microbiol., 21, 3, 217—288, 1959.
7. Callow B. J. Hyg. (London), 57, 346—4558, 1959.
8. Chirakadze I. G., Chanishvili T. G., Lalko J., Gukasova G. B. Proceedings, 1, Wernigerode, 283—285, 1975.
9. Cragie J. J. Bact. Rev. 10, 73—79, 1946.
10. Daguid J. P., Anderson E. S., Alfredson C. A., Barker Ruth, Old D. C. J. Med. Microbiol., 8, 149—153, 1975.
11. Felix A. J. gen. Microbiol., 14, 208—222, 1956.
12. Scholtens R. Th. Antonee van Leewenhoek, 22, 65—82, 1956.

სხვადასხვა ბაქტერიოფაგის როლის შესწავლა

*S. TYPHIMURIUM*-ის ლიზოტიპური რეაქციების ცვლილებებში

ი. შირაკაძე

სსრკ ჯანმრთელობის სამინისტროს თბილისის ვაქცინებისა და შრატების სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილ იქნა, თუ რა როლს ასრულებდა სხვადასხვა ბიოლოგიური თვისებების მქონე ბაქტერიოფაგები *S. typhimurium*-ის ლიზოტიპური რეაქციების ცვლილებებში თბილისის ვაქცინებისა და შრატების ს/კ ინსტიტუტში გამოყოფილი ტიპური ფაგების მიმართ. აღმოჩნდა, რომ ლიზოგენიზაციით ლიზოტიპური რეაქციის სპეციფიკური შეცვლის უნარი აქვს დონური შტამებიდან გამოყოფილ ზოგიერთ ზომიერ, ტიპის განმსაზღვრელ, ფაგს. ლიზოტიპური რეაქციის ცვლილება ხდება ვირულენტური და ზომიერ-ვირულენტური ფაგების ზემოქმედებითაც. მაგრამ ასეთი ცვლილებები შემთხვევითი ხასიათისა და არ არის დამოკიდებული ამ ფაგების თვისებებზე, ვინაიდან ხდება მხოლოდ ბაქტერიების ფაგორეზისტენტური სპონტანური მუტანტების გადარჩევა. ლიზოტიპური რეაქციების ცვლილებათა სპეციფიკურობა დამოკიდებულია არა მარტო ტიპის განმსაზღვრელ, ლიზოგენიის გამომწვევ ფაგზე, არამედ რეციპიენტ უჯრედებში მყოფი სხვა ზომიერი ფაგების თანაარსებობაზედაც. *S. typhimurium*-ის შტამებში პოლილიზოგენიის მოვლენის ფართოდ გავრცელების გამო არ ხერხდება ლიზოტიპურ რეაქციათა ყველა შესაძლებელი ცვლილებების წინასწარ გათვალისწინება.

## STUDY OF THE ROLE OF DIFFERENT BACTERIOPHAGES IN LYSOTYPIC REACTION ALTERATION IN SALMONELLA TYPHIMURIUM

I. G. CHIRAKADZE

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

### Summary

The role of bacteriophages with different biological properties in lysotypic reaction alteration in *Salmonella typhimurium* has been studied in relation to the typical phages selected at the Tbilisi Institute of Vaccines and

Sera. Only some temperate phages (type determining), isolated donor strains, were shown to have the ability to change specifically the lysotypic reaction as a result of lysogenization. The alteration of lysotypic reaction is also observed under the effect of virulent and temperate-virulent phages. These changes, however, are of incidental character and are independent of the producer phage properties, as only the selection of the spontaneous phage resistant mutants of bacteria takes place.

The specificity of alteration of lysotypic reactions depends not only on the type-determining lysogenizing phage, but also on the combinations of other temperate phages, which are present in the recipient cells. Due to the widespread distribution of polylysogeny in strains of *Salmonella typhimurium*, we failed to foresee all the possible changes of lysotypic reactions.

УДК 577.391:547.96

РАДИОБИОЛОГИЯ

## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПОВЕРХНОСТНОЙ ДЕНАТУРАЦИИ СЫВОРОТОЧНОГО АЛЬБУМИНА

А. Р. Егиазарова

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

Поступила в редакцию 27.4.1978

Определены изменения свободной энергии и энтропии сжатия монослоя сывороточного альбумина (САЧ) на поверхности 0,1 М KCl. С этой целью построены изотермы Ленгмюра для газообразной пленки белка при различных температурах субфазы (6—30°C). Показано, что изменения энтропии сжатия монослоев необлученного и облученного в дозе 40 кР растворов САЧ имеют отрицательный знак; по абсолютному значению изменение энтропии сжатия монослоя облученного раствора меньше, чем необлученного. Сделан вывод о том, что воздействие ионизирующего излучения сопровождается образованием внутримолекулярных сшивок, снижающих чувствительность САЧ к тепловой и поверхностной денатурации.

При формировании или обновлении поврежденных участков биомембран молекулы липидов и белков перемещаются из цитоплазмы на поверхность клетки. Условия существования молекул в мембране отличаются от таковых в цитоплазме из-за наличия структурированной системы липид-белок, асимметричности состава внутри- и внеклеточной жидкости, наличия поверхностного натяжения. Свобода перемещения молекул в мембране ограничена. Взаимодействие белков с липидным бислоем может сопровождаться перераспределением зарядов на поверхности молекул. Естественно предположить, что при этих условиях происходит изменение конформации белков, т. е. наблюдается «поверхностная денатурация». Однако термин денатурация не обязательно означает потерю белком нативных свойств. Как отмечает Белицер, макромолекула белка способна модифицироваться, оставаясь нативной [2]. Отдельные группы молекул могут связываться с липидами, возможны «локальные трансформации», но основная система внутримолекулярных взаимодействий сохраняется. Это допущение подтверждается на примере лизоцима, молекулы которого в монослое на границе воздух-жидкость сохраняют структуру, близкую к нативной, не теряют ферментативной активности [8].

Если, однако, клетка подвергается воздействию различных денатурирующих агентов (тепло, ионизирующее излучение, химические препараты), вызывающих повреждение молекул, то последние, встраиваясь в мембрану, могут нарушить ее структуру и функцию. Поэтому важной биологической задачей является выяснение характера изменений, возникающих в белках при денатурации, их влияние на свойства биомембран.

Решить поставленную задачу можно моделируя либо мембрану в целом, что представляет чрезвычайно сложную задачу, либо отдельные ее слои.

Из-за трудностей выделения в чистом виде и достаточном для экс-

периментирования количестве мембранных белков в моделях используются неспецифические белки. Однако эти исследования, с одной стороны, могут дать сведения об общих закономерностях поведения белковых пленок при различных условиях эксперимента, с другой стороны, они позволят понять разницу в свойствах неспецифических и специфических белков.

В работах с моделями мембран используются белки с известным аминокислотным составом, структурой и свойствами, что помогает интерпретации полученных результатов. К таким белкам относится, в частности, сывороточный альбумин человека.

Мерилом стабильности белковой молекулы служит изменение величин термодинамических параметров. Так, например, чем больше разность значений свободной энергии молекулы в нативном упорядоченном состоянии и денатурированном неупорядоченном, тем стабильнее и жестче макромолекула. Зная изменение свободной энергии в каком-либо определенном интервале температур, можно при условии равновесного и обратимого процесса вычислить энтропию и энтальпию денатурации [5, 11].

В процессах, протекающих в растворах, с ростом температуры энтропия системы, как правило, растет, что должно ослабить прочность молекул [1], нарушая их упорядоченную структуру. С другой стороны, гидрофобные взаимодействия в молекуле имеют сложную зависимость от температуры [12]. По мере роста температуры в интервале 0—50° нарастает сила выталкивания аминокислотных остатков молекул белка из воды, усиливая их сближение внутри глобулы, т. е. делая молекулу более жесткой и прочной. Соотношение этих двух тенденций противоположно, оно определяет конечную величину изменения структуры молекулы. Эти рассуждения верны для процессов, протекающих в растворах. При исследовании пленок на границе двух различных фаз положение осложняется, поскольку неизвестна конформация молекул в двухмерном состоянии. Предполагается, что процесс формирования монослоя сопровождается разрывом слабых связей и образованием новых. Основным фактором поверхностной денатурации является изменение конформационной энтропии и энтропии гидрофобных взаимодействий. Эти две энтропии в области физиологических температур действуют на стабильность молекул противоположно [1], чем, вероятно, вызвано сглаживание эффектов смены температур на состояние макромолекул.

Интересно определить термодинамические величины в двух физиологически важных процессах: в образовании мембраны в целом и изменении ее проницаемости в результате сжатия или расширения. Процесс образования мембраны, например белкового мономолекулярного слоя, можно моделировать при растекании белкового раствора по поверхности жидкости, а уменьшение проницаемости всей мембраны в целом — сжатием белкового монослоя.

В данной работе мы задались целью определить: 1) энтропию растекания монослоя САЧ на поверхности жидкой субфазы (0,1 М КСl), граничащей с воздухом; 2) энтропию сжатия монослоя.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

Вычисление энтропии растекания молекул САЧ при образовании монослоя на жидкой субфазе. На поверхности раствора 0,1 М КСl при начальной температуре 6°С формируется монослой, площадь которого в течение всего опыта остается постоянной из-за фиксированного положения подвижного барьера. Температура субфазы медленно повышается до 35—40° с помощью стеклянного змеевика, погружен-



ного в ванну, через который циркулирует вода, подаваемая из термостата. В этих опытах измерялась зависимость поверхностного натяжения от температуры субфазы и строились соответствующие кривые.

Если площадь, ограниченная изотермами цикла нагрев-охлаждение, невелика и их конечные точки пересекаются, весь процесс может считаться обратимым и равновесным и к нему можно применить уравнения термодинамики. В этом случае наклон касательной к любой точке кривой зависимости поверхностного натяжения ( $\sigma$ ) от температуры  $T$  определяет энтропию растекания [5, 9]:

$$S_{\text{раст}} = - \frac{d\sigma}{dT} A, \quad (1)$$

где  $\sigma = \sigma_0 - \Pi$ ,  $\sigma_0$  — поверхностное натяжение раствора субфазы, т. е. водного раствора KCl, который является поверхностно-инактивным веществом, не влияющим на величину поверхностного натяжения воды [6];  $\Pi$  — измеряемое на опыте поверхностное давление монослоя (дин/см);  $A$  — площадь монослоя в см<sup>2</sup>. Зависимость поверхностного натяжения воды от температуры определяется по формуле Гаркинса [9]:

$$\sigma = 75,796 - 0,145 t - 0,00024 t^2. \quad (2)$$

**Методика вычисления энтропии сжатия монослоя.** В данном случае температура субфазы монослоя поддерживается постоянной. После формирования монослоя строятся изотермы Ленгмюра: кривые зависимости площади монослоя от поверхностного давления. Для разных температур субфазы получали соответствующие изотермы.

Изменение энтропии сжатия монослоя вычисляли по формуле (3) [11]:

$$\Delta S = - \frac{\int_{A_1}^{A_2} \Pi dA}{dT} \quad (3)$$

Значение интеграла:

$$\Delta F = - \int_{A_1}^{A_2} \Pi dA. \quad (4)$$

т. е. изменение свободной энергии монослоя, определяли методом графического интегрирования с помощью изотерм Ленгмюра, построенных для разных температур субфазы. Иными словами, определялась величина площади, заключенной между двумя изотермами и двумя прямыми, параллельными оси ординат (давление монослоя) и пересекающими ось абсцисс (площадь монослоя) в точках со значениями площади  $A_1$  и  $A_2$  соответственно. Подставляя значение выражения (4) в (3) и разделив результат на разность температур, получали  $\Delta S$ . Поскольку энтропия есть линейная функция температуры, то средняя температура для данного значения  $\Delta S$  определяется как полуразность температур субфазы, при которой получены две изотермы [11].

Коэффициент минимальной сжимаемости:

$$K = - \frac{\Delta A}{\Delta \Pi} / A \quad (5)$$





определяет ту минимальную площадь, до которой можно сжать монослой без разрушения его микроструктуры. Уменьшение или увеличение этого коэффициента дает информацию о характере изменения упругости монослоя под влиянием ионизирующего излучения.

#### МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Белковые пленки формировались на поверхности раствора 0,1 М КСI в ванне Ленгмюра, выполненной из хлоропласта или из органического стекла размерами  $50 \times 10 \times 1,5$  см каждая. Поверхностное давление определяли на горизонтальных (с точностью  $0,02 \text{ дин/см}^{-1}$ ) и вертикальных (с точностью  $0,05 \text{ дин/см}$ ) весах. Результаты полученные на ванне из хлоропласта и органического стекла, а также на обоих указанных выше типах весов были одинаковы. Поэтому в окончательном варианте была выбрана ванна из органического стекла, поскольку для удаления адсорбированного слоя белка на хлоропласте требовалась длительная и трудоемкая обработка его поверхности.

Были использованы вертикальные весы, так как при температурах субфазы около  $40^\circ\text{C}$  крепления нитей, соединяющих поплавок с боргами ванны, в горизонтальных весах становились ненадежными. Стеклянная пластинка в вертикальных весах Вильгельми имела размеры  $1,8 \times 1,8 \times 0,1$  см. Температура субфазы регулировалась с помощью стеклянного змеевика, расположенного на дне ванны. Колебания температуры не превышали  $\pm 0,2^\circ\text{C}$ . Температура воздуха в кабине также поддерживалась постоянной. Растворы белка облучали на спаренных установках типа РУТ-II при условиях:  $200 \text{ кВ}$ ,  $20 \text{ мА}$  без фильтра (1 мА АI). Детали методики и техники эксперимента приведены в работе [4]. Был использован САЧ фирмы «Реанал» (Венгрия).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Энтропия растекания монослоя САЧ.** Типичный вид кривой одного цикла нагрев — охлаждение показан на рис. 1. С повышением температуры субфазы поверхностное натяжение уменьшается, достигая минимума при  $21,5^\circ\text{C}$ . Затем происходит резкое увеличение значения поверхностного натяжения в интервале  $0,5\text{—}1,0^\circ\text{C}$ , после чего продолжается спад кривой до температуры  $30^\circ\text{C}$ . При охлаждении субфазы на

Таблица 1  
Влияние ионизирующего излучения на термодинамические параметры монослоя сывороточного альбумина

Термодинамические параметры	Необлученный раствор	Облученный раствор, 40 кр	Средняя температура
Свободная энергия, эрг	11,23	4,71	18° С
Энтропия сжатия, эрг/градус	-0,468	-0,196	

кривой особой точки нет. Повторный нагрев, то есть второй цикл процесса, дает тот же результат. Площадь петли гистерезиса, как видно из рисунка, велика. Очевидно, процесс необратимый и неравновесный, на что

указывает также величина градиента поверхностного натяжения, равная  $0,640 \text{ эрг/градус}$  в интервале температур  $14\text{--}20^\circ\text{C}$  и  $0,300 \text{ эрг/градус}$  в интервале  $25\text{--}40^\circ\text{C}$ . Таким образом, в наших условиях эксперимента мы не имели возможности вычислить энтропию растекания.

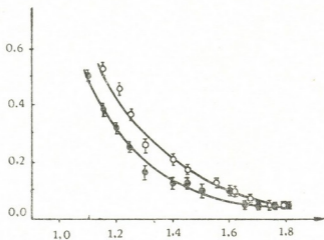


Рис. 1. Влияние температуры на поверхностное натяжение монослоя САЧ: ● — нагревание; ○ — охлаждение субфазы монослоя; ось абсцисс — температура субфазы в  $^\circ\text{C}$ ; ось ординат — поверхностное натяжение в  $\text{дин/см}$

Температура, при которой происходит скачкообразное изменение градиента свободной энергии ( $21,5^\circ\text{C}$ ), совпадает с температурой, при которой, согласно литературным данным [1], имеют место конформационные изменения в молекуле САЧ в растворе. Стабильность молекул этого белка уменьшается с повышением температуры от  $5^\circ\text{C}$  до  $30^\circ\text{C}$ , и поскольку конформационные изменения имеют кооперативный характер, они происходят в узком интервале ( $21,0 \pm 0,5$ )  $^\circ\text{C}$ .

Таблица 2  
Влияние температуры и ионизирующего излучения на коэффициент минимальной сжимаемости монослоя САЧ и размеры молекул

Температура субфазы $^\circ\text{C}$	Необлученный раствор		Облученный раствор	
	Коэффициент минимальной сжимаемости $\text{см/дин}$	Площадь, приходящаяся на молекулу САЧ $\text{\AA}^2$	Коэффициент минимальной сжимаемости $\text{см/дин}$	Площадь, приходящаяся на молекулу САЧ $\text{\AA}^2$
6	0,052	9500	0,049	8500
19	0,047	10700	0,047	9200
30	0,045	11400	0,045	9600

Примечание: разброс в значениях коэффициента минимальной сжимаемости —  $\pm 3\%$ , а площади —  $\pm 4\%$

**Термодинамические параметры сжатия монослоя.** На рис. 2 даны изотермы монослоя необлученного раствора САЧ при температуре субфазы 6, 19 и  $30^\circ\text{C}$ , а на рис 3 — изотермы для температур 6 и  $30^\circ\text{C}$  для САЧ, растворы которого облучались в дозе  $40 \text{ кР}$ . Для того чтобы





Площадь, занимаемая молекулой в монослое САЧ облученного раствора, уменьшается на 10, 14 и 17% по сравнению с контролем (не облученный раствор) для температур 6, 19 и 30°C соответственно (табл. 2). Чем выше температура субфазы, тем больше разница в значениях площадей молекул для необлученных и облученных растворов. Однако коэффициент сжимаемости при этих же условиях остается величиной постоянной (табл. 2), то есть, несмотря на уменьшение площади, упругость монослоя не изменяется.

Прежде чем попытаться объяснить полученные результаты, целесообразно, как нам кажется, сравнить число S—S-групп различных белковых молекул с их способностью подвергаться поверхностной денатурации, поскольку эти внутримолекулярные связи, согласно Ямагухи [8], играют существенную роль в устойчивости молекул к воздействию различных денатурирующих агентов.

В табл. 3 представлены данные об аминокислотном составе, числе S—S групп различных белков и уменьшении площади монослоя при облучении растворов в дозах 30—60 кР. В столбце 4 дается отношение  $N/2n_s + 1$ , которое определяет число пар аминокислотных остатков, разделенных S—S-группами белка. Согласно Ямагухи [8], чем меньше это число, тем стабильнее молекула.

Следовательно, наиболее стабильными из рассматриваемых в табл. 3 белков являются инсулин и лизоцим. Как мы указывали выше, действительно лизоцим в монослое сохраняет близкую к нативной конформацию и свою биологическую активность. При воздействии ионизирующей радиации в дозе 30—60 кР площадь монослоев инсулина и лизоцима не изменяется [10] (табл. 3). Наибольшей поверхностной денатурации из приведенных в табл. 3 белков подвергается миозин (уменьшение площади на 20%), о высокой чувствительности которого сообщалось в работе [4].

Рис. 3. Зависимость величины площади монослоя от поверхностного давления и температуры субфазы: ось абсцисс— площадь монослоя в  $\text{м}^2/\text{мг}$ , ось ординат— давление в  $\text{дин}/\text{см}$ . Температура субфазы: ● — 6°C и ○ — 30°C. Белок облучен в дозе 40 кР

Уменьшение площади монослоя САЧ на 10—17% вполне соответствует месту расположения этого белка в табл. 3 по значению числа  $N/2n_s + 1$ .

Таким образом, внутримолекулярные связи действительно играют существенную роль в поверхностной денатурации. Следовательно, повышенная устойчивость молекул облученных растворов САЧ к поверхностной денатурации, выражающаяся в уменьшении степени разворачивания полипептидных цепей молекул на границе двух фаз (уменьшение площади) и изменении энтропии в диапазоне 6—30°C ( $\Delta S =$



—0,196 *эрг/градус*). позволяет допустить, что в облученных молекулах возникают дополнительные внутримолекулярные связи. Естественно по ожидать, что эти изменения в структуре молекул должны повлиять на свойства биомембран.

Суммируя результаты экспериментов, поставленных на модели биологической мембраны — монослоя белков на границе фаз воздух-жидкость, мы можем заключить: 1) влияние ионизирующего излучения на белки тем сильнее, чем меньше число сульфгидрильных групп (точнее, чем меньше число  $N/2n+1$ ); 2) на примере молекул САС показано, что воздействие ионизирующего излучения на глобулярные белки сопровождается уменьшением энтропии сжатия монослоя. Исходя из этого, мы предполагаем, что в облученных белках возникают дополнительные внутримолекулярные связи, понижающие их чувствительность к изменениям температуры окружающей среды и поверхностной денатурации. Увеличение числа внутримолекулярных связей может повысить жесткость молекул, включение которых в мембрану повлечет за собой изменение ее свойств, в частности проницаемости каналов, поверхность которых, по-видимому, покрыта слоем белковых молекул [7].

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура, «Наука», Л., 1976.
2. Белицер В. А. Укр. биохим. журн. 34, 290—300, 1962.
3. Егизарова А. Р., Надарейшвили К. Ш. Радиобиология, 13, 508—512, 1973.
4. Надарейшвили К. Ш., Егизарова А. Р. Радиобиология, 6, 503—509, 1966.
5. Сычев В. В. Сложные термодинамические системы, «Энергия», М., 1970.
6. Фридрихсберг Д. А. Курс коллоидной химии, «Химия», Л., 1974.
7. Хаггис Дж., Мухи Д., Мюллер А., Робертс К., Уокер П. Введение в молекулярную биологию, «Мир», М., 1967.
8. Hamaguchi K. J. Biochem. 42, 449—459, 1955.
9. Harkins W. D. The Physical Chemistry of Surface Films. N. Y., USA, 1952.
10. Korgaonkar R. S., Desai A. M. Rad. Res. 18, 625—632, 1955.
11. Miggins J., Ovens N. F., Taylor J. A., Brock J. N., Pethica B. A. Advances in Chemistry, Monolayers, 1975, 14—28, Washington, USA.
12. Scheraga H. A. J. Biol. Chem. 287, 2506—2510, 1962.

## შრატის ალბუმინის ზედაპირული დენატურაციის თერმოდინამიკური პარამეტრები

ა. შავიაშვილი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

ნაშრომში განსაზღვრულია თავისუფალი ენერგიის და ენტროპიის ცვლილებები ადამიანის შრატის ალბუმინის მონომოლეკულური შრის შეკუმშვის დროს. საკითხის საკვლევად აგებულ იქნა ლენგმიურის იზოთერმები მონომოლეკულური შრის სუბფაზის სამი ტემპერატურისათვის: 6, 19 და 30°C. ნაჩვენებია, რომ შრატის ალბუმინის მონომოლეკულური შრის ენტროპიის ცვლი-

ლებას უარყოფითი ნიშანი აქვს. ეს უფლებას გვაძლევს დავასკვნათ, რომ ენტროპიის შემცირება დაკავშირებული უნდა იყოს მონომოლეკულურ ფენაში ცილის მოლეკულების სიხისტის ზრდასთან.

## THERMODYNAMIC PARAMETERS OF SURFACE DENATURATION OF SERUM ALBUMIN

A. R. EGIАЗAROVA

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

### S u m m a r y

The changes of free energy and entropy were studied during compression of human serum albumin monolayer. For this purpose, Langmur's isotherms of monolayer subphase were plotted at temperatures: 6, 19 and 30°C. It was shown that the entropy changes of serum albumin monolayer have a negative sign, this giving support to the conclusion that the entropy decrease is due to the increase of serum molecule rigidity in monolayer.

УДК 591.481.11:611.813.15

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

## ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ГОРИЗОНТАЛЬНЫХ ПРОВОДНИКОВ ЗРИТЕЛЬНОЙ ПРОЕКЦИОННОЙ ЗОНЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ КОШКИ (СВЕТООПТИЧЕСКОЕ И ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

М. Г. Жвания

*Институт физиологии им. Н. С. Бериташвили АН ГССР, Тбилиси*  
*Институт мозга АМН СССР, Москва*

Поступила в редакцию 20.2.1978.

Исследование связей зрительной проекционной зоны весьма важно для понимания роли, исполняемой ею в интегративной деятельности мозга. В настоящее время, когда организация этих проводников с помощью оптического микроскопа более или менее изучена [6, 8, 16], появилась необходимость исследования их синапсоархитектонических особенностей. Они описываются оканчивающимися, в основном, на шипиках и мелких ветвях дендритов [17, 22, 2]. Вместе с тем, светооптические данные о различном распределении проводников в разных корковых зонах [18, 19, 3] предполагают и их разную синапсоархитектонику. В свете такого подхода весьма интересным представляется исследование организации этих проводников в отдельных проекциях. Освещению этого вопроса и посвящена данная работа.

Опыты проведены на 6 половозрелых кошках, которым повреждали зрительную проекционную зону в области затылочного полюса. На 9-й постоперационный день троих животных перфузировали введенным через сонную артерию 10%-ного нейтрального формалина; с теменной и затылочной областей обеих полушарий получали фронтальные срезы (толщина 30—40 мк), импрегнировали их по методам Наута-Гигакс и Финк-Хеймер и изучали на микроскопе МБИ-6. Остальных животных на 4-й постоперационный день перфузировали 2,5%-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере; кусочки с тех же областей коры заливали в аралдит, получали ультратонкие срезы, окрашивали их по Рейнольдсу и просматривали в электронный микроскоп JEM 100С.

Исследуемые волокна наблюдались во всех зрительных полях и в супрасильвиевой извилине обеих полушарий. В ипсилатеральном полушарии они наиболее выражены в смежных с повреждением частях коры затылочного полюса и средней латеральной извилине (поле 17), в мень-

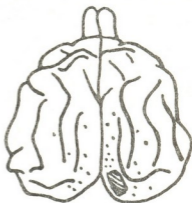


Рис. 1. Схема распределения дегенерирующих ассоциативных и комиссуральных волокон (точки) после экстирпации коры поля 17 в области затылочного полюса (заштриховано)

шей степени — в задней латеральной извилине (поле 18), еще меньше в средней латеральной борозде (поле 19) и в средней супрасильвиевой извилине. В контрлатеральном полушарии такие волокна откровенно хорошо представлены лишь в гомотопичной области (рис. 1). Знаменательно, что в литературе противоречивы данные о контрлатеральных проекциях зрительной проекционной зоны. Одни авторы полностью отрицают их выраженность [14, 20], другие наблюдают их лишь в гомотопической области [9, 23] или исключительно в зрительных полях [12, 13]; вместе с тем некоторые исследователи описывают сходную с нашей картину проекций таких проводников [8, 21, 16]. Соглашаясь с последними, мы предполагаем важную роль теменной коры как станции полисинaptического переключения в переработке и дальнейшей передаче информации с затылочного полюса обоих полушарий.

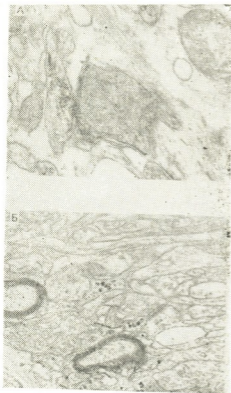


Рис. 2. А — Дегенерированный аксо-дендритический контакт со смешанными везикулами в 4-м слое смежной с повреждением части коры поля 17 (4-й постоперационный день) —  $\times 25000$ ; Б — Патологическое изменение аксо-шипового контакта в 3-м слое средней супрасильвиевой извилины на 4-й день после повреждения затылочного полюса.  $\times 15000$

имеют симметричное строение и содержат смешанные везикулы (рис. 2А). В средних слоях поля 18 они находятся, в основном, на дендритах средней величины, реже — на крупных стволах и шипиках, совсем не наблюдаются на соме; в верхних слоях супрасильвиевой извилины же — преимущественно на разных по форме шипиках (рис. 2Б) и мелких дендритах, почти не наблюдаются на соме.

Подобное сходство в структурной организации обоих горизонтальных проводников в отдельном корковом поле (ходология, концентрация окончаний на определенном уровне, синапсоархитектоника) наблюдают также Лутенберг [18, 19], Джонс, Поуэлл [15], Кавамура, Макаров [4]. Не исключено, что подобное сходство свидетельствует о вероят-



ности одинаковой переработки в определенном поле информации, приходящей по горизонтально ориентированным каналам связи.

Таким образом, проведенное исследование дало возможность выделить в каждой из проекций уровни, в наибольшей степени ответственные за принятие, переработку и дальнейшую передачу внутрислоушарной и межполушарной информации: 4-й слой поля 17, 4, 3-й слой поля 18 и 2, 3-й слой супрасильвиевой извилины. В пользу важного значения этих уровней свидетельствует и наблюдавшееся в них наиболее выраженное отличие в структуре и локализации образуемых этими проводниками контактов, предопределяющее различную переработку получаемой информации [10, 11, 7, 1, 5]. Мы предполагаем, что из всех вышеперечисленных уровней эта переработка наиболее многообразна в верхних слоях теменной коры, где образуемые данными афферентами контакты в большей степени отличаются по структуре и расположены, в основном, на отдаленных от сомы частях нейрона — мелких дендритах и разнотипных по форме и структуре шипиках.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Боголепов Н. Н. Ультраструктура синапсов в норме и патологии, «Медицина», М., 1975.
2. Воробьева Т. В. Архив АГЭ, 14, 2, 24—31, 1973.
3. Жвания М. Г. Архив АГЭ, XXIII, 10, 60—64, 1977.
4. Кавамура К., Макаров Ф. Н. Архив АГЭ, 64, 1, 49—59, 1973.
5. Косицын Н. С. Микроструктура дендритов и аксо-дендритических связей в центральной нервной системе, «Наука», М., 1976.
6. Школьник-Яррос Е. Г. Ж. высш. нервн. деят., 8, 1, 123—136, 1958.
7. Экклс Дж. Физиология синапсов, «Мир», М., 1966.
8. B e r e s f o r d W. A. The Visual System: Neurophysiology and psychophysics, Berlin, 247—254, 1961.
9. Bremer R. Proc. soc. biol. med., 90, 1, 22—25, 1955.
10. Chang H. T. J. Neurophysiol., 18, 3, 332—352, 1955.
11. Clare M. N., Bishop G. H. EEG and Clin. Neurophysiol., 7, 85—98, 195.
12. Curtis H. J. J. Neurophysiol., 3, 5, 425—431, 1940.
13. Ebner F. F., Myers R. E. Comp. Neurol., 124, 5, 425—431, 1965.
14. Garol H. W. J. Neuropathol. Exp. Neurol., 1, 4, 422—429, 1942.
15. Jones E. G., Powell T. P. S. Phil. Trans. R. Soc., Lond., B, 257, 1, 45—62, 1970.
16. Kawamura K. Brain Res., 57, 1, 23—40, 1973.
17. Lund J. S. Brain Res., 17, 25—40, 1970.
18. Luttenberg Y. Acta Univ. Carolinae Med., Praha, 13, 375—383, 1967.
19. Luttenberg Y. Acta Univ. Carolinae Med., Praha, 16, 441—459, 1970.
20. Myers R. E. Comp. Neurol., 118, 1, 1—16, 1962.
21. Polley E. H., Dirces J. M. Anat. Res., 145, 2, 345, 1963.
22. Tigges S., Tigges M. Comp. Neurol., 140, 2, 155, 1970.
23. Wilson M. E. J. Anat., London, 102, 3, 375—386, 1968.

მ. ჰვანია

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

საბჭოთა კავშირის სამედიცინო მეცნიერებათა აკადემიის ტვინის ინსტიტუტი, მოსკოვი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილია კატის მხედველობითი პროექციული ზონის ჰორიზონტული აფერენტების ორგანიზაცია. ეს აფერენტები გვხვდება მხედველობის ქერქის ყველა ველში და აგრეთვე თხემის წილში — მე-5, 7 ველებში. ჰორიზონტული აფერენტების დაბოლოებები სხვადასხვა ველში სხვადასხვანაირია: მე-17 ველში უმთავრესად ბოლოვდებიან მე-4 შრეში და უკავშირდებიან სხვადასხვა სიმსხოს დენდრიტებს, ხორკლებსა და სომას; მე-18 ველში ეს აფერენტები შედარებით მრავალრიცხოვანია III, IV შრეებში და ბოლოვდებიან სხვადასხვა სიმსხოს მქონე დენდრიტებზე, ხოლო მე-19 და მე-7 ველში უმთავრესად ზედა შრეებში ბოლოვდებიან, სხვადასხვა ფორმისა და სტრუქტურის ხორკლებზე.

## SOME PECULIARITIES OF THE ORGANIZATION OF HORIZONTAL AFFERENTS IN THE CAT'S VISUAL PROJECTION AREA

M. G. ZHVANIA

I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR;  
Institute of Brain, Academy of Medical Sciences, Moscow, USSR

### S u m m a r y

The organization of the horizontal afferents in the cat's visual projection area was studied. These afferents were found in all fields of the visual cortex and also in fields 5 and 7 of the parietal lobe. The horizontal afferent terminals vary in different fields. In field 17 they mostly terminate in layer IV and make contacts with the dendrites of different sizes, the spines and the soma; in field 18 the afferents in question are relatively numerous in layers III and IV and terminate on the dendrites of different sizes, while in fields 19 and 7, they terminate mostly in the upper layers on the spines of different shape and structure.

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

3. **Рукопись** (в двух экземплярах) должна быть тщательно проверена, иметь направление учреждения и заключение экспертной комиссии. На первой странице слева приводятся индексы статьи по таблицам Универсальной десятичной классификации (УДК), справа — раздел биологии, затем название статьи, инициалы и фамилии авторов, название учреждения, где выполнена работа, и **краткая аннотация** (не более 0,5 стр.).

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

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

5. К статье и краткому сообщению следует приложить **реферат** на русском языке для реферативного журнала СССР (не более 1000 знаков), оформленный следующим образом: УДК, инициалы и фамилии авторов, заглавие, название журнала. В конце реферата следует указать библиографические сведения, город и научное учреждение, в котором выполнена работа. Реферат должен быть подписан автором.

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

7. Фамилии цитируемых авторов следует давать в транскрипции, соответствующей тексту статьи и в оригинальней — в списке литературы. **Список литературы** составляется по алфавиту. В начале списка необходимо приводить литературу грузинским или русским шрифтом, а затем латинским. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в квадратных скобках) 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 спечаток. Выправленные корректуры возвращаются в редакцию в трехдневный срок. При задержке корректур редакция публикует статьи по первоначальным текстам.

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

12. Авторы получают бесплатно 12 отдельных оттисков.

Утверждено Президиумом Академии наук ГССР 14.II.1974

0 29/161



Цена 70 коп.

76 204