

BIOLOGICAL SERIES

784-8  
1980



ISSN—0321—1665

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

90

ბიოლოგიის  
სერია  
СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1980 N 1 • თბილისი • 8მათ  
T B I L I S I • T O M  
V O L.

6

СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ,  
ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

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

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

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე  
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР



# ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 6, № 1  
Том 6, № 1

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

გამომცემლობა „მეცნიერება“  
ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“

თბილისი  
ТБИЛИСИ

1980

სარედაქციო კოლეგია:

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

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

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

Л. К. Габуня, Н. А. Джавахишвили, Н. Н. Дзидзишвили, С. В. Дурмишидзе,  
М. М. Заалишвили, Г. В. Канделаки, Н. Н. Кецховели, П. А. Кометиани,  
Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили, И. И. Тумаджанов, Г. Д. Туманишвили,  
Т. Г. Чанишвили, Ш. Ф. Чанишвили  
Ответственный секретарь С. Р. 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. Ketskhveli,  
P. A. Kometiani, B. E. Kurashvili, K. Sh. Nadareishvili, I. I. Tumanjanov,  
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili  
Executive Secretary S. R. Labadze

СОДЕРЖАНИЕ — შიხბარსი — CONTENTS

Н. А. Гелашвили, И. С. Амашукели, Л. А. Харебава, Л. А. Китиашвили, Т. И. Чикошвили, Л. Б. Кумсиашвили. Исследование гонадотропного действия суспензии гипофизов травмированных лягушек	5
ბ. გელაშვილი, ი. ამაშუკელი, ლ. ხარებავა, ლ. კიტიაშვილი, თ. გიქოშვილი, ლ. ქუმსიაშვილი. ტრავმირებული ბაყაყების პიოფიზების სუსპენზიის გონადოტროპული მოქმედების შესწავლა	
N. A. Gelashvili, I. S. Amashukeli, L. A. Kharebava, L. A. Kitia-shvili, T. S. Gikoshvili, L. B. Kumsiashvili. Study of the gonadotrophic action of the suspension of the hypophysis in the traumatic frogs	
М. Т. Кутубидзе. Изменение функционального состояния центральной нервной системы человека под влиянием проприоцептивной сигнализации, возникающей при мышечной деятельности	12
მ. კუტუბიძე. ადამიანის ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციური მდგომარეობის ცვლილება კუნთური მოქმედებისას აღმოცენებული პროპრიოცეპტორული სიგნალიზაციის გავლენით	
M. T. Kutubidze. Changes in the functional activity of the central nervous system in man by a proprioceptive signal arising under the muscle activity	
К. С. Дзамашвили. Морфофизиологическая характеристика холинэргических нейронов интрамуральных нервных сплетений тонкой кишки в процессе старения	18
კ. ძამაშვილი. წვრილი ნაწლავის ინტრამურული ნერვული წუნლების ქოლინერგული ნეირონების მორფო-ფიზიოლოგიური ცვლილებები ორგანიზმის დაბერების პროცესში	
K. S. Dzamashvili. Morphophysiological characterization of cholinergic neurons of intramural small intestine ganglions of aging organisms	
И. Л. Лазриев, И. К. Сванидзе, А. Ш. Цицишвили, Э. И. Дзамоева. Ультраструктура коры головного мозга в раннем постиншемическом периоде	25
ი. ლაზრიევი, ი. სვანიძე, ა. ციციშვილი, ე. ძამოევა. ბოცერის თავის ტვინის ქერტის ულტრასტრუქტურა ადრეულ პოსტიშემიურ პერიოდში	
I. L. Lazriev, I. K. Svanidze, A. Sh. Tsitsishvili, E. I. Dzamoeva. The ultrastructure of the cerebral cortex in early postischaemic period	
Д. Ф. Кинцурашвили, Г. Н. Пруидзе, С. В. Дурмишидзе. Внутриклеточная локализация о-дифенолоксидазы и пероксидазы в листьях виноградной лозы	35
დ. კინცურაშვილი, გ. ფრუიძე, ს. დურმიშიძე. ო-დიფენოლოქსიდაზას და პეროქსიდაზას შინაუჯრედული ლოკალიზაცია ვაზის ფოთლებში	
D. P. Kintsurashvili, G. N. Pruidze, S. V. Durmishidze. The intracellular localization of o-diphenoloxidase and peroxidase in grape-vine leaves	
А. Я. Штромберг, И. М. Киквидзе. Анатомическое изучение вегетативных органов <i>Dictamnus caucasicus</i> Fisch. ex Grossh. и <i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev. . . . .	42
ა. შტრომბერგი, ი. კიკვიძე. <i>Dictamnus caucasicus</i> Fisch. ex Grossh.-ისა და <i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev.-ის ვეგეტატიური ორგანოების ანატომიური შესწავლა	
A. J. Shtromberg, I. M. Kikvidze. Anatomical study of vegetative organs of <i>Dictamnus caucasicus</i> Fisch. ex Grossh. and <i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev.	
И. И. Каратыгин, <u>О. И. Цхомелидзе</u> , В. М. Мачарашвили. Корневая база планктоноядных рыб высокогорных водоемов Джавахетского нагорья и питание параванского рипуса . . . . .	50

16519

საქართველოს სსრ სსრ  
საბუნებისმეტყველო მეცნიერებების აკადემია

ი. კარატიგინი, [ც. ცხომელიძე], ვ. მაქარაშვილი. ჯავახეთის ზეგანის მალაქოთანი ტბების პლანქტონით მკვებავი თევზების საყვები ბაზა და ფარანის რიპუსის კვება	
I. I. Karatygin, [C. I. Tskhomelidze], V. M. Macharashvili. Food base of plankton-eating fishes of Javakheti alpine reservoirs and feeding of European cisco ( <i>Parvanis Ripus</i> )	
Ц. В. Ломидзе. Об активности некоторых компонентов кининовой системы щылят при аскаридозе	56
ც. ლომიძე. წიწილეში კიხისური სისტემის ზოგიერთი კომპონენტის აქტივობა ასკარიდოზის დროს	
Ts. V. Lomidze. On the activity of some components of the kinin system in chicks at ascariidiasis	
К. Н. Чочиева. Семейство Taxodiaceae в ископаемых флорах Грузии	61
კ. ჩოჩიევა. ოჯახი Taxodiaceae საქართველოს ნამარხ ფლორაში	
K. I. Chochieva. The family of Taxodiaceae in the fossil floras of Georgia	
Г. П. Енукидзе, К. Г. Николаишвили. О содержании витамина А в печени закавказской белки ( <i>Sciurus anomalus</i> Gmel.)	67
გ. ენუქიძე, კ. ნიკოლაიშვილი. ამიერკავკასიური ციყვის ( <i>Sciurus anomalus</i> Gmel.) ღვიძლში ვიტამინ А-ს შედგენლობის შესახებ	
G. P. Enukidze, K. G. Nikolaiashvili. Content of vitamin A in liver of Transcaucasian squirrel ( <i>Sciurus anomalus</i> Gmel.)	
Г. В. Фейгин, К. Н. Надарейшвили. Изменение ритмики биопотенциалов мозга при рентгеновском облучении головы кроликов в минимальной смертельной дозе	72
გ. ფეიგინი, კ. ნადარეიშვილი. დიდი ტენის ბიოპოტენციალების რიტმიკის ცვლილებები რენტგენის სხივებით ბოცვერის თავის მინიმალური სასიკვდილო დოზებით დასხივების შედეგად	
G. V. Feigin, K. Sh. Nadareishvili. The change of brain biopotential rhythmicity pattern during X-ray head irradiation of rabbits in minimal lethal doses	
Л. М. Шеварднадзе, М. М. Заалишвили. Влияние органических растворителей и двухвалентных катионов на плавление комплексов ДНК-гистон H1	79
ლ. შევარდნაძე, მ. ზაალიშვილი. ორგანული გამსხნელებისა და ორვალენტანი იონების გავლენა მნმ-პისტონ H1 კომპლექსების ღლიობაზე	
L. M. Shevardnadze, M. M. Zaalishvili. The influence of organic, solvent and divalent cations on melting of DNA-histone H1 complexes	
<b>Краткие сообщения</b>	
<b>შოკლე წერილები</b>	
<b>Short Communications</b>	
Н. Н. Парцхаладзе. Влияние рентгеновского облучения на зрительную кору среднего мозга ( <i>tectum opticum</i> ) куриного эмбриона в зависимости от периода его развития	88
ნ. ნ. ცხალაძე. რენტგენის სხივების გავლენა განვითარების სხვადასხვა სტადიებზე მყოფი ქათმის ჩანასახების <i>tectum opticum</i> -ზე	
N. N. Partskhaladze. Effect of X-radiation on the midbrain visual cortex ( <i>tectum opticum</i> ) of chick embryos at various stages of development	
<b>Юбилейные даты</b>	
<b>საიუბილეო თარიღები</b>	
<b>Jubilee dates</b>	
А. И. Опарин. Видный ученый и чуткий друг (К 70-летию со дня рождения академика С. В. Дурмшидзе)	92
Важа Михайлович Окуджава (К 50-летию со дня рождения)	94

УДК 612.014.42/45

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ИССЛЕДОВАНИЕ ГОНАДОТРОПНОГО ДЕЙСТВИЯ СУСПЕНЗИИ ГИПОФИЗОВ ТРАВМИРОВАННЫХ ЛЯГУШЕК

И. А. Гелашвили, И. С. Амашукели, Л. А. Харебава,  
Л. А. Китиашвили, Т. И. Гикошвили, Л. Б. Кумсиашвили

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

Поступила в редакцию 3.11.1978

На взрослых лягушках — самках-реципиентах исследовались процесс овуляции, изменение процента оплодотворения и эмбриогенез оплодотворенных яиц после инъекции суспензии гипофизов, полученных от самок-доноров, подвергшихся сильному воздействию физических агентов. Травмирование животных производили укалыванием иглой между головным и спинным мозгом ежедневно, утром и вечером, с 8-часовым интервалом, перерезкой мозга на этом же уровне, забиванием и фиксированием иглы в коничности, а также между головным и спинным мозгом до прохождения насквозь. Показано, что после инъекции суспензии гипофизов, полученных от этих животных, подопытные самки-лягушки по скорости процесса овуляции, количеству овулирующих яиц и эмбриогенезу оплодотворенных яйцеклеток не отличаются от контрольных, т. е. тех, которым вводилась гипофизарная суспензия, полученная от интактных животных. Результаты свидетельствуют о том, что у лягушек сильные физические воздействия не подавляют образования гонадотропного гормона.

Известно, что при действии на организм любого сильного физического фактора возникает реакция, направленная на приспособление к новым условиям существования. Эта реакция адаптации у теплокровных животных характеризуется конкретными изменениями: сильноедействующий стресс-агент, возбуждая (непосредственно или через медиаторы) гипоталамические нервные центры, активизирует некоторые функции передней доли гипофиза [3—5]. При этом происходит подавление образования пролактина, гонадотропного и соматотропного гормонов. Секреция же адренокортикотропного гормона повышается в коре надпочечника, выделяющего в кровь необычно много стероидных гормонов, мобилизуя тем самым приспособительные реакции организма в ответ на воздействие стрессора. В случае чрезмерной силы раздражителя или его длительного действия реакция переходит в стадию истощения адаптационных механизмов. Если научиться контролировать зону перехода организма в эту стадию, то можно предупредить развитие многих, в том числе и патологических, состояний. Отсюда понятно, почему для радиобиологии и медицины представляет интерес изучение изменений, вызываемых стресс-агентом в гормональном балансе организма.

Мы поставили перед собой задачу: изучить подавляется ли образование гонадотропного гормона гипофиза после воздействия сильного раздражителя на организм лягушки путем биологического тестирования, т. е. исходом овуляции у лягушек (самки-реципиенты)

после инъекции суспензии гипофизов, взятых у самок-доноров, заранее подвергшихся сильным воздействиям физического фактора.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проводились на озерной лягушке (*Rana ridibunda ridibunda* Pall.) в позднелетние, зимние и ранневесенние месяцы (октябрь-март). Использовались методы искусственного вызывания овуляции и оплодотворения, разработанные в работе [1].

Исследования проводились в условиях искусственной и естественной освещенности лабораторного помещения. Все животные и эмбрионы подопытной и контрольной группы находились в одинаковых условиях температуры и относительной влажности воздуха.

Критерием действия сильного повреждающего физического агента служили изменение веса тела, смертность и подавление образования гонадотропного гормона гипофиза у самок-доноров. О подавлении образования гонадотропного гормона в гипофизе у лягушек-доноров судили по исходу овуляции, а об изменении специфической биологической эффективности этого гормона — по проценту оплодотворения и эмбриогенезу оплодотворенных яиц.

Для каждой группы опытов специально подбирались животные одинакового веса, пола и возраста. Определение веса животных проводилось ежедневно, утром и спустя 3—4 ч после первого взвешивания. Перед первым взвешиванием производилось удаление воды из прямой кишки лягушек сжатием брюха животной рукой, а также с поверхности тела при помощи фильтровальной бумаги. После первого взвешивания подопытные и контрольные животные помещались без воды в сетчатые клетки. Через 3—4 ч просушенных лягушек взвешивали вторично и пользовались этими данными для сравнения.

Опыты проводились в шести сериях:

**I серия опытов.** На самках-реципиентах исследовалось действие суспензии гипофизов лягушек-доноров, подвергшихся иглоукальванию между головным и спинным мозгом. Эта процедура проводилась ежедневно, утром и вечером, с 8-часовым интервалом. Гипофизы доноров для исследования брались через каждые 32 ч. Всего были взяты 4 пробы.

**II серия опытов.** На самках-реципиентах исследовались гипофизы доноров, подвергшихся более сильному постоянному раздражению: иглу вводили и фиксировали между головным и спинным мозгом до прохождения насквозь. Гипофизы для исследования брались через 48 ч после прокалывания.

**III серия опытов.** На самках-реципиентах исследовались гипофизы лягушек-доноров — спинномозговые препараты. Пробы для исследования брались в соответствии с условиями опыта. Разрез спинного мозга осуществлялся как иглой, так и глазным скальпелем. В первом случае гибель животных начиналась через 5—6 ч, и все лягушки погибали через 16—18 ч. При перерезке спинного мозга глазным скальпелем первые смертельные исходы наблюдались не раньше чем через 24 ч и большинство особей жило около 105 ч. Поэтому гипофизы для исследования соответственно брались как через 12, так и через 72 ч. Полная перерезка мозга контролировалась морфологическим путем после умерщвления животных.

**IV серия опытов.** На самках-реципиентах исследовались гипофизы лягушек-доноров, подвергшихся постоянному сильному раздражению: забивали и укрепляли иглы в конечностях — в центральных участках плеча, предплечья, бедра и голени. Гипофизы брались через 72 ч после травмирования.



**У серия опытов.** На самках-реципиентах исследовались гипофизы лягушек-доноров, около террариума которых ежедневно в течение 6 ч помещались ядовитые змеи.

Змей показывали не только лягушкам-донорам, но и самкам-реципиентам. Гипофизы для исследования брались через три дня после начала опыта. Каждой лягушке (контрольной и опытной) вводилась суспензия, приготовленная из двух гипофизов.

В первых четырех сериях опыты проводились как на нормальных самках, так и на самках-реципиентах, которые подвергались укалыванию между головным и спинным мозгом в первые три дня — ежедневно, утром и вечером. В обеих группах были получены одинаковые результаты. Тем не менее, для анализа использовались данными опытов, проведенных на травмированных самках-реципиентах.

Искусственное оплодотворение проводилось в следующих комбинациях:

**Группа I.** Яйцеклетки самок-реципиентов первой серии осеменяли сперматозоидами от самцов, подвергавшихся, как и доноры-реципиенты первой серии, ежедневно (утром и вечером) иглоукалыванию шейной области спинного мозга. Сперматозоиды для осеменения брались через 128 ч после прокалывания.

**Группа II.** Яйцеклетки самок-реципиентов второй серии осеменяли сперматозоидами от самцов, подвергавшихся, как и доноры-реципиенты, постоянно раздражению иглой, находящейся между головным и спинным мозгом — до нижней шейной области. Сперматозоиды для осеменения брались через 48 ч после прокалывания.

**Группа III.** Яйцеклетки самок-реципиентов третьей серии осеменяли суспензией сперматозоидов от самцов — спинномозговые препараты. Во время приготовления этих препаратов пользовались как иглой, так и глазным скальпелем. Сперматозоиды соответственно брались через 12 и 72 ч.

**Группа V.** Яйцеклетки самок-реципиентов четвертой серии осеменяли сперматозоидами от самцов, подвергнутых постоянному раздражению конечностей двумя иглами. Сперматозоиды для осеменения брались через 72 ч после фиксации иглы.

Контролем для каждой группы служили яйцеклетки нормальных самок, овуляция которых вызывалась инъекцией суспензии гипофизов таких же самок, а сперматозоиды брались от нормальных, не травмированных самцов.

Опыты повторяли 6—11 раз, а результаты обрабатывались методами вариационной статистики [2].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1А представлены результаты опытов первой серии. Оказалось, что ежедневное с 8-часовым интервалом двукратное укалывание булавкой между головным и спинным мозгом дает выраженную форму истощения в результате воздействия сильного раздражителя. Со временем наблюдается падение общего веса, особенно перед летальным исходом животных. У некоторых лягушек развиваются множественные язвы и воспаления, изменяется объем ряда органов: почек, печени, гонад и т. д., которые в терминальной стадии, вследствие развития водянки, часто увеличивались в объеме в несколько раз. У таких животных наблюдается сначала падение, а потом повышение веса в результате набухания и накопления воды в организме. Однако увеличение веса отдельных особей не влияет заметно на представленную на рисунках картину падения общего веса группы лягушек.

Гипофизы животных после воздействия сильного раздражителя, как правило, уменьшаются в объеме (при визуальном наблюдении), и эти изменения проявляются тем сильнее, чем больше были интервалы времени от начала травмирования до взятия проб. Тем не менее, эмульсии гипофизов таких животных не теряли способности вызывать овуляцию у самок-реципиентов. Более того, скорость овуляции, процент оплодотворения икринок и эмбриогенез таких яиц не изменялись (по сравнению с контрольными), когда производилась инъекция суспензии гипофизов, взятых у интактных животных.

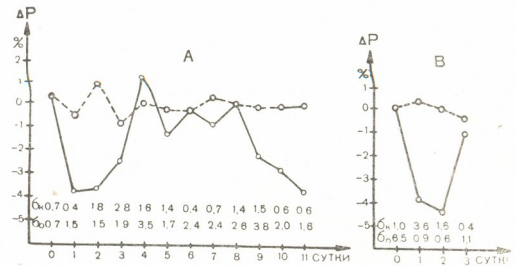


Рис. 1. Процент изменения веса животных по дням до и после начала действия раздражителя: А — ежедневные укалывания иглой в мозгу шейной области; В — прокалывания иглой между головным и спинным мозгом (до прохождения насквозь). По оси ординат:  $\Delta P$  — процент изменения веса; по оси абсцисс — сутки после начала травмирования; здесь же представлены абсолютные величины квадратической ошибки одиночного определения для отдельных контрольных (Ok) и подопытных (Oo) групп. Пунктир — контрольные животные; сплошная линия — подопытные животные

На рис. 1В представлены результаты опытов второй серии, где с целью увеличения раздражающей силы физического фактора приме-

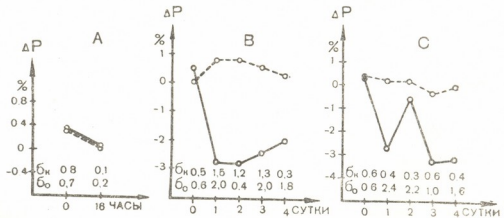


Рис. 2. Процент изменения веса животных по часам (А) и дням (В и С) до и после действия раздражителя: А — приготовление спинномозговых препаратов разрывом мозга иглой; В — приготовление спинномозговых препаратов перерезкой мозга скальпелем; С — забивание и укрепление иглы в конечностях. Обозначения те же, что и на рис. 1

нялся постоянный раздражитель. У таких животных визуально наблюдались более сильные изменения объема гипофиза по сравнению с предыдущими опытами. При этом лягушки гибли в большом количестве в течение короткого времени, но гипофизы таких животных по действию гонадотропного гормона также не отличались от контрольных.

Применение такого сильного травмирующего фактора, как разрыв или разрез спинного мозга на уровне шейной области, после чего животные гибли в течение короткого времени, в первом случае не ведет к изменениям общего веса (рис. 2А) и объема гипофиза, а во втором сопровождается заметными изменениями этих показателей (рис. 2В). Однако столь сильные воздействия также не влияют на гонадотропный эффект. Разрыв мозга иглой вызывает сильное кровоизлияние не только на месте разрыва, но и в более отдаленных участках головно-го и спинного мозга, что, по-видимому, сказывается на сроках гибели травмированных таким образом животных.

Выживаемость лягушек после травмы сильно зависит от температуры среды. При более высокой температуре, в связи с увеличением местного воспаления и общего инфицирования, ускоряется гибель животных во всех сериях опытов. При этом визуально наблюдается резкое уменьшение объема гипофиза и гипертрофия надпочечных желез. Поэтому опыты с забиванием и фиксацией иглы в конечности проводились одновременно на группах животных при одинаковой температуре и относительной влажности воздуха.

Как видно из рис. 2С, падение общего веса у большинства животных после забивания булавок наблюдалось к концу первых суток, а начиная со вторых суток происходит увеличение процента смертности и падение веса. Несмотря на то, что визуально заметно уменьшается и объем гипофиза, как и в предыдущих опытах, у этих животных не наблюдается истощение и количественное изменение гонадотропного гормона. Судя по использованному нами методу, изменений этого гормона в гипофизах животных не наблюдается и после сильных «эмоций», вызванных ежедневным пребыванием лягушек около ядовитых змей.

Как мы уже показали, при любой форме стимуляции гипофиза самок-реципиентов увеличивается объем этой железы, что не наблюдается при травме. Но гипофизы травмированных лягушек после вызывания искусственной овуляции не отличаются от контрольных. Отсюда следует, что в гипофизах травмированных животных удельная часть гонадотропного гормона в единичном объеме увеличивается. Можно полагать, что стимуляция гипофизов лягушек вызывает размножение или увеличение каких-то клеток, не ответственных за выработку гонадотропного гормона, или, возможно, у травмированных животных размножению одной части клеток сопутствует уменьшение количества других и т. д., что требует дополнительного морфологического исследования.

Опыты по искусственной овуляции и оплодотворению, проведенные в разных комбинациях, показали, что после инъекции суспензии гипофизов, которые брались от самок-доноров, подвергшихся силь-

ნომუ ვოდეივნიო ფიზიკური აგენტი, პოდოპიტნი სემკი-ლიაგუში, ვსე სერიხი იპიტვი პო სკორიტი პროცესი ივულიანი, კოლიკვუტი ივულიანი იანი ი ემბრიოგენეზუ იპოდოვრენნიხი იიკეკლეტიკი ნე ილიკალიხი ი კონტროლნიხი, თ. ე. თეხ, კოტორიმ ვვიდილასე გიპოფიზური სუსენიანი, პოლიკენნი იტიკტიხი ივოტნიხი. ვსე იტი დეიტი იფონიანი კაკლიკიტი, კოტი ი ლიაგუშიკი პოსლე მნიოკრატნი ილი პროდოლიკტილნი სილინი ბოლევიტი რადირიკენი ნე პროიკოდოტი იგნეტიანი ივოვანი გონადოტროპნი გორმონი, იმენიხიანი იტი კოლიკვუტილნი სოდერჟანიანი ვი გიპოფიზიხი ი იკენიანი სპეციფიკური ბიოლოგიკური ეფექტივნიოტი. მოიკი პოლაგატი, კოტი ი კოლოდნიკროვნიხი ივოტნიხი ვოიბე ნეტი სტრესოვიტი რეაკტიონი ნეტი სილინი ბოლევიტი რადირიკენი.

### ლიტერატურა

1. გელაშვილი ნ. ა. სოობიენიანი ან გსსრ, 66, 3, 721—723, 1972.
2. Ойвини И. А. Пат. физиол. и эксп. тер., 4, 76—85, 1960.
3. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме, «Мир», М., 1960.
4. Хамидов Д. Х., Зуфаров К. А. Нейро-эндокринная система при экспериментальных воздействиях на организм, «Фан», Ташкент, 1971.
5. Mateyko G. M., Edelmann A., Charipper H. A., Gordon A. S. Amer. J. Physiol., 167, 808—809, 1951.

### ტრავმირებული ბაყაყების ჰიპოფიზიკის სუსენიანი გონადოტროპული მოქმედიბის შესწავლა

ბ. გელაშვილი, ი. ავაშუკელი, ლ. ხარბაზა, ლ. კიტიანი, თ. გიკოვილი, ლ. კუხიანი

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

რ ე ზ ი მ ე

ზრდასრულ ბაყაყებზე — დედალ რეციპიენტიკებზე შესწავლილ იქნა ივულიკის პროციკი, განაყოფიერების პროციკული ცვლილება და განაყოფიერებული კვერციების ემბრიოგენეზი იმ დედალი დონორების ჰიპოფიზიკის სუსენიანი ინიკტიკების შემდეგ, რომლებიც განიკდიდენ ფიზიკური აგენტიკის მიკლავრ ზემოქმედიბას. ცხოველების ტრავმირებას ვაწარმოებლით ნემსის ჩხვლეტით თავისა და ზურგის ტენის შორის ყოველდღიურად, დილას და საღამოს, 8 საათიანი ინტერვლით, ტენის ამავ დონეზე გადაკრით, კიდურებში ნემსის გარკობით და ა. შ. გამოირკვა, რომ ამგვარად ტრავმირებული ბაყაყების ჰიპოფიზის სუსენიანი შეყვანა ნორმალურ დედალ ბაყაყებზე გავლენას არ ახდენს: მათი ივულიკის პროციკის სიჩქარე, ივულირებული კვერციების რაოდენობა და განაყოფიერებული კვერციკურედიბის ემბრიოგენეზი, ისევე, როგორც ინტიკტიკურ ცხოველებზე ჩატარებულ ცედიბში, არ იცვლება. მილებული შედეგებით დასტურედიბა, რომ ბაყაყებში ძლიერი ტრავმა არ იკენებს გონადოტროპული ჰორმონების წარმოქმნას და არ სციკლის ამ ჰორმონებს თვისობრივად.



## STUDY OF THE GONADOTROPHIC ACTION OF THE SUSPENSION OF THE HYPOPHYSIS IN THE TRAUMATIC FROGS

N. A. GELASHVILI, I. S. AMASHUKELI, L. A. KHAREBAVA, L. A. KITIASHVILI,  
T. S. GIKOSHVILI, L. B. KUMSIASHVILI

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

### S u m m a r y

The process of ovulation, variations of percentage of fertilization and embryogenesis of the fertilized egg-cells were investigated in adult frogs after they had been injected with a suspension of hypophysis taken from other female frogs pre-treated with potent physical-agents: a pin was driven into them between the brain and spinal cord twice a day in the morning and in the evening with 8 h interval, the brain was severed in the same place, pins were driven into the extremities, a pin was sunk between the brain and the spinal cord as deep as below the neck, etc. It has been revealed that such injections do not affect the rate of the ovulation process, the number of fertile egg-cells and the embryogenesis of the fertilized ones, as these factors show no difference from the same in the control frogs. i. e. they do not differ from those, injected with a suspension of hypophysis obtained from intact animals.

The obtained data testify to the fact that the physical agents do not suppress the secretion of the gonadotrophic hormone in frogs.

УДК 612.84.88

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ЧЕЛОВЕКА ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРОПРИОЦЕПТИВНОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ, ВОЗНИКАЮЩЕЙ ПРИ МЫШЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

М. Т. Кутубидзе

*Ленинградский государственный университет им. А. А. Жданова*

Поступила в редакцию 10.10.1978

Адекватометрическими методиками, предложенными П. О. Макароном, на людях (7 человек) в возрасте от 20 до 45 лет исследовалось влияние проприоцептивной сигнализации, возникающей при мышечной деятельности, на функциональное состояние коры головного мозга.

Показано, что адекватно-, дискрето- и диапазонометрические параметры мигательного рефлекса, отражающего функциональную лабильность корковых нервных центров оптического анализатора, закономерно изменяются под влиянием и в соответствии с интенсивностью мышечной деятельности. При умеренно интенсивной работе лабильность нервных центров повышается, а при большой нагрузке, наоборот, понижается.

На основании полученных фактических данных делается заключение о возможности применения указанных методик в спортивной практике.

В нейродинамических исследованиях ряда авторов [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12] объективным показателем дифференцированной возбудимости и функциональной подвижности оптического анализатора человека являлся безусловный защитный мигательный рефлекс; были установлены адекватометрические параметры названного рефлекса.

По П. О. Макарову [13] под влиянием факторов, изменяющих функциональное состояние нервной системы (устоление, боль, эмоция), меняются пороги как интенсивности, так и длительности адекватного раздражения.

Исходя из этого положения, естественно было предположить, что адекватометрические и дискретометрические параметры мигательного рефлекса должны были изменяться под влиянием мышечной деятельности.

В соответствии с этим целью настоящей работы являлось изучение влияния дозированной проприоцептивной сигнализации на указанные параметры, характеризующие дифференцированную возбудимость и функциональную подвижность изучаемого анализатора и дающие возможность судить о функциональном состоянии центральной нервной системы.

### МЕТОДИКА

Спыты ставились на людях (7 человек) в возрасте от 20 до 45 лет. Всего было проведено 86 опытов.

Испытуемые находились в изолированной от экспериментатора экранизированной комнате.

Мигательный рефлекс регистрировался осциллографом типа С 1—4. На голову исследуемого надевался шлем с монтированным в него прибором (кожный адекватометр конструкции П. О. Макарова новой модификации), который отражал мигательный рефлекс и фиксировался против роговицы глаза на расстоянии 1 см от него. Безусловным раздражителем для вызова мигательного рефлекса служила воздушная струя, интенсивность которой, измеряемая микроманометром, дозировалась с помощью специального пускателя, смонтированного на выходе газового резервуара.

Дозировка по длительности и подача раздражителя то одиночными, то парными толчками, с соблюдением желаемого интервала между ними, осуществлялась с помощью стимулятора ЭСЛ-01.

Во избежание выработки условного мигательного рефлекса раздражение давалось не в стереотипной последовательности. Площадь раздражения ( $q$ ) во всех опытах была постоянной.

Движение века отражалось на фотодиоде, расположенном против роговицы, и регистрировалось на экране осциллографа. Импульс от стимулятора одновременно с подачей раздражителя запускал разбег осциллографа.

Таким образом, в результате одновременной регистрации стимула и мигательной реакции создавалась возможность определения латентного периода последней.

Как известно, латентный период рефлекса сильно меняется в зависимости от функционального состояния, и так как у подопытных оно могло быть различным в разные дни, то мы в начале каждого опыта определяли латентный период мигательного рефлекса при постоянном давлении ( $P$ ) и  $q$  раздражающего стимула, после чего следили за его изменением под влиянием мышечной деятельности разной интенсивности. С этой целью испытуемые выполняли работу (поднятие и опускание груза 1 и 6 кг, а также задерживание этих же грузов на согнутой в локтевом суставе руке).

По речевому ответу и мигательному рефлексу испытуемых определяли пороги силы раздражения при постоянной длительности стимула (20 мс). Интенсивность раздражения (давление воздушной струи), впервые вызывающая ощущение, констатируемое в речевом ответе испытуемого, постепенно усиливалась до появления пороговой мигательной реакции.

По этим порогам определяли сензо-мигательный диапазон, математически выражаемый формулой:  $D = \frac{R}{S}$ ,

где  $D$  — диапазон,  $R$  — рефлекторный и  $S$  — сенсорные пороги.

Методикой дискретометрии по П. О. Макарову [5] определяли критический интервал дискретности (КИД), как по ощущению, так и по миганию, т. е. тот наименьший интервал между двумя короткими (по 20 мс) воздушными толчками, при которых испытуемый может заметить наличие двух стимулов или которые вызывают двойной мигательный рефлекс. КИД определяли при постоянном давлении, длительности стимула ( $t$ ) и площади раздражения ( $q$ ). При описанных условиях, определив КИД, мы наблюдали за изменением его величины под влиянием мышечной деятельности разной интенсивности; интервал между парой воздушных струй можно было уменьшить до 5 мс.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из показателей функционального состояния организма, наряду с реобазой, хронаксией, адекватой и другими функциональными

пробами, следует считать продолжительность латентного периода безусловной реакции в ответ на адекватное, или inadequate раздражение определенной характеристики.

Латентным периодом ощущения П. О. Макаров [14] называет время от момента нанесения раздражения до появления ощущения, отмечаемого подопытными моторной реакцией.

Латентный период мигательного рефлекса в ответ на раздражение роговицы глаза воздушной струей у наших испытуемых в состоянии покоя оказался разным — от 60 до 120 мс (рис. 1 А, Б).



Рис. 1. Продолжительность латентного периода мигательного рефлекса при адекватном раздражении роговицы воздушной струей в состоянии покоя. Запуск осциллографа совпадает с началом раздражения. Время — 20 мс между метками

Но у одних и тех же испытуемых продолжительность латентного периода в нормальных условиях в течение опытного дня была довольно постоянной, изменяясь иногда в незначительных пределах.



Рис. 2. Влияние мышечной работы на продолжительность латентного периода мигательного рефлекса при адекватном раздражении роговицы воздушной струей: А — при работе с грузом 1 кг, Б — при работе с грузом 8 кг. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

Этот параметр функционального состояния мигательного аппарата претерпевал значительное изменение под влиянием мышечной деятельности; так например, когда испытуемый удерживал груз весом 1 кг, латентный период укорачивался в некоторых случаях до 40 мс, а если работа была более интенсивной (груз 6 кг), то этот период удлинялся до 200 мс и более (рис. 2 А, В).

В другой серии опытов по показаниям первой и второй сигнальной системы (речевые ответы и мигательная реакция) определяли пороговую интенсивность применяемого адекватного раздражения.



Измерение порогов ощущения и мигания позволило определить сензо-рефлекторный диапазон.

Определение диапазона сензо-мигательной функции показало, что и этот параметр функционального состояния изучаемой системы у каждого из наших испытуемых в состоянии покоя является довольно постоянным. Но под влиянием мышечной деятельности его величина, в зависимости от интенсивности мышечной деятельности, также испытывает закономерное изменение.

Так, при умеренно интенсивной работе (поднятие и опускание груза в 1 кг, а также удержание этого груза) в большинстве случаев наблюдалось некоторое расширение сензо-двигательного диапазона. Следовательно, нагрузка, вызывающая интенсивное напряжение мышц, оказывает, судя по данному параметру, как бы благоприятное влияние на функциональное состояние изучаемой системы.

При более интенсивной работе (груз 6 кг) в большинстве случаев наблюдалось сужение сензо-моторного диапазона.

Изменение диапазона — результат неравномерного изменения нижнего и верхнего порогов; поэтому для диагностики и прогнозтики, в каждом случае важно выяснение того, на каком именно из этих порогов влияет данная нагрузка, так как это даст возможность целенаправленного изменения самого влияния.

Наблюдалась случаи, когда у части испытуемых данная нагрузка не вызывала никаких изменений, а у других подопытных вместо ожидаемого сужения диапазона вызывала его расширение.

Резистентность диапазона наблюдается у спортсменов, тренирующихся по тяжелой атлетике (поднятие тяжести). По-видимому, под влиянием физических упражнений происходит сопряженное, параллельное изменение как нижнего, так и верхнего порога.

КИД по данным речевого и мигательного рефлекса показал, что и этот параметр функционального состояния анализатора у наших испытуемых в состоянии покоя характеризуется довольно стабильным постоянством уровня и равняется: по речевому ответу — 100—250 мс, а по миганию — 200—220 мс.

Под влиянием мышечной деятельности КИД по ощущению и миганию претерпевал закономерные изменения. Так, в случае удержания груза в 1 кг у большинства испытуемых по обоим показателям КИД уменьшается, т. е. дискретность увеличивается, указывая на повышение функциональной подвижности анализатора.

Удержание груза в 6 кг вызвало увеличение КИД и по ощущению и по миганию. У некоторых подопытных при увеличении груза, т. е. при сравнительно сильном напряжении мышц, в начале опыта (правда, в редких случаях) наблюдалось резкое укорочение КИД с последующим его увеличением.

Таким образом, фактические данные, полученные в нейродинамических исследованиях с использованием безусловного мигательного рефлекса в качестве объективного показателя функциональных сдвигов в анализаторах, наступающих под влиянием дозированной мышечной деятельности, хорошо гармонируют с данными, полученными нами же в ранних аналогичных адевато-, дискрето-, и диапазонометрических исследованиях, а также с данными, полученными в опытах на животных.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Макаров П. О. Совр. невропат. и психол., 3, 11—12, 1934.
2. Макаров П. О. Тр. Ленинградского общества естествоиспытателей, 61, I, 62—71, 1939.
3. Макаров П. О. Архив биол. наук, 60, I, 117—126, 1940.

4. Макаров П. О. Вестник ЛГУ, 4, 38—45, 1947.
5. Макаров П. О. Нейродинамика зрительной системы человека, Л., изд-во ЛГУ им. А. А. Жданова, 1952.
6. Макаров П. О. В сб.: Биофизика возбудимости органов чувств, «Знание», Л., 1961, 53—55.
7. Макаров П. О., Кутубидзе М. Т. Теория и практика физической культуры, 4, 28—30, 1970.
8. Макаров П. О., Кутубидзе М. Т. Вестник ЛГУ, 15, 3, 75—79, 1970.
9. Макаров П. О. В сб.: Адекватометрия, Медгиз, Л., 102—109, 1958.
10. Макаров П. О. ДАН СССР, 56, 3, 521—532, 1949.
11. Макаров П. О., Матоян С. Д. Биофизика, 10, 2, 293—303, 1965.
12. Матоян С. Д. В сб.: Нервная система, «Наука», 5, 123—124, 1964.
13. Спрогис Е. И. В сб.: Адекватометрия, Медгиз, Л., 53—59, 1958.

ადამიანის ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციური მდგომარეობის ცვლილება კუნთური მოქმედებისას  
აღმოცენებულ პროპრიოცეპტორული სიგნალიზაციის  
გავლენით

ა. კუბუბიძე

ა. ჯდანოვის სახელობის ლენინგრადის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რეზიუმე

პ. მაკაროვის მიერ შემუშავებული ადეკვატომეტრიული მეთოდიკით შესწავლილ იქნა კუნთური მოქმედების დროს აღმოცენებული პროპრიოცეპტორული სიგნალიზაციის გავლენა ადამიანის ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციურ მდგომარეობაზე.

გამოირკვა, რომ ქუთუთოს ხამხამის რეფლექსის დისკრეტომეტრიული და დიაპაზონომეტრიული პარამეტრები, რომლებიც მხედველობის ცენტრალური აპარატის ფუნქციურ ძვრადობას ასახავენ, კუნთური მოქმედების ზეგავლენით და მისი ინტენსიობის შესაბამისად, კანონზომიერად იცვლებიან. სახელდობრ, ზომიერი ინტენსიობის კუნთური მუშაობის გავლენით მხედველობის ნერვული ცენტრის ლაბილობა მატულობს, ხოლო დიდი ინტენსიობის მუშაობისას, პირიქით, ლაბილობა ქვეითდება.

მიღებული ფაქტობრივი მონაცემების საფუძველზე ავტორი მიზანშეწონილად მიიჩნევს, რომ აღნიშნული მეთოდიკა გამოყენებულ იქნას სპორტული ფიზიოლოგიის პრაქტიკაში.

CHANGES IN THE FUNCTIONAL ACTIVITY OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM IN MAN BY A PROPRIOCEPTIVE SIGNAL ARISING UNDER THE MUSCLE ACTIVITY

M. T. KUTUBIDZE

A. Zhdanov State University, Leningrad, USSR

Summary

The study carried out by adequateometrical method developed by P.O. Makarov shows that discretometrical and diapasonometrical parameters of

nictating reflex, which reflect the functional lability of the optical analyzers, undergo consistent changes under the influence and in accordance with the intensity of muscular activity; in case the muscular activity is of moderate intensity, the lability of the nervous centers rises, and on the contrary, if the activity is of high intensity, the lability of the nervous centers falls.

On the basis of the obtained data the author suggests the use of this method in sport physiology.

61591

ҚАЗАҚСТАН РЕСПУБЛИКАСЫ  
ҒЫЛЫМ АКАДЕМИЯСЫ  
ҒЫЛЫМ АКАДЕМИЯСЫ

УДК 616—053.9:616.341

МОРФОЛОГИЯ

## МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХОЛИНЭРГИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ ИНТРАМУРАЛЬНЫХ НЕРВНЫХ СПЛЕТЕНИЙ ТОНКОЙ КИШКИ В ПРОЦЕССЕ СТАРЕНИЯ

К. С. Дзамашвили

*Тбилисский государственный медицинский институт*

Поступила в редакцию 4.11.1978

Изучение (морфометрия, гистохимия, электронная гистохимия) холинэргических (ХЭГ) нейронов интрамуральных нервных сплетений тонкой кишки (ИНСТК) крыс линии Вистар показало, что в процессе старения организма в ИНСТК появляются гипертрофированные нейроны с высокой активностью ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и нейроны малого размера, с деформированными контурами и низкой активностью АХЭ, не характерные для животных молодого и зрелого возраста. После раздражения ствола блуждающего нерва выявился морфологический субстрат, свидетельствующий о снижении функции интрамуральных нейронов парасимпатической нервной системы, эквивалентом которого можно считать понижение в них активности АХЭ.

Изменениям, происходящим в вегетативной нервной системе, отводится большая роль в механизме понижения функции пищеварения в процессе старения организма. Однако в большинстве работ [1, 2, 3, 4], посвященных изучению указанного вопроса, не имеется данных о состоянии эфферентной части парасимпатического отдела вегетативных нервных сплетений различных отделов пищеварительного тракта. С другой стороны, изучение морфологических особенностей отдельных звеньев названной системы в процессе старения организма даст возможность установить морфофункциональный субстрат изменений деятельности системы пищеварения в стареющем и старческом организмах. Результаты таких исследований могут быть использованы для разработки рационального режима питания стареющего организма.

Целью настоящего исследования являлось дифференцированное изучение ХЭГ нейронов ИНСТК в процессе старения организма и в условиях раздражения ствола блуждающего нерва.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на 84 крысах линии Вистар возраста 6—8, 12—14, 28—31 и 32—36 месяцев.

Выявление ХЭГ нейронов производилось путем окраски срезов на АХЭ гистохимическим методом и методом электронной гистохимии. Материал фиксировался в растворе Беккера с последующей окраской по Карновски и Рутс [6] и в 2%-ном глутаральдегиде с последующей окраской по Карновски [5] и заключением в араалдит. Контрольные срезы инкубировались в растворе прозерина  $10^{-6}$  М.

Подсчитывалось среднее количество ХЭГ нейронов в 100 произвольных полях зрения микроскопа МБИ-15. Средняя площадь ХЭГ

нейронов вычислялась путем планиметрии 100 зарисованных клеток. Оптическая плотность определялась путем цитофотометрии цитоплазмы 40 ХЭГ нейронов, при длине волны  $\lambda=486$  н.м, из каждого узла, на однолучевом цитофотометре плаг-методом. Оптическая плотность цитоплазмы служила показателем активности АХЭ в ХЭГ нейроне. Распределение АХЭ в ХЭГ нейроне изучалось в электронном микроскопе ЭВМ-100А.

В каждой возрастной группе 7 животным производилась электростимуляция ствола блуждающего нерва током частотой 30 гц, напряжением 0,5 В в течение 10 с, с последующим определением оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов по вышеописанной методике.

Полученные цифровые данные обрабатывались методом вариационной статистики с использованием критерия Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Определение количества, размера площади и оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов подслизистого и межмышечного нервных сплетений тонкой кишки крыс в разные возрастные периоды показало (табл. 1), что в молодом и зрелом возрастах, соответственно 6—8, 12—14 месяцев, эти показатели существенно не отличаются друг от друга.

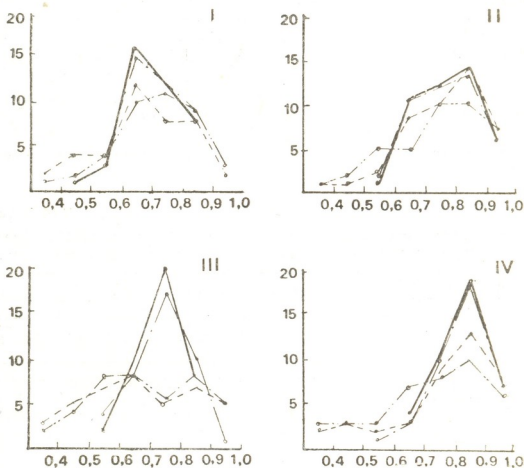


Рис. 1. Распределение нейронов по величинам оптической плотности цитоплазмы: I — подслизистое сплетение; II — подслизистое сплетение после раздражения ствола блуждающего нерва; III — межмышечное сплетение; IV — межмышечное сплетение после раздражения ствола блуждающего нерва. По оси абсцисс — оптическая плотность цитоплазмы в условных единицах; по оси ординат — количество клеток. — — — 6—8 месяцев; - - - - 12—14 месяцев; - · - · - 28—31 месяцев; · · · · 32—36 месяцев

В возрасте 28—31 месяц, т. е. в стареющем организме, в подслизистом и межмышечном сплетениях тонкой кишки по сравнению с предыдущими (молодым и зрелым) возрастными периодами достоверно ( $p < 0,001$ ) снижены количество клеток, соответственно на 7,1 и 8,3% (здесь и ниже первый показатель относится к нейронам подслизистого, а второй — к нейронам межмышечного сплетения); так же достоверно ( $p < 0,001$ ) по сравнению с предыдущими возрастными периодами на 8,9 и 7,9% снижены показатели средней величины площади клеток; показатели же оптической плотности цитоплазмы названных нейронов, по сравнению с молодым и зрелым возрастными периодами, снижены более резко ( $p < 0,001$ ) — на 8,9 и 12,3%.

Таблица 1

Морфометрические показатели ХЭГ нейронов ИНСТК в различные возрастные периоды

Биометрические параметры		Подслизистое сплетение				Межмышечное сплетение			
		6-8	12-14	28-31	32-36	6-9	12-14	28-31	32-36
Оптическая плотность цитоплазмы	М	0,713	0,716	0,652	0,672	0,746	0,759	0,662	0,708
	σ	0,056	0,065	0,094	0,090	0,074	0,075	0,109	0,103
	т	0,011	0,010	0,015	0,014	0,011	0,012	0,017	0,016
Площадь клеток	М	144,8	149,4	136,2	140,1	152,2	156,4	144,2	148,1
	σ	24,2	19,6	30,2	33,8	24,4	23,8	31,6	33,4
	т	2,4	2,0	3,0	3,4	2,4	2,4	3,1	3,3
Количество клеток	М	29,4	29,7	27,6	26,1	21,4	21,8	20,0	18,9
	σ	4,02	3,85	4,17	4,0	2,72	2,78	2,94	2,74
	т	0,40	0,38	0,42	0,40	0,28	0,28	0,29	0,27

Обозначение: М — средняя, σ — среднее квадратическое отклонение, т — ошибка средней

Таблица 2

Показатели оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов ИНСТК после электростимуляции ствола блуждающего нерва в различные возрастные периоды

Биометрические параметры		Подслизистое сплетение				Межмышечное сплетение			
		6-8	12-14	28-31	32-36	6-8	12-14	28-31	32-36
Оптическая плотность цитоплазмы	М	0,795	0,803	0,763	0,735	0,831	0,840	0,770	0,718
	σ	0,074	0,072	0,106	0,108	0,071	0,060	0,101	0,102
	т	0,012	0,011	0,016	0,017	0,011	0,010	0,016	0,016

Обозначения те же, что в таблице 1

У старых животных (32—36 месяцев) в подслизистом и межмышечном сплетениях количество ХЭГ нейронов уменьшено на 12,2 и 13,8% ( $p < 0,001$ ), по сравнению с молодыми и зрелого возраста животными, и на 5,5 и 6,0% ( $p < 0,01$ ), по сравнению со стареющими животными; показатели размера площади ХЭГ нейронов подслизистого и межмышечного сплетений у старых животных на 6,3 и 7,9% меньше, чем у животных молодого и зрелого возрастов, и на 2,8 и 2,7% боль-

ше, чем у стареющих животных. Показатели оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов подслизистого и межмышечного сплетений у старых животных, по сравнению с молодыми и зрелыми, снижены на 6,2 и 6,0% ( $p < 0,01$ ), а по сравнению со стареющими животными повышены на 2,3 и 6,5% ( $p < 0,05$ ).

На рис. 1.1 и 1.3 показано, что отмеченные изменения оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов обусловлены появлением у крыс возраста 28—31 месяц нейронов с низкой оптической плотностью, нехарактерных для животных молодого и зрелого возрастов и составляющих 25 и 37,5% от общего количества нейронов; в этом же возрасте появляются и нейроны с высокой оптической плотностью, составляющие 25 и 30%, что также нехарактерно для животных молодого и зрелого возрастов.

В возрасте 32—36 месяцев наблюдается увеличение количества нейронов с высокой оптической плотностью, нехарактерных для животных молодого и зрелого возрастов, и их количество достигает 30 и 32,6% общего числа нейронов. В то же время в старом организме остается определенное количество (17,5 и 35%) нейронов с низкой оптической плотностью цитоплазмы, нехарактерных для животных молодого и зрелого возрастов.

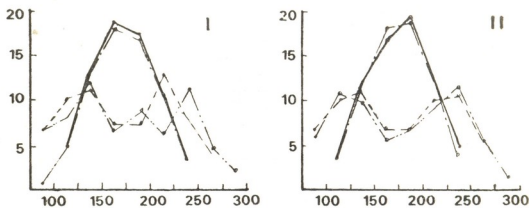


Рис. 2. Распределение нейронов по площадям: I — подслизистое сплетение; II — межмышечное сплетение. По оси абсцисс — площадь клеток в условных единицах; по оси ординат — количество клеток. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

На рис. 2 показано, что в возрасте 28—31 месяц в интрамуральных нервных сплетениях тонкой кишки появляются нейроны, площадь которых нехарактерна для животных возраста 6—8 и 12—14 месяцев. В частности, появляются нейроны малого размера, составляющие 25 и 25% от общего числа нейронов, и нейроны большого размера, составляющие 18 и 24%. В возрасте 32—36 месяцев количество нейронов малого размера несколько сокращается — до 22 и 24%, в то время как количество нейронов большого размера еще более увеличивается — 27 и 27%.

Электронногистохимические исследования показали, что ХЭГ нейронов большого размера, с высокой активностью АХЭ, появляющиеся с 28-месячного возраста, увеличиваются в количестве по мере старения. Они являются гипертрофированными нервными клетками — продуктом внутриклеточной гиперплазии, в то время как нейроны малого размера, с деформированными контурами и низкой активностью АХЭ, являются нервными клетками, находящимися на разных стадиях дезорганизации.

Из табл. 2 видно, что при раздражении стволов блуждающих нервов оптическая плотность цитоплазмы ХЭГ нейронов ИНСТК в моло-

дом и зрелом возрасте существенно не различается. В возрасте 28—31 месяц при тех же опытах обнаруживается достоверное понижение оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов ИНСТК на 5 ( $p < 0,05$ ) и 8,4% ( $p < 0,001$ ). В возрасте 32—36 месяцев выявляется еще более резкое понижение показателей оптической плотности цитоплазмы по сравнению с возрастом 28—31 месяц — 3,7 ( $p < 0,05$ ) и 6,8% ( $p < 0,001$ ).

На рис. 1.2 и 1.4 показано, что понижение средних показателей оптической плотности цитоплазмы ХЭГ нейронов ИНСТК в процессе старения организма после раздражения ствола блуждающего нерва можно объяснить появлением в стареющем организме 10 и 17, а в старом 20 и 22,5% нейронов с низкой оптической плотностью, нехарактерных для животных молодого и зрелого возрастов.

Результаты сопоставления степени активности АХЭ в ИНСТК при раздражении ствола блуждающего нерва и без него показали, что в различные возрастные периоды жизни интрамуральные нейроны системы блуждающего нерва различно реагируют на неадекватную информацию. Выше было сказано, что в условиях раздражения ствола блуждающего нерва у животных возраста 6—14 месяцев почти все нейроны характеризуются высокой активностью АХЭ. Иначе обстоит дело у стареющих животных возраста 28—31 месяц. Если у последних больше половины нейронов характеризовались умеренной активностью АХЭ, то после раздражения блуждающего нерва число нейронов с умеренной активностью АХЭ значительно уменьшилось, а число нейронов с высокой активностью фермента увеличилось, т. е. две трети нейронов имеют высокие показатели активности фермента. Следовательно, в возрасте 6—14 месяцев ответ на раздражение блуждающего нерва выявляется почти во всех нейронах (исключение составляют 1—2 нейрона), у стареющих же животных (28—31 месяц) на такое раздражение реагирует значительно меньшее количество нейронов, чем в возрасте 6—14 месяцев.

Из изложенного можно заключить, что в возрасте 28—31 месяц не все нейроны обладают способностью реагировать на новые неадекватные раздражения, т. е. на одно и то же раздражение парасимпатический отдел нервной системы у молодых и стареющих животных реагирует неодинаково. Это дает основание предположить, что в стареющем организме неадекватная информация может быть причиной метаболического конфликта в системе нервной клетки. Указанное еще рельефнее выявляется у старых животных. У крыс возраста 32—36 месяцев после раздражения блуждающего нерва на фоне повышения активности АХЭ в значительной части нейронов имеется также значительное число нервных клеток с низкими показателями активности АХЭ. Таким образом, у старых животных имеется еще большая вероятность возникновения в нервной клетке метаболических конфликтов, приводящих ее к дистрофическим изменениям и нарушению обменных процессов в ней.

На основании изложенного можно сделать вывод, что ХЭГ нейроны интрамуральных нервных узлов пищеварительного тракта у стареющих животных более ранимы чем в молодом и зрелом возрастах.

Эксперименты с раздражением ствола блуждающего нерва выявили морфологический субстрат снижения функции интрамуральных нейронов парасимпатической нервной системы, эквивалентом которого можно считать понижение активности АХЭ в них, являющееся залогом ограничения ее функции, т. е. снижение лабильности клетки, обеспечивающей приспособление к изменениям внешней и внутренней среды.



## ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Л. В. В сб.: Мат. IX научной конференции по возрастной морфологии, физиологии и биохимии. 1, М., 1969, 38—39.
2. Паникарский В. Г. Врач. дело, 5, 114—117, 1971.
3. Самосюк И. З. Врач. дело, 3, 111—113, 1972.
4. Чмирюк А. Н. К возрастной морфологии нервных элементов червеобразного отростка (Автореф. канд. дисс.), Караганда, 1977.
5. Karpovsky M. J. J. Cell Biol., 23, 217—232, 1964.
6. Karpovsky M. J., Roots L. A. J. Histochem. Cytochem., 12, 219—221, 1964.

წვრილი ნაწლავის ინტრამურული ნერვული უწყვეტების  
კოლინერგული ნირონების მორფო-ფიზიოლოგიური ცვლილებები  
ორგანიზმის დაბერების პროცესში

ბ. ძამაშვილი

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

ვისტარის ხაზის ვირთაგვებში ცოთილი ნერვის გალიზიანებისას და გალიზიანების გარეშე ქოლინერგული ნეირონების ასაკობრივი ცვლილებების შესწავლამ (მორფომეტრია, ჰისტოქიმია, ელექტრონული ჰისტოქიმია) გვიჩვენა, რომ ორგანიზმის დაბერების პროცესში ნაწლავის ინტრამურულ ნერვულ უწყვეტებში გვხვდება, ერთი მხრით, ჰიპერტროფირებული ნეირონები, რომლებსაც აცეტილქოლინესთერაზის მაღალი აქტივობა აქვთ და მეორე მხრით — დეფორმირებული კონტურების მქონე, მცირე ზომის ნეირონები, რომლებსაც აცეტილქოლინესთერაზული აქტივობა დაბალი აქვთ. ამგვარი ნეირონები არ გააჩნიათ ახალგაზრდა და საშუალო ასაკის ცხოველებს.

ცოთილი ნერვის გალიზიანების შედეგად ხდება ისე, რომ ხანდაზმულ ორგანიზმთა წვრილი ნაწლავების ინტრამურულ უწყვეტთა ნეირონების 17%-მდე, ხოლო ბებერ ორგანიზმთა ამავე ნეირონების 22%-მდე, ვეღარ უპასუხებენ გალიზიანებას. ეს შედეგი იმის მაჩვენებელია, რომ ამ ნეირონებში მცირდება აცეტილქოლინესთერაზული აქტივობა, რის გამოც ქვეითდება მათი ლაბილობა და, მათთანავე, გარეგანი და შინაგანი გარემოს ცვლილებებისადმი შეგუების უნარი.

## MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERIZATION OF CHOLINERGIC NEURONS OF INTRAMURAL SMALL INTESTINE GANGLIONS OF AGING ORGANISMS

K. S. DZAMASHVILI

State Medical Institute, Tbilisi, USSR

### Summary

The morphological, histochemical and electrohistochemical studies of age changes in cholinergic neurons of intramural small intestine ganglions, carried out on Wistar rats both in case of vagus stem stimulation and in its absence, have shown that in case of aging organisms there appear



high activity acetylcholinesterase hypertrophied neurons as well as small shaped neurons with deformed contours and low acetylcholinesterase activity (that are not characteristic of young and adult rats) in intramural small intestine ganglions. The vagus stem stimulation experiments revealed the morphological substrate of the decrease in the parasympathetic nervous system intramural neuron function. The drop of cholinesterase activity in these neurons can be considered as equivalent of the function decrease, which in itself is a limiting factor of this function, that is decrease of the degree of cell lability, which secures adaptation processes when inadequate information appears both in exterior and interior media of the organism.

УДК 591.481.11:611.813.1

ГИСТОЛОГИЯ

## УЛЬТРАСТРУКТУРА КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА В РАННЕМ ПОСТИШЕМИЧЕСКОМ ПЕРИОДЕ

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

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

Поступила в редакцию 3.11.1978

Исследованы ультраструктурные сдвиги, возникающие в капиллярах, нейроглии, нейронах и синапсах лобной, височной и затылочной областей коры головного мозга кролика в раннем постшемическом периоде. Через 10 мин после рециркуляции в цитоплазме эндотелиальных клеток растет число пиноцитозных пузырьков и рибосом. Базальная мембрана уплотняется и уменьшается ее толщина. Через 30 мин происходит нормализация ультраструктуры всех компонентов капиллярной стенки.

В постшемическом периоде в нейронах, синапсах и нейроглиальных клетках обнаружены в основном такие же сдвиги, что и при кратковременной ишемии.

После рециркуляции в нервной ткани появляется большое число лейкоцитов и плазматических клеток, которые обнаруживаются как между разветвлениями базальной мембраны, так и свободно в нейропиле. В некоторых из них расширены цистерны эндоплазматической сети, много рибосом, вакуолей и плотных тел.

В наших предыдущих исследованиях было показано, что при кратковременной (3, 7 и 15 мин) циркуляторной гипоксии, вызванной по методу, разработанному Г. И. Мчедlishvili [12], в коре головного мозга кролика развиваются заметные ультраструктурные сдвиги. Изменения захватывают эндотелиальные клетки кровеносных капилляров, перicyты, нейроны, синаптический аппарат и глиальные клетки. В условиях кратковременной циркуляторной гипоксии из глиальных клеток наиболее лабильными являются астроциты.

Показано также [8, 14, 15, 16, 17], что при циркуляторной гипоксии в нервной ткани имеют место заметные функциональные и биохимические сдвиги и некоторые из них часто прогрессируют в постшемическом периоде. Известно, что и при других видах гипоксии [1, 2, 18] в постгипоксическом периоде в нервной ткани развиваются глубокие ультраструктурные изменения. С другой стороны, в литературе имеются указания о нормализации ультраструктуры отдельных элементов нервной ткани после рециркуляции [6].

Принимая во внимание все вышесказанное, мы поставили себе целью изучить ультраструктурные сдвиги, возникающие в капиллярах, нейроглии, нейронах коры головного мозга кролика в раннем постшемическом периоде.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы ультраструктурные изменения, возникающие в капиллярах, нервных и глиальных клетках лобной, височной и затылоч-

ной областей коры больших полушарий головного мозга кролика (8 случаев) в раннем постишемическом периоде. У экспериментальных животных после 15-минутной ишемии (методика вызова ишемии детально описана в наших предыдущих работах [3,5]) кровь нагнеталась обратно в артериальную систему и восстанавливалось как общее артериальное давление, так и циркуляция крови в коре мозга\*. Контролем служили кролики, находившиеся в точно таких же условиях (вскрытие черепной коробки, препарирование кровеносных сосудов и т. д.), что и подопытные, за исключением перетяжки сонных артерий и понижения давления. Головной мозг экспериментальных (через 10 и 30 мин после восстановления кровотока) и контрольных живогных перфузировали через общую сонную артерию 2,5%-ным раствором глютаральдегида на фосфатном буфере. Затем маленькие кусочки изучаемых областей на 2—3 ч погружали в 2%-ный раствор четырехоксида осмия. Материал заключали в араалдит, тонкие срезы констатировали по методу Рейнольдса [13] и исследовали в электронном микроскопе JEM-100с.

В работе применены методы количественного анализа: были измерены толщина эндотелиальных клеток и базальной мембраны, а также подсчитано количество пиноцитозных пузырьков в цитоплазме эндотелиальных клеток. Толщина эндотелиальной клетки и базальной мембраны на каждой микрофотографии измерялась в произвольно выбранных участках, отстоящих друг от друга приблизительно на 1 мкм. Полученные данные усреднялись. Для каждого отдельного опыта измерения были проведены на микрофотографиях, конечное увеличение которых равнялось 60 000. Для определения числа пиноцитозных пузырьков на 1 мкм<sup>2</sup> среза эндотелиальной клетки было подсчитано число пиноцитозных пузырьков в ней и полученная величина делилась на площадь клетки. Последняя определялась при помощи морфометрической сетки с шагом, равным 5 м. Все количественные данные обработаны статистически.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании тонкого строения нейронов, синапсов, нейроглии и капилляров нам не удалось обнаружить какой-либо заметной разницы между лобной, височной и затылочной областями коры больших полушарий. Поэтому во избежание повторения результаты исследования приводятся для всех областей обобщенно. Следует отметить также, что для всех изученных областей характерна резкая мозаичность ткани — наряду с заметно измененными участками коры встречаются такие области, где практически не изменены структура и плотность отдельных образований, ширина межклеточных щелей и т. д.

Т а б л и ц а

Структура	Контроль	15-минутная ишемия	10-минутная постишемия	30-минутная постишемия
Толщина эндотелиальной клетки в мкм	0,150±0,060	0,283±0,012	0,300±0,010	0,250±0,011
Число пиноцитозных пузырьков на 1 мкм цитоплазмы эндотелиальной клетки	42,0±1,6	11,0±0,4	46,0±1,7	37,0±1,0
Толщина базальной мембраны в мкм	0,066±0,001	0,100±0,001	0,038±0,002	0,066±0,002

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

Через 10 мин после восстановления мозгового кровотока в капиллярах коры головного мозга можно наблюдать большинство из тех сдвигов, которые характерны для кратковременной ишемии. Более того, изменения в некоторых структурных компонентах выражены ярче, чем при ишемии. Однако необходимо отметить, что в капиллярах обнаруживается целый ряд ультраструктурных особенностей, указывающих на начало процессов восстановления нормального строения и функции эндотелиальных клеток, базальной мембраны и перицитов.

Эндотелиальные клетки утолщены сильнее, чем при 15-минутной ишемии — через 10 мин после рециркуляции их толщина равняется  $0,30 \pm 0,01$  мкм, а при 15-минутной ишемии  $0,283 \pm 0,12$  (таблица). Эндотелиальные клетки утолщены сильнее, чем при 15-минутной ишемии — через 10 мин после рециркуляции их толщина равняется  $0,30 \pm 0,01$  мкм, а при 15-минутной ишемии  $0,283 \pm 0,12$  (таблица). Эндотелиальные клетки утолщены сильнее, чем при 15-минутной ишемии — через 10 мин после рециркуляции их толщина равняется  $0,30 \pm 0,01$  мкм, а при 15-минутной ишемии  $0,283 \pm 0,12$  (таблица). Эндотелиальные клетки утолщены сильнее, чем при 15-минутной ишемии — через 10 мин после рециркуляции их толщина равняется  $0,30 \pm 0,01$  мкм, а при 15-минутной ишемии  $0,283 \pm 0,12$  (таблица).

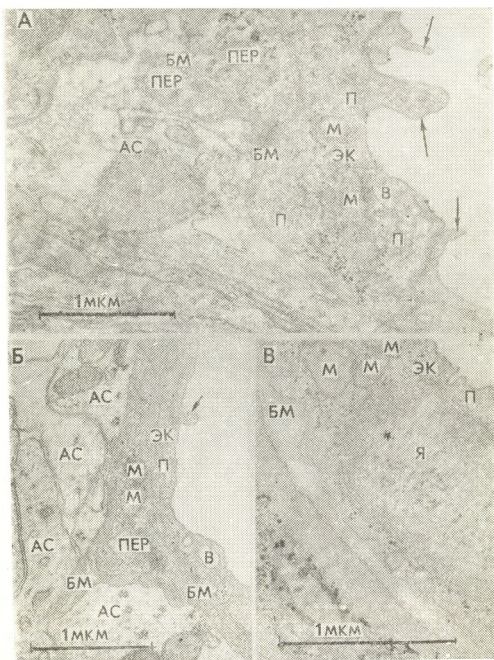


Рис. 1. А, Б — фрагменты капилляров (10 мин после рециркуляции); Б — фрагмент стенки капилляра (30 мин после рециркуляции); Я — ядро; ЭК — эндотелиальная клетка; П — пиноцитозные пузырьки; БМ — базальная мембрана; В — вакуоль; М — митохондрия; Пер — отросток перицита. Стрелками указаны микроворсинки. Ув. А — 50 000, Б — 45 000, В — 65 000

плазматическая сеть чаще представлена в виде коротких, расширенных цистерн. Митохондрии набухшие, отмечается фрагментация и дезорганизация крист, просветление матрикса, иногда встречаются митохондрии, матрикс которых содержит миелиноподобные структуры.

Как отмечали выше, целый ряд структурных особенностей в эндотелиальных клетках указывает на начало процессов нормализации их структурно-функциональной организации. В частности, в цитоплазме эндотелиальных клеток резко увеличивается число пиноцитозных пузырьков и рибосом (рис. 1А). Количество пиноцитозных пузырьков на  $1 \text{ мкм}^2$  цитоплазмы равняется  $46 \pm 1,7$  (таблица). Наряду с этим растет количество цитоплазматических отростков, направленных в сторону просвета сосуда (рис. 1А).

Ядра эндотелиальных клеток через 10 мин после рециркуляции имеют разнообразную форму, глубокие инвагинации ядерной оболочки придают ядру дольчатость; хроматин часто образует зернистые скопления у внутренней ядерной мембраны, иногда такие же скопления отмечаются в центре ядра.

Базальная мембрана местами разрыхлена, утолщена и просветлена. В большинстве же случаев наблюдается уплотнение и истончение базальной мембраны — среднее значение ее толщины равняется  $0,038 \pm 0,002 \text{ мкм}$  (таблица). Часто она образует пальцевидные выросты в сторону окружающих структур (рис. 1Б).

В перicyтах резко увеличивается количество пиноцитозных пузырьков, цистерн эндоплазматической сети, а также плотных тел. Иногда наблюдаются перicyты, цитоплазма которых не содержит плотные тела или они малочисленны. Часто наряду с неизменными отростками наблюдаются набухшие отростки перicyтов, лишенные каких-либо оргanelл. Ядра перicyтов неправильной формы, хроматин распределен неравномерно; рибосомоподобные частицы иногда встречаются в центральной части ядра.

Через 30 мин после рециркуляции наступает нормализация ультраструктуры капиллярной стенки. Среднее значение толщины эндотелиальных клеток равняется  $0,250 \pm 0,11 \text{ мкм}$  (таблица), т. е. приближается к толщине эндотелиальных клеток контрольных животных. На люминальной поверхности эндотелиальных клеток наблюдаются единичные микроворсинки, форма и размеры которых весьма разнообразны, однако чаще всего, как и у контрольных животных, это длинные пальцевидные выпячивания. Приближается к норме и количество пиноцитозных пузырьков: на  $1 \text{ мкм}$  цитоплазмы оно равняется  $37 \pm 1,0$  (таблица). Следует отметить, что в некоторых эндотелиальных клетках обнаруживаются такие же изменения, что и через 10 мин после рециркуляции.

Базальная мембрана капилляров коры головного мозга в этот период имеет такую же структуру и толщину, что и базальная мембрана контрольных животных — среднее значение толщины базальной мембраны равняется  $0,066 \pm 0,002 \text{ мкм}$  (таблица). Весьма редко встречаются расширенные и просветленные участки базальной мембраны (рис. 1Б).

Через 30 мин после рециркуляции в перicyтах наблюдаются такие же изменения как через 10 мин, однако значительно растет количество клеток, в которых наблюдается тенденция к нормализации структур (рис. 3Б).

Через 10 и 30 мин после восстановления кровотока в нейронах обнаруживаются все те же изменения, которые имели место при ишемии, при этом часто эти изменения выражены более резко, чем при 15-минутной ишемии. В нервных клетках отмечается гиперплазия и ги-

пертрофия компонентов комплекса Гольджи, перестройка гранулярной эндоплазматической сети. Часто в одних и тех же нейронах цистерны гранулярной эндоплазматической сети расширяются (рис. 2А). Иногда рибосомы, связанные с мембранами, остаются локализованными только в определенных участках мембраны, некоторые цистерны совсем лишены рибосом (рис. 2Б). Рядом с такими профилями расположено большое число свободных рибосом, образующих розетки из 5—10 ча-

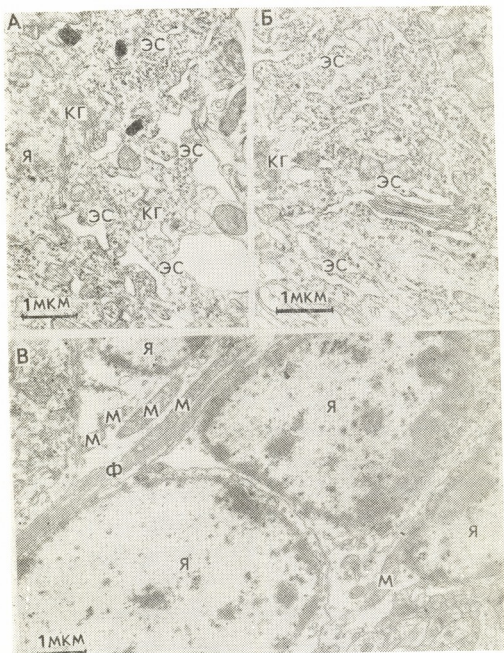


Рис. 2 А, Б — фрагменты пирамидных нейронов (10 мин после рециркуляции); В — группа астроцитов (30 мин после рециркуляции): ЭС — эндоплазматическая сеть; КГ — комплекс Гольджи; Ф — пучки глиофибрилл. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Ув. А, Б — 20 000, В — 18 000

стиц; в одних и тех же нейронах, наряду с набухшими, встречаются и узкие, неизмененные цистерны. Расширенные компоненты гранулярной эндоплазматической сети в одних клетках локализованы в периферических участках цитоплазмы, в других — в перинуклеарной обла-

сти, а в третьих — расширены исключительно все профили эндоплазматической сети. В ряде случаев в цитоплазме нейронов можно наблюдать компактно расположенную группу взаимосвязанных цистерн, при этом периферические цистерны расширены, а центральные сужены в такой степени, что противостоящие мембраны сливаются (рис. 2Б).

При рециркуляции некоторые нейроны сильно сморщены, вследствие чего значительно повышена плотность матрикса. Следует отметить, что рециркуляция влечет за собой незначительное увеличение лизосом в цитоплазме нейронов, по сравнению с 15-минутной ишемией. А набухшие митохондрии при рециркуляции встречаются с такой же частотой, что и при ишемии, не меняется также и степень повреждения отдельных митохондрий. При всех исследованных нами сроках рециркуляции ядерная оболочка образует многочисленные и глубокие инвагинации. Хроматин также собран в виде глыбок. В некоторых случаях можно наблюдать плотные, не ограниченные мембраной мелкозернистые образования, которые иногда расположены у крупноячеистого ядрышка, а иногда в непосредственной близости к ядерной оболочке. При рециркуляции в ядрах также наблюдаются полиморфные вакуоли.

При рециркуляции, в отличие от 15-минутной ишемии, в крупных дендритных стволах некоторых корковых нейронов появляются большие полиморфные вакуоли, которые часто расположены группами.

Как и при ишемии, через 10 и 30 мин после рециркуляции в пресинаптических терминалях обнаруживаются резкие изменения. В частности, в некоторых терминалях сильно сокращено число синаптических пузырьков, а в некоторых они практически отсутствуют. Значительно варьируют размеры синаптических пузырьков в пределах одной и той же терминали. В некоторых случаях наблюдается агрегация синаптических пузырьков в отдаленных от активной зоны участках терминали. Увеличена толщина слоя плотного аморфного вещества, связанного с пре- и постсинаптическими терминалями.

Реакция нейроглиальных клеток после рециркуляции аналогична таковой при кратковременной ишемии. Из глиальных клеток более лабильными являются астроциты, значительная часть которых претерпевает заметные ультраструктурные изменения. Периваскулярные отростки астроцитов набухают — матрикс просветляется, появляются участки, лишенные каких-либо органелл, отмечается просветление матрикса митохондрий и дезорганизация крист. Часто набухшие астроциты располагаются группами (рис. 2В). Хроматин в ядре таких клеток конденсируется в крупные глыбки различной величины, располагающиеся вдоль внутренней мембраны ядра, а также и в его центре. Цитоплазма просветляется, в ней обнаруживаются пузырьки, вакуоли, уменьшается количество цитоплазматических органелл, наблюдается деструкция митохондрий.

Олигодендроциты и микроглиоциты после восстановления кровотока заметных изменений не претерпевают. Так же как при кратковременной ишемии, в олигодендроцитах отмечается увеличение количества цистерн эндоплазматической сети, плотных тел и митохондрий, гипертрофия и гиперплазия комплекса Гольджи (рис. 3А). В цитоплазме некоторых микроглиоцитов через 30 мин после рециркуляции появляются мембранные включения.

Интересно отметить, что через 10 и 30 мин после восстановления кровотока наблюдается реакция гематогенных элементов, причем она особенно резко выражена через 30 мин после восстановления кровотока. В коре головного мозга кроликов в большом количестве появляются лейкоциты и плазматические клетки. Они почти всегда встречаются в тех участках коры головного мозга, где наблюдается резко выраженная реакция различных структур нейропилия и набухание отростков, а также



недалеко от капилляров, базальная мембрана которых контактирует с набухшими отростками астроцитов.

В условиях данного эксперимента в коре головного мозга появляются в большом количестве плазматические клетки, которые располагаются как между разветвлениями базальной мембраны (рис. 3Б), так и свободно в нейропиле (рис. 3В). Ядра плазматических клеток округло-овальные, иногда несколько угловатой формы. Ядрышко хорошо выражено. Хроматин распределен неравномерно и образует скопления вдоль

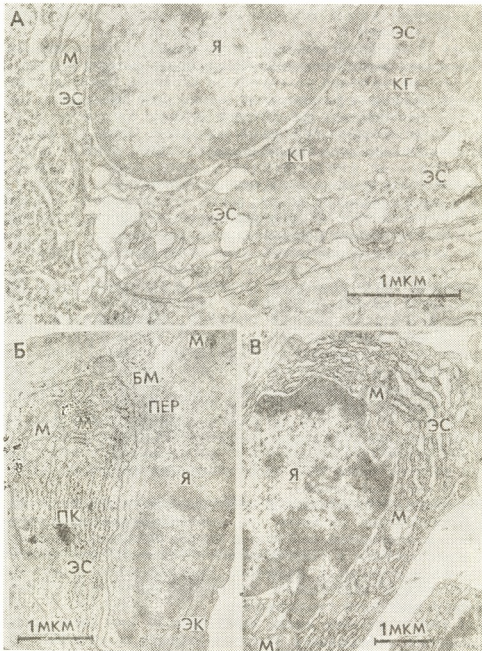


Рис. 3. А — олигодендроцит (30 мин после рециркуляции); Б — фрагмент плазматической клетки (ПК) (10 мин после рециркуляции); В — плазматическая клетка (30 мин после рециркуляции). Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Ув. А—42 000, Б—27 000, В — 21 000

внутренней мембраны ядра. Эндоплазматическая сеть имеет ряд специфических особенностей. Она занимает основную часть цитоплазмы и состоит из длинных извитых взаимопараллельных профилей, несущих на

своей поверхности большое количество рибосом. Контурные тела плазматических клеток нервные, местами часто образуют пальцеобразные выросты. Наряду с интактными плазматическими клетками встречаются резко измененные клетки — матрикс местами просветлен, цистерны эндоплазматической сети расширены, обнаруживаются полиморфные вакуоли различных размеров.

Таким образом, в постишемическом периоде наряду с резкими ультраструктурными изменениями, являющимися результатом предшествующей ишемии, наблюдаются сдвиги, указывающие на то, что возобновление кровотока влечет за собой развитие восстановительных процессов.

Через 10 мин после восстановления мозгового кровотока изменения всех компонентов капиллярной стенки более разносторонние и носят более резко выраженный полиморфный характер, чем при ишемии. Однако в цитоплазме эндотелиальных клеток уже отмечается увеличение количества пиноцитозных пузырьков и рибосом, постепенно уплотняется и уменьшается толщина базальной мембраны. Через 30 мин после рециркуляции большинство эндотелиальных клеток имеют ультраструктуру, идентичную их ультраструктуре у контрольных животных. Резкое увеличение пиноцитозных пузырьков, микроворсинок и рибосом в цитоплазме эндотелиальных клеток после восстановления мозгового кровотока свидетельствует об усилении транскапиллярной проницаемости и пластических процессов в компонентах капиллярной стенки, что, по-видимому, связано с обеспечением усиленного функционирования кровеносных капилляров в этот период. Базальная мембрана через 30 мин после ишемии имеет такую же толщину и структуру, что и базальная мембрана контрольных животных. В этот период иногда наблюдаются перичиты, цитоплазма которых содержит незначительное количество лизосом, в других они вообще отсутствуют. Таким образом происходит нормализация ультраструктуры капиллярной стенки. Процесс нормализации различных компонентов капиллярной стенки после восстановления мозгового кровотока говорит о высокой реактивности стенки капилляра.

Восстановление нормального кровотока после глубокой ишемии в первые 30 мин не вызывает какой-либо заметной нормализации структурной организации нейронов и межнейрональных контактов — в нервной ткани можно обнаружить все те же изменения, которые имели место при ишемии, более того, часто изменения выражены даже резче, чем при 15-минутной ишемии.

Результаты исследования нейроглиальных клеток после восстановления рециркуляции показали, что наиболее выраженная реакция наблюдается в астроцитах, особенно в периваскулярных отростках, тогда как олигодендроциты и микроглиоциты в основном сохраняют сходство с таковыми контрольных животных. Эти изменения в астроцитах, по всей вероятности, обусловлены структурной организацией этих клеток и их тесным контактом с капиллярами.

Как уже отмечалось выше, через 10 и 30 мин после восстановления кровотока наблюдалась заметная реакция со стороны гематогенных элементов, а именно, отмечается появление большого количества лейкоцитов и плазматических клеток. Дать объяснение этому явлению несколько затруднительно, возможно, это обусловлено как изменением стенки капилляра, так и самим процессом восстановления кровотока, вызывающим такую реакцию гематогенных элементов. В литературе имеются указания о реакции гематогенных элементов (появление их в нейропиле) при различных экспериментальных воздействиях. Некоторые авторы [7, 9, 11] наблюдали проникновение лейкоцитов и плазматических клеток в нейропиле при дегенерации нервных волокон. Появление

в нейропиле лейкоцитов они связывают с явлением фагоцитоза, тогда как относительно реакции плазматических клеток нет никаких указаний. Маттеус и др. [10] отмечают, что, возможно, продукты нейрональной дегенерации являются стимулирующими механизмами для выработки специфических антител, в которых плазматические клетки принимают активное участие.

ლიტერატურა

1. Боголенов Н. И. Ж. неуропат. и псих. ам. С. С. Корсакова, 72, II, 1652—1655, 1972.
2. Боголенов Н. И. Ультраструктура синапсов в норме и патологии, «Медицина», М., 1975.
3. Дзамоева Э. И., Сванидзе И. К., Лазриев И. Л., Цицишвили А. Ш. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 5, 422—429, 1977.
4. Лазриев И. Л., Сванидзе И. К., Цицишвили А. Ш., Дзамоева Э. И. В сб.: Ишемия головного мозга (тезисы докладов), «Мецниереба», 1976, 17—18.
5. Цицишвили А. Ш. Изв. АН ГССР, сер. биол., 3, 2, 141—148, 1977.
6. Arsenio Nunes M. L., Hosmann K. A., Farkas Bargeton E. Acta neuropath. (Berl.), 26, 4, 329—344, 1973.
7. Berger J. Ultrastruct. Res., 37, 5—6, 479—494, 1971.
8. Chikvaïdze V. N., Melitauri N. N. Neuropath. Pol., 12, 4, 671—682, 1974.
9. Matthews M. A., Kruger L. J. Comp. Neurol., 148, 3, 285—294, 1973.
10. Matthews M. A., Kruger L. J. Comp. Neurol., 148, 3, 294—312.
11. Matthews M. A., Kruger L. J. Comp. Neurol., 146, 3, 313—346, 1973.
12. Mchedlishvili G. A. Neuropath. Pol., 11, 249—262, 1973.
13. Reynolds E. S. J. Cell Biology, 17, 1, 208, 1963.
14. Roitback A. S., Labakhua T. Sh. Neuropath. Pol., 12, 4, 683—692, 1974.
15. Sikorska M., Smailek M. Neuropath. Pol., 12, 4, 653—664, 1974.
16. Svanidze I. K., Museridze D. P. Neuropath. Pol., 12, 4, 635—642, 1974.
17. Zelman I. B. Neuropath. Pol., 12, 4, 583—591, 1974.
18. Yu M. G., Bakay L., Lee V. C. Acta Neuropath. (Berl.), 22, 3, 235—244, 1972.

ბოცვერის თავის ტვინის ქირქის ულტრასტრუქტურა ადრეულ პოსტიმემორ კონსიდემირ კერიოდში

ი. ლაზრივი, ი. სვანიძე, ა. ციციშვილი, ბ. კამოვა

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

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა ბოცვერის თავის ტვინის ქერქის უბლის, თხემისა და კეფის წილების კაპილარების, ნეიროგლიის, ნეირონებისა და სინაფსების ულტრასტრუქტურული ცვლილებები ადრეულ პოსტიმემორ პერიოდში. სისხლის მიმოქცევის აღდგენიდან 10 წუთის შემდეგ ენდოთელური უჯრედების ციტოპლაზმაში მატულობს პინოციტური ბუშტუკებისა და რიბოსომების რაოდენობა. ბაზალური მემბრანა მკვრივდება და მისი სისქე მცირდება. 30 წუთის შემდეგ ნორმალურდება კაპილარის კედლის ყველა შემადგენელი კომპონენტის სტრუქტურა.

პოსტიშემიურ პერიოდში ნეირონებში, სინაფსებში და ნეიროგლიურ უჯრედებში ძირითადად ისეთივე ცვლილებები აღინიშნება, როგორც ხანმოკლე იშემიის დროს.

სისხლის მიმოქცევის აღდგენის შემდეგ ნერვულ ქსოვილში დიდი რაოდენობით არის ლეიკოციტები და პლაზმური უჯრედები, — როგორც ბაზალური მემბრანის განშტოებათა შორის, ისე თავისუფლად — ნეიროპილში. ზოგიერთ მათგანში ენდოპლაზმური ბადის ცისტერნები გაფართოებულია, გაზრდილია რიბოსომების, ვაკუოლებისა და მკერივი სხეულების რიცხვი.

## THE ULTRASTRUCTURE OF THE CEREBRAL CORTEX IN EARLY POSTISCHAEMIC PERIOD

I. L. LAZRIEV, I. K. SVANIDZE, A. SH. TSITSISHVILY, E. I. DZAMOEVA

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

### S u m m a r y

The ultrastructural changes occurring in the capillaries, neuroglia, neurons and synapses of the frontal, temporal and occipital areas of the rabbit cerebral cortex in early postischaemic period were studied. 10 *min* after recirculation in cytoplasm of the endothelial cells the number of pinocytotic vesicles and ribosomes increases. The basement membrane becomes dense and its thickness decreases as compared with 15 *min* ischaemia. The normalization of the ultrastructure of all components of the capillary wall occurs in 30 *min* after recirculation.

The same changes as in short-term ischaemia are observed in postischaemic period in neurons, synapses and neuroglial cells.

In nerve tissue a great number of leucocytes and plasmatic cells appears after recirculation, they are seen among the ramifications of basement membrane as well as in neuropil. In some of these cells profiles of the endoplasmatic reticulum are widened, there are many ribosomes, vacuoles and dense bodies.

УДК 634.8:581.1

БИОХИМИЯ

## ВНУТРИКЛЕТОЧНАЯ ЛОКАЛИЗАЦИЯ О-ДИФЕНОЛОКСИДАЗЫ И ПЕРОКСИДАЗЫ В ЛИСТЬЯХ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

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

Институт биохимии растений АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 14.7.1978

Из виноградных листьев сорта Ркацитли (*Vitis vinifera* L.) методами дифференциального центрифугирования и очистки в градиенте плотности сахаразы выделены субклеточные структуры. Изучены процентное распределение хлорофилла, активность маркерного фермента митохондрией цитохромоксидазы, электрофоретические свойства и рН-оптимум действия ферментов. Показано, что о-дифенолоксидаза в основном локализована в хлоропластах, а пероксидаза в них не обнаруживается. Она сосредоточена во фракции, богатой митохондриями и пероксисомами. Растворимая фракция белка не обладает о-дифенолоксидазной и пероксидазной активностями.

Фенолоксидазной (О-дифенол:  $O_2$ -оксидоредуктаза, КФ 1.10.3.1) и пероксидазной (донор:  $H_2O_2$ -оксидоредуктаза, КФ 1.11.7) активностями обладают ткани всех частей растительного организма. Вопрос о внутриклеточной локализации этих ферментов до настоящего времени остается нерешенным. Для ряда объектов имеются противоречивые данные о внутриклеточной локализации о-дифенолоксидазы [5, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 22].

Установлено, что в отдельных органах виноградной лозы окислительные ферменты находятся преимущественно в адсорбированном виде [7, 8]. В последнее время стало известно, что в ягодах винограда о-дифенолоксидаза главным образом сосредоточена в хлоропластах [23]. В листьях шпината фермент также обнаружен только в хлоропластах [23].

В результате гистохимического изучения срезов ткани яблока о-дифенолоксидаза выявлена в хлоропластах, в незначительной степени в цитоплазме, но не в митохондриях [11].

Данные о внутриклеточной локализации пероксидазы в органах виноградной лозы до сих пор не имеются.

Настоящая методика посвящена исследованию внутриклеточной локализации о-дифенолоксидазы и пероксидазы в листьях виноградной лозы и изучению их свойств.

### МЕТОДИКА

Исследование проводили на листьях виноградной лозы сорта Ркацитли (*Vitis vinifera* L.).

Активность о-дифенолоксидазы и цитохромоксидазы определяли в аппарате Варбурга [4, 3]. Инкубацию проводили в темноте при  $30^\circ C$  в 0,1 М цитрафосфатном буфере. Контролем служила та же реакция смеси с прокипяченным ферментом. Удельная активность о-дифенолоксидазы рассчитывалась в *мкмоль* поглощенного  $O_2$  на 1 *мг* белка за 1 *мин.*

Пероксидазную активность определяли по методу Грегори [19] и спектрофотометрическим методом [18]. Удельная активность пероксидазы рассчитывалась в *мкмоль*х тетрагваякола на 1 *мг* белка за 1 *мин*.

Содержание хлорофилла определяли по методу Баславской и Трубецкой [1].

В зависимости от исследуемого материала белок определяли по микрометоду Кьелдаля [2] и методу Плума, Германсена и Петерсона [21].

Электрофоретическое разделение белков проводили в 8%-ном полиакриламидном геле [16]. В каждую трубку с гелем вносили 100—130 *мкг* белка. Для выявления о-дифенолоксидазы использовали реакции с пирокатехином и *п*-фенилендиамином [9], а для выявления пероксидазы — бензидин [6].

В работе использовали Твин-80, полиэтиленгликоль-40000 фирмы «Fergak» (Западный Берлин), бензидин — Пекинского химического завода (КНР), цитохром польского производства, реактивы для электрофореза — препараты фирмы «Reanal» (Венгрия), гваякол, *п*-фенилендиамин, гидрохинон, пирокатехин отечественного производства. Гидрохинон и пирокатехин перекристаллизовывали.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Свежие листья виноградной лозы промывали, высушивали и охлаждали в течение 30—40 *мин* при 4°C. Листья гомогенизировали в 0,2 М цитрат-фосфатном буфере pH 8,0, содержащем 0,5 М сахарозу, 0,03 М аскорбат Na. Соотношение материала и буфера было 1:2. Гомогенат отжимали через полотно и подвергали дифференциальному центрифугированию при 300 *г* в течение 5 *мин*, 1000 *г* — 15 *мин* и 16000 *г* — 20 *мин*. Осадок, полученный при 1000 *г*, был темно-зеленого цвета и представлял собой фракцию, обогащенную хлорспластами. Светло-зеленую надосадочную жидкость, содержащую пероксисомы, митохондрии и фрагменты хлоропластов центрифугировали при 16000 *г* — 30 *мин*. Для получения растворимой фракции белка светло-желтый супернатант центрифугировали при 105000 *г* 60 *мин*.

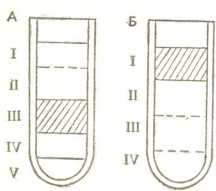


Рис. 1. Очистка хлоропластов и митохондрий в ступенчатом градиенте сахарозы

С целью дальнейшей очистки хлоропластов осадок (1000 *г*) суспендировали в забуференном растворе 0,5 М сахарозы, pH 7,2. 10 *мл* суспензии наслаивали на ступенчатый градиент сахарозы, состоящий из 5 *мл* — 1,76 М, 10 *мл* — 1,4 М, 10 *мл* — 1,1 М и 6 *мл* — 0,8 М сахарозы и центрифугировали при 1000 *г* 20 *мин*. По окончании центрифугирования в пробирке отчетливо были видны отдельные фракции. Хлоропласты располагались в виде зеленого кольца между I и IV зонами (рис. 1А).

Осадок, полученный центрифугированием при 16000 *г*, суспендировали в забуференном растворе 0,5 М сахарозы и 5 *мл* суспензии, наслаивали на сахарозный градиент, состоящий из 7,5 *мл* 1,5 М, 7,5 *мл* — 1,4 М, 5 *мл* — 1,1 М сахарозы, центрифугировали при 3000 *г* в течение 30 *мин*. Фракция, обогащенная митохондриями и пероксисомами, располагалась в виде желтого кольца в зоне I (рис. 1Б).

Осадок, полученный центрифугированием при 16000 *г*, суспендировали в забуференном растворе 0,5 М сахарозы и 5 *мл* суспензии, наслаивали на сахарозный градиент, состоящий из 7,5 *мл* 1,5 М, 7,5 *мл* — 1,4 М, 5 *мл* — 1,1 М сахарозы, центрифугировали при 3000 *г* в течение 30 *мин*. Фракция, обогащенная митохондриями и пероксисомами, располагалась в виде желтого кольца в зоне I (рис. 1Б).

В фракциях, богатых митохондриями, пероксисомами, хлоропластами и в растворимой фракции белка было изучено процентное распределение хлорофилла и активность цитохромоксидазы как маркерного фермента митохондрий.

Таблица  
Распределение активностей о-дифенолоксидазы, пероксидазы, цитохромоксидазы и содержания хлорофилла в клетке листьев виноградной лозы

Фракции	О-дифенолоксидаза			Пероксидаза			Цитохром-оксидаза		Хлорофилл	
	Уд. актив-ность	Общая актив-ность	%	Уд. актив-ность	Общая актив-ность	%	Уд. актив-ность	%	Общее содержание, мг	%
Хлоропласты	0,059	7,4	67,3	0,0	—	—	0,0	—	2,27	77,0
Фракция, богатая митохондриями и пероксисомами	0,029	3,6	32,3	68,8	1093	100	0,7	100	0,68	23,0
Растворимая фракция белка	0,0	—	—	0,0	—	—	0,0	—	0,0	—

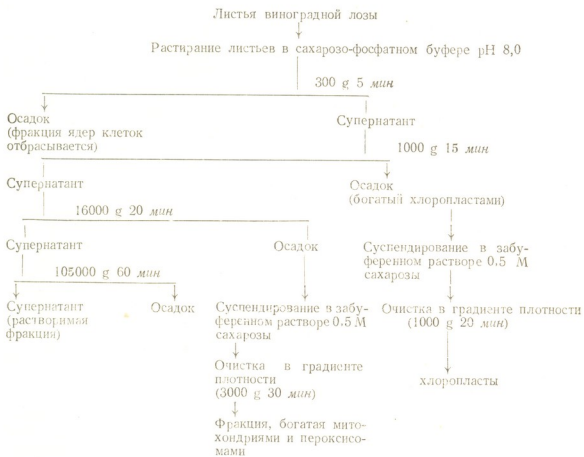
Полученные фракции клетки диализовали в течение ночи против дистиллированной воды и в них определяли активность о-дифенолоксидазы (субстрат пирокатехин) и пероксидазы (субстрат бензидин). В качестве субстрата пероксидазы использовали также гваякол. Активность фермента определяли спектрофотометрическим методом. Для этой цели суспензии субклеточных структур центрифугировали при 16000 g 40 мин. Супернатант, не обладающий пероксидазной активностью, отбрасывали. Осадок обрабатывали буферным раствором, содержащим 0,1 М глицина, 0,03 М аскорбиновой кислоты, 1,0 М NaCl, 1% Твин-80 с рН 7,5. Экстракцию проводили на качалке в течение 2 ч, затем центрифугировали при 16000 g 40 мин. Супернатант диализовали в течение ночи против дистиллированной воды.

С целью электрофоретического исследования белков осадок обрабатывали в той же самой смеси, но вместо Твин-80 буферный раствор содержал 5% полиэтиленгликоля-40000.

Из приведенных в таблице данных видно, что очищенные фракции хлоропластов и митохондрий содержат соответственно 77 и 23% хлорофилла. Содержание хлорофилла не обнаруживается в растворимой фракции белка. Вместе с тем во фракциях хлоропластов и растворимого белка отсутствует активность цитохромоксидазы, а богатая митохондриями фракция характеризуется высоким содержанием цитохромоксидазной активности. Это указывает на то, что фракция хлоропластов почти полностью очищена от примесей митохондрий.

Общая активность о-дифенолоксидазы в хлоропластах в два раза превышает активность фермента во фракции, богатой митохондриями и пероксисомами. Следует отметить, что в хлоропластах пероксидазная активность не локализована. В противоположность этому фракция, богатая митохондриями, характеризуется высокой удельной и общей пероксидазной активностью. В растворимой фракции не обнаруживаются о-дифенолоксидазная и пероксидазная активности.

Схема выделения клеточных структур и растворимой фракции белка из листьев виноградной лозы



В полученных субклеточных структурах изучали зависимость активности о-дифенолоксидазы и пероксидазы от pH реакционной среды. Как видно из рис. 2А, оптимум действия о-дифенолоксидазы хлоропластов на пирокатехин в качестве субстрата наблюдается при pH

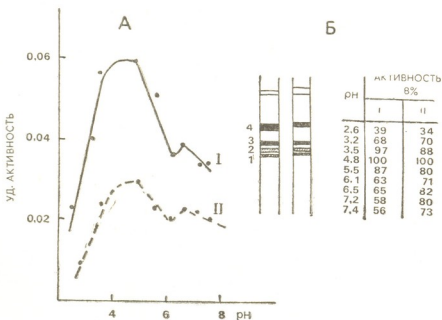


Рис. 2. Зависимость активности о-дифенолоксидазы от pH



4,8 и 6,5 (концентрация белка 2,4 мг/мл). При этом активность фермента при рН 4,8 значительно выше, чем при рН 6,5. В кислой среде (рН 3,2—3,5) фермент проявляет более высокую активность, чем в нейтральной и щелочной средах (рН 7,0—7,4). Из рис. 2А также видно, что характер окисления пирокатехина под действием о-дифенолоксидазы хлоропластов и фракции, богатой митохондриями и пероксисомами, одинаков.

Приведенные данные (рис. 3 А) показывают, что пероксидаза имеет оптимум рН, равный 6,5. Она энергично действует как в кислой (рН 5,2), так и щелочной средах (рН 7,5—8,0).

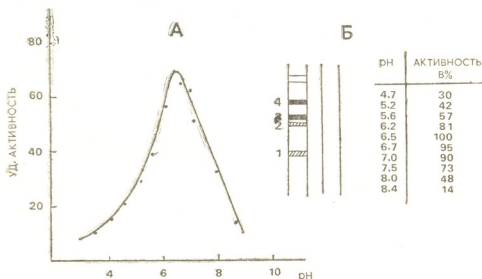


Рис. 3. Зависимость активности пероксидазы от рН

Электрофорезом в полиакриламидном геле выявлено, что хлоропласты и фракции, богатые митохондриями и пероксисомами, содержат по 4 множественные молекулярные формы (ММФ) о-дифенолоксидазы с подвижностью 0,55; 0,5; 0,45 и 0,34 (рис. 2 Б).

Нужно отметить, что в хлоропластах электрофорезом не обнаруживается активность пероксидазы. Из фракции, богатой митохондриями и пероксисомами, выделены белки, обладающие высокой активностью. На электрофореграммах выявляется 4 фракции фермента с подвижностью к аноду 0,66, 0,44, 0,4, 0,3 (рис. 3 Б).

Итак, в листьях винограда о-дифенолоксидаза сосредоточена главным образом в клеточных структурах. На основе процентного распределения хлорофилла и маркерного фермента митохондрий цитохромоксидазы, электрофореза и рН реакционной среды можно считать, что о-дифенолоксидаза в основном локализована в хлоропластах, пероксидаза сосредоточена во фракции, богатой митохондриями и пероксисомами. В хлоропластах отсутствует пероксидазная активность. Растворимая фракция после удаления всех клеточных структур не обладает с-дифенолоксидазной и пероксидазной активностями.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений, МГУ, М., 1964.
2. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений, «Советская наука», М., 1951.

3. Беридзе Т. Г., Табидзе В. Д. Молекулярная биология **10**, 2, 278—286, 1976.
4. Бокучава М. А. Биохимия чая и чайного производства, Изд-во АН СССР, М., 1958.
5. Бокучава М. А., Шаламберидзе Т. Х., Соболева Г. А. ДАН СССР, **192**, 6, 1375—1378, 1968.
6. Бояркин А. Н. Биохимия, **16**, 4, 352—357, 1951.
7. Дурмишидзе С. В. Труды ин-та виноградарства и виноделия АН ГССР, Тбилиси, **5**, 1949, 237—241.
8. Дурмишидзе С. В. Дубильные вещества и антоцианы виноградной лозы и вина, Изд-во АН СССР, М., 1955.
9. Дурмишидзе С. В., Хачидзе О. Т., Прундзе Г. Н. Физиология растений, **21**, 1, 75—81, 1974.
10. Миндадзе Р. К. О-дифенолксидаза винограда и ее роль в технологии виноделия (Автореф. канд. дисс.), Кишинев, 1977.
11. Платонова Т. А., Метлицкий Л. В. Иммуитет и покой растений, «Наука», М., 1972.
12. Прундзе Г. Н. Сообщения АН ГССР, **66**, 3, 677—680, 1972.
13. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений, МГУ, М., 1974.
14. Рубин Б. А., Хандобина Л. М., Гераскина Г. В. Успехи современной биологии, **81**, 2, 291—305, 1976.
15. Салькова Е. Г., Деменюк М. Н. ДАН СССР, **192**, 6, 1381—1385, 1968.
16. Сафонов А. И., Сафонова М. П. Микроэлектрофорез белков на полиакриламидном геле (Методическое руководство), М., 1968.
17. Соболева Г. А., Бокучава М. А. Успехи биологической химии, **10**, 120—137, М., 1969.
18. Evans S. S., Alldidge N. A. Phytochemistry, **4**, 499—503, 1965.
19. Gregory R. Biochem. J., **101**, 582, 1966.
20. Harel E., Mayer A. M. Phytochemistry, **10**, 17—22, 1971.
21. Blum G., Hermansen L., Petersen S. Scand J. Clin. Lab. Invest., **7**, 18, 1955.
22. Sandersen G. W. Biochim. Biophys. Acta, **92**, 622—624, 1964.
23. Tolbert N. E. Plant Physiol., **51**, 234—244, 1973.

### ო-დიფენოლოქსიდაზას და პეროქსიდაზას უიდაუჯრადული ლოკალიზაცია ვაზის ფოთლებზე

დ. კინფურავილი, ზ. ფრუიძე, ს. ღურგუნიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მეცნიერთა ბიოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ვაზის რქაწითელის (*Vitis vinifera* L.) ჯიშის ფოთლებიდან დიფერენციალური ცენტრიფუგირებით და სახარობას სიმკვრივის გრადიენტში გაწმენდით გამოყოფილია შიდაუჯრედული სტრუქტურები. შესწავლილია ქლოროფლის პროცენტული განაწილება, მიტოქონდრიების მარკერი ფერმენტის ციტოქრომოქსიდაზას აქტივობა, ფერმენტის მოქმედების pH ოპტიმური და ელექტროფორეზული თვისებები. ნაჩვენებია, რომ ო-დიფენოლოქსიდაზა ძირითადად ქლოროპლასტებში ლოკალიზებულია, ხოლო პეროქსიდაზა აღნიშნულ ორგანოებში არ აღმოჩნდა. პეროქსიდაზური აქტივობა თავმოყრილია მიტოქონდრიებით და სხვა უჯრედული სტრუქტურებით მდიდარ ფრაქციაში. ცილის ხსნად ფრაქციას არა აქვს ო-დიფენოლოქსიდაზური და პეროქსიდაზური აქტივობა.

# THE INTRACELLULAR LOCALIZATION OF O-DIPHENOLOXIDASE AND PEROXIDASE IN GRAPE - VINE LEAVES

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

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

## SUMMARY

The intracellular structures have been isolated from grape-vine leaves of Rkatsiteli (*Vitis vinifera* L.) by differential centrifugation and purification in saccharose density gradient.

The distribution percentage of chlorophylls, cytochrome-C-oxidase activity of the marker enzyme of mitochondria, pH-optimum of enzyme activity and electrophoretic properties have been studied. o-diphenoloxidase was shown to be mainly localized in chloroplasts, while peroxidase was not observed. Peroxidase activity was located in the fraction rich in mitochondria.

Protein soluble fraction showed no o-diphenoloxidase and peroxidase activities.

УДК 581.84

БОТАНИКА

**АНАТОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ  
*DICTAMNUS CAUCASICUS* FISCH. EX GROSSH. И *DICTAMNUS  
GYMNOSTYLIS* STEV.**

**А. Я. Штромберг, И. М. Киквидзе**

*Институт фармакохимии им. И. Г. Кутателадзе АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 11.10.1978

Изучено анатомическое строение вегетативных органов двух видов ясенца, произрастающих на территории Грузии: *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh. и *Dictamnus gymnostylis* Stev. Выявлены их отличительные анатомические признаки, имеющие диагностическое значение: толщина пластинки листа, длина крыловидных выступов и количество проводящих пучков в них, расположение и количество проводящих пучков в жилке листочков и черешке листа.

Многолетние крупные травы из рода Ясенец — *Dictamnus* L. (*Rutaceae*) представлены в СССР пятью, а в Грузии — двумя видами: *D. caucasicus* Fisch. ex Grossh. и *D. gymnostylis* Stev.

*D. caucasicus* — я. кавказский имеет широкое распространение и образует гораздо более значительные массивы, чем *D. gymnostylis* — я. голостолбиковый. По территории Грузии первый произрастает в Картли и Гаре-Кахети (Восточная Грузия), второй отмечен для некоторых районов Рача-Лечхуми и Имерети — Западная Грузия [1]. Ареалы этих двух видов ясенца совпадают в Кутаисском районе [7]; места обитания обоих видов схожи: опушки, травянистые склоны, кустарники.

Характерным для видов р. Ясенец является содержание в надземных частях эфирных масел, алкалоидов и кумаринов [3, 5, 6, 8, 18]. Прикосновение к растениям вызывает ожоги. До последнего времени ядовитыми считались эфирные масла ясенца [4, 5, 6], но по более поздним данным ядовитыми свойствами обладают скорее фотодинамические фурукумарины [18]. Имеется ряд указаний о применении видов ясенца в народной медицине: я. кавказский и другие виды — при чесотке, крапивнице, облысении, эпилепсии; я. белый и я. кавказский — как глистогонное и мочегонное средство и др. [10, 14, 17].

По данным И. М. Киквидзе с соавторами, я. кавказский, помимо выделенных из него ранее алкалоидов диктамина и скиммианина [15, 16], содержит алкалоиды  $\gamma$ -фагарин, робустин, 6,8-диметоксиизодиктамин, 6-метоксиизодиктамин и изодиктамин [11, 12], а я. голостолбиковый содержит диктамин,  $\gamma$ -фагарин, робустин и скиммианин [13]. Из них скиммианин, содержащийся в большом количестве в надземных органах растений, обладает фармакологической активностью [15].

Выявление в указанных видах биологически активных алкалоидов вызвало у нас интерес к изучению их структуры.

Изученные виды ясенца — многолетние травянистые растения со стеблями 30—60 см высоты и мощным вертикальным корнем. Листья очердные, непарноперистые, самые нижние простые, черешковые. Листочки (сегменты) сидячие, верхушечный листочек — черешковый. Цветки крупные, лилово-розовые, с темными жилками, неправильные, собранные в конечные кисти. Чашелистиков и лепестков — 5, тычинок — 10, свободных, с шаровидными пыльниками. Завязь пятигнездная. плод — коробочка, семена крупные, черные, блестящие. Цветут растения в июне-июле.

### Морфологические различия ясенцев, произрастающих в Грузии

*Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Crossh.

Опушение стебля преимущественно в верхней части

Жилки листочков пушистые

Листочки мелкие: 2,5—5,5 см длины, 1,5—3 см ширины

Листочки на верхушке обычно оттянутые, кожистые

Край листочков остропильчатый

Главная ось листа крылатая

Столбик голый или рассеяно-железистый

Завязь голая или волосистая

Цветки до 3,5 см длины, верхний лепесток при основании круглый, сразу суженный в ноготок

*Dictamnus gymnostylis* Stev.

Опушение значительное по всему стеблю

Жилки листочков густопушистые

Листочки крупные: 4—8 см длины, 2—3 см ширины

Листочки на верхушке не оттянутые, более мягкие

Край листочков неравнопильчатый

Главная ось листа узкокрылатая

Столбик голый

Завязь голая, редковолосистая в верхней части

Цветки до 4 см длины, верхний лепесток эллиптический, несколько суженный к основанию

Наиболее явным морфологическим признаком, по которому я. кавказский отличают от я. голостолбикового, является размер листочков. Однако, если учитывать пластичность листа в зависимости от экологических условий, то и этот признак является весьма относительным. Настоящая работа предпринята с целью выявления микроскопических диагностических признаков для двух видов ясенца, произрастающих на территории Грузии.

### Анатомическое строение ясенцев

Каких-либо систематических литературных данных относительно анатомического строения ясенцев нам обнаружить не удалось. Частный вопрос, касающийся анатомии ясенцев, — строение секреторных образований у пяти видов рассмотрен Г. А. Денисовой [8, 9], имеются некоторые данные относительно анатомического строения ясенца узколистного [17] и кавказского [2].

Анатомические препараты изготовлялись нами из свежесобранных растений, произрастающих на опытном поле Института фармакохимии АН ГССР в Тбилиси. Срезы делались от руки из средней части пластинки листочков, жилок и черешка, окрашивались водным раствором сафранина и заливались в глицерин-желатину.

### Лист

Пластинка зрелого листа двух изученных видов с обеих сторон покрыта кутикулой (рис. 1а,б). Кутикула и эпидермальные клетки с

верхней стороны листа толще, чем с нижней (рис. 1, табл. 1). Устьица, встречающиеся только на нижней поверхности листа, расположены на одном уровне с основными эпидермальными клетками. Лист двозво-  
вентральный. Палисадная паренхима представлена одним рядом плотно расположенных прозенхимных клеток, настолько удлиненных у

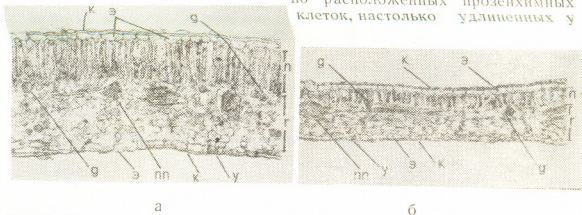


Рис. 1. Поперечный срез пластинки листа *Dictamnus caucasicus* (а) и *Dictamnus gymnostylis* (б): к — кутикула; э — эпидерма; п — палисадная паренхима; г — губчатая паренхима; пп — проводящий пучок; д — друзы; у — устьица.  $\times 120$

я. кавказского, что на них приходится почти половина толщины хлоренхимы листа (рис. 1а). Губчатая паренхима довольно плотная, у



Рис. 2. Нижняя эпидерма листа *Dictamnus caucasicus* (а) и *Dictamnus gymnostylis* (б).  $\times 120$

я. кавказского — 3—9-слойная, у я. голостолбикового — 4—6-слойная (рис. 1б). Мелкие жилки погруженные, с обширной проводящей системой и мощной склеренхимной обкладкой с адаксональной стороны. В палисадной паренхиме встречаются крупные округлые полости шаровидных секреторных вместилищ, соприкасающиеся с клетками верхней эпидермы. Объем вместилищ представляет собой маслянистую жидкость — смесь эфирных масел и кумариновых производных [9]. В палисадной и губчатой паренхиме (больше в последней) встречаются в обилии крупные друзы оксалата кальция. Такие же друзы различной величины часто встречаются в клетках верхней и нижней эпидермы листа.

Очертания клеток верхней эпидермы на парадермальном срезе прямолнейные или слабоизвилистые, проекция пятиугольная; очертания клеток нижней эпидермы извилистые. Устьица окружены 4—6 по-

Таблица 1  
Средняя толщина тканей листа изученных видов *Dictamnus* в мк, n=20

Вид	Пластинка листа	Паренхима		Эпидерма		Кутикула	
		палисадная	губчатая	верхняя	нижняя	верхняя	нижняя
<i>Dictamnus caucasicus</i>	356±16,0	154±7,3	132±7,1	30±0,5	18±0,2	11±0,3	11±0,8
<i>Dictamnus gymnostylis</i>	176±9,0	88±4,9	44±1,6	24±0,3	15±0,14	8±0,4	7±0,4

Таблица 2  
Соотношение толщины ассимиляционных тканей в листьях изученных видов *Dictamnus*

Вид	Соотношение			
	палисадная паренхима / лист	губчатая паренхима / лист	палисадная паренхима / губчатая паренхима	губчатая паренхима / лист
<i>Dictamnus caucasicus</i>	0,43	0,37	1,15	
<i>Dictamnus gymnostylis</i>	0,47	0,25	2,0	

бочными эпидермальными клетками (аномоцитный тип). Смежные стенки латеральных побочных клеток большей частью ориентированы перпендикулярно к длинной оси устьиц (рис. 2 а, б). На нижней поверхности листовых пластинок у обоих видов встречаются длинные, сидячие, простые, одноклеточные волоски шиловидного типа, прямые или слегка изогнутые (рис. 2б).

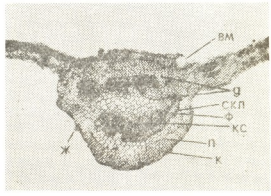
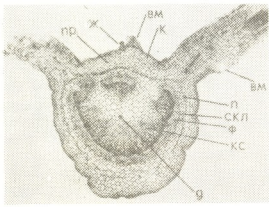


Рис. 3. Средняя жилка листочка *Dictamnus caucasicus* (а) и *Dictamnus gymnostylis* (б): ж — железистый волосок; вк — секреторные вместилища; к — колленхима; пр — паренхима; ф — флоэма; кс — ксилема; скл — склеренхима; д — друзы; п — пояса тонкостенных клеток. ×28

Как видно из табл. 1, пластинка листа я. кавказского вдвое толще, чем у я. голостолбикового, что обусловлено как палисадной, так и губчатой паренхимами; однако соотношение ассимиляционных тканей внутри каждого вида сходное (табл. 2).

Средняя жилка листочков у обоих видов выступает с нижней стороны пластинки (рис. 3а,б). На верхней (адаксиальной) стороне жилки встречаются простые, короткие, слегка изогнутые волоски. Железистые волоски на короткой одноклеточной ножке с округлой крупной головкой встречаются с обеих сторон (рис. 3а, ж). На поверхности жилки имеются выступающие — конусовидные и погруженные — шаровидные секреторные вместилища (рис. 3а, в, м). Эпидерма жилки однослойная, клетки ее толстостенные, округлые, имеющие с поверхности мелкогоорудчатые очертания, покрытые кутикулой. Очертания поверхности жилки перовые. Расположенная под эпидермой в два слоя уголковая колленхима глубже переходит в клетки паренхимы. 2/3 всего объема средней жилки листочка занимает мощная проводя-

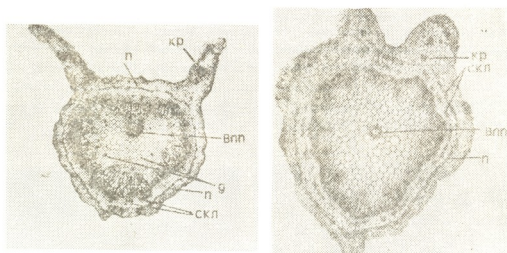


Рис. 4. Черешок листа *Dictamnus caucasicus* (а,  $\times 21$ ) и *Dictamnus gymnostylis* (б,  $\times 44$ ): кр — крыловидные выступы; п — пояс тонкостенных клеток; скл — склеренхима; д — друзы; впр — внутренний проводящий пучок

щая система, представленная у обоих видов с адаксиальной стороны сплошным полукруглым тяжем слившихся коллатеральных пучков, а с адаксиальной — одиночным пучком у я. кавказского и несколькими (2—7) — у я. голостолбикового (рис. 3а, б). Ксилема представлена мелкими округлыми элементами протоксилемы, рыхлыми цепочками крупнопросветных клеток метаксилемы и сплошным кольцом клеток плотной мелкоклеточной вторичной ксилемы. Вторичная флоэма мощная, по периферии окаймлена одним-двумя слоями склеренхимы. Объемистая сердцевина выполнена крупными округлыми клетками паренхимы, в которых также, как и в пластинке листа, встречаются друзы оксалата кальция. В корковой паренхиме жилки листочков отчетливо выражен узкий пояс из мелких, сильно сплюснутых тонкостенных клеток, похожих на эндодерму (рис. 3, п).

В главной жилке листа у обоих видов проводящая система образует сплошное кольцо. Наружные слои с адаксиальной стороны образованы хлоренхимой, поверхность еще более извилистая, чем у жилки листочков. Пластинка листа образует у обоих видов крыловидные выступы, которые у я. кавказского достигают в черешке 1—1,2 мм, а в главной жилке 0,8—0,9 мм. У я. голостолбикового эти выступы зна-



чительно меньших размеров: в черешке 0,4—0,5 мм, в главной жилке — 0,15—0,20 мм. В остальном строение главной жилки листа аналогично жилке листочков — там также имеются простые редкие волоски и секреторные вместилища.

Очертания черешка так же, как и средней жилки листочка и главной жилки листа, на поперечном срезе извилистые (рис. 4а,б). У я. кавказского черешок имеет крыловидные выступы с 2—3 проводящими пучками (рис. 4а), у я. голостолбикового выступы выражены гораздо слабее, с одним проводящим пучком (рис. 4б). Под однослойной эпидермой черешка расположена в 4—5 слоев тонкостенная коровая паренхима, в которой проходит пояс из уплощенных клеток и группы или вытянутые по периферии цепочки склеренхимных волокон. У обоих видов черешок листа имеет проводящую систему в виде сплошного кольца с добавлением одного центрального концентрического пучка с внутренней флоэмой и наружной ксилемой. У я. кавказского этот пучок значительно смещен к адаксиальной стороне (рис. 4а), а у я. голостолбикового расположен в центре сердцевинки (рис. 4б). Во многих клетках обширной сердцевинки встречаются крупные друзы.

### Стебель

На поверхности стебля, главным образом в верхней его части, имеются простые и железистые волоски, последние сидячие или на короткой ножке с округлой головкой и острием на вершине, красноватобурого цвета. Как видно на поперечных срезах (рис. 5а, б), эпидерма стебля однослойная, мелкоклетчатая, клетки ее имеют более или менее четырехгранные очертания. Под эпидермой в коровой паренхиме

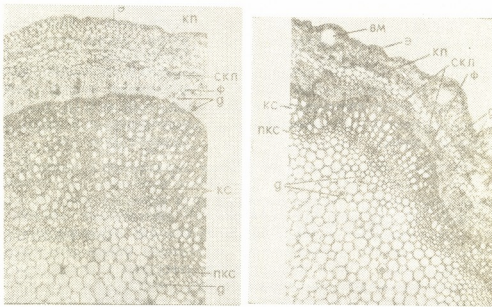


Рис. 5. Стебель *Dictamnus caucasicus* (а) и *Dictamnus gymnostylis* (б): вл — секреторные вместилища; э — эпидерма; кп — коровая паренхима; скл — склеренхима; пк — первичная ксилема; вкс — вторичная ксилема; ф — вторичная флоэма; д — друзы. ×44

встречаются крупные, округлые, погруженные или слегка выступающие над поверхностью секреторные вместилища (рис. 5б). Коровая паренхима у я. кавказского мощная, 10—12-слойная (рис. 5а), у я. голостолбикового значительно тоньше (рис. 5б). Клетки ее наруж-



ных слоев почти все заполнены бурым содержимым, в глубьлежащих клетках паренхимы встречаются друзы. Проводящая система представляет собой сплошное кольцо вторичной ксилемы и флоэмы, первичная ксилема сохранилась в виде небольших пучков, внедряющихся в сердцевину. Лубяная и особенно ксилемная части стебля мощные, от коры флоэма отделена группами склеренхимных клеток. В лубе, как и в коровой паренхиме, много клеток, целиком заполненных крупными друзами. Сердцевина обширная, также с многочисленными крупными друзами. В нижней части стебля кольцо ксилемы несколько шире, чем в верхней. Стебель у я. кавказского имеет такое же строение, как у я. голостолбикового; различия носят только количественный характер: коровая паренхима и кольцо проводящей системы у последнего значительно уже.

**Анатомические различия двух видов *Dictamnus*, произрастающих в Грузии**

<p><i>Dictamnus caucasicus</i> Fisch. ex Grossh.</p> <p>Волски имеются только на жилках листа</p> <p>Толщина пластинки листа более 300 мк</p> <p>Палисадные клетки листа очень вытянутые (соотношение осей 1:6—1:7)</p> <p>В проводящей системе средней жилки листочка с адаксиальной стороны один проводящий пучок</p> <p>В проводящей системе черешка внутренний концентрический пучок расположен ближе к адаксиальной стороне листа</p> <p>Крыловидные выступы главной жилки и черешка большие, 1—1,2 и 0,8 мм соответственно, с несколькими (2—3) проводящими пучками</p>	<p><i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev.</p> <p>Волоски имеются и на жилках и на нижней эпидерме листа</p> <p>Толщина пластинки листа менее 200 мк.</p> <p>Палисадные клетки листа обычные (соотношение осей 1:2—1:3)</p> <p>В проводящей системе средней жилки листочка с адаксиальной стороны обычно 2 или более (до 7) проводящих пучков</p> <p>В проводящей системе черешка внутренний концентрический пучок расположен в центре сердцевины</p> <p>Крыловидные выступы черешка и главной жилки небольшие, 0,4—0,35 и 0,15—0,2 мм соответственно, с 1, редко 2 проводящими пучками</p>
---	--

Для обоих изученных видов ясенца характерным является наличие на листе и стебле простых и железистых волосков, вместилищ секреторных выделений, а также крупных друз щавелевокислого кальция в различных тканях этих органов. Между изученными видами обнаружены существенные анатомические различия. Наибольшую диагностическую ценность представляют следующие признаки: толщина листовая пластинки, длина крыловидных выступов главной жилки и черешка листа и количество пучков в них, местоположение внутреннего проводящего пучка в сердцевине черешка, количество проводящих пучков с адаксиальной стороны жилки листочков.

**ЛИТЕРАТУРА**

1. ქვემო ლარ იან-ნათაძე ლ. გვარი *Dictamnus* L — იუნგრა. საქართველოს ფლორა, საქ. სსრ მეცნიერებათა აკადემიის გამომცემლობა, VI, 1950, 59—63.
2. А н е л и Н. А. Сб. тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР, 9, 1960, 73—102.
3. Б а н ь к о в с к и й А. И., З а р у б и н а И. П., С е р г е е в а Л. М. Тр. ВИЛАР, Медгиз, М., 9, 1947, 119—179.

4. Ботанический атлас. Изд-во с.-х. лит., М.-Л., 1963.
5. Введенский А. И. Флора СССР, Изд-во АН СССР, М.-Л., 14, 1949, 227—228.
6. Ворошилов В. Н. Энциклопедический словарь лекарственных, эфиромаслических и ядовитых растений. Изд-во с.-х. лит., М., 1951.
7. Гроссгейм А. С. Флора Кавказа, Изд-во АН СССР, М.-Л., VI, 1962, 52—54.
8. Денисова Г. А. Растительные ресурсы, 12, 1, 24—30, 1976.
9. Денисова Г. А., Веленовская Л. М. Тр. БИН СССР, «Наука», V, 16, 10—22, 1972.
10. Иорданов Д., Никонов Н., Войчиков А. Фитотерапия, София, 1968.
11. Киквидзе И. М., Бессонова И. А., Муджири К. С., Юнусов К. Ю. ХПС, 5, 675, 1971.
12. Киквидзе И. М., Муджири К. С. Сб. тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР, «Мецნიერება», Тбилиси, 12, 1973, 226—227.
13. Киквидзе И. М. Сб. тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР, «Мецნიერება», Тбилиси, 14, 1976, 18—20.
14. Махлаюк В. П. Лекарственные растения в народной медицине, Приволжское книжное изд-во, Саратов, 1967.
15. Петров М. И. Уч. зап. Пятигорского фарм. ин-та, 2, 211—215, 1957.
16. Петров М. И. Уч. зап. Пятигорского фарм. ин-та, 4, 25—26, 1959.
17. Проценко Е. Т. В сб.: Научные работы студентов Московского фарм. ин-та, «Медгиз», М., 1, 1957, 57—64.
18. Сацыперова И. Ф. Растительные ресурсы, 1, 4, 570—579, 1968.

*DICTAMNUS CAUCASICUS* FISCH. EX GROSSH. —ისა ღა

*DICTAMNUS GYMNOSTYLIS* STEV. —ის ვეგეტატიური

ორგანოების ანატომიური შესწავლა

ა. შტრომბერგი, ი. კიკვიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ქუთათელაძის სახელობის ფარმაკოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

საქართველოს ტერიტორიაზე მოზარდი იფნურას გვარის ორი სახეობის — *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh. და *Dictamnus gymnostylis* Stev. —ის ვეგეტატიური ორგანოების ანატომიური შესწავლით დადგენილ იქნა სახეობათა შორის განსხვავება და ანატომიური დიაგნოსტიკური ნიშნები: ფოთლის ფირფიტის სისქე, ფოთლის ფირფიტის ფოთისებრი გამონაშვების სიგრძე და მათში გამტარი კონების რაოდენობა, გამტარი კონების განლაგება და რაოდენობა ფოთლის ყუნწში და ფოთოლაკების ძარღვებში.

ANATOMICAL STUDY OF VEGETATIVE ORGANS OF *DICTAMNUS CAUCASICUS* FISCH. EX GROSSH. AND *DICTAMNUS GYMNOSTYLIS* STEV.

A. J. SHTROMBERG, I. M. KIKVIDZE

I. G. Kutateladze Institute of Pharmacochemistry, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

On the basis of studying the anatomical structure of vegetative organs of two species of *Dictamnus*, growing in Georgia: *Dictamnus caucasicus* Fisch. ex Grossh. and *Dictamnus gymnostylis* Stev., the difference between species is determined and anatomical signs are revealed which are diagnostic for these species. These are: the thickness of the leaf blade, the length of wings of leaf and amount of vascular bundles in the leaflet veins and leaf petiole.

УДК 591.134.597.533.2

ЗООЛОГИЯ

## КОРМОВАЯ БАЗА ПЛАНКТОНОЯДНЫХ РЫБ ВЫСОКОГОРНЫХ ВОДОЕМОВ ДЖАВАХЕТСКОГО НАГОРЬЯ И ПИТАНИЕ ПАРАВАНСКОГО РИПУСА

И. И. Каратыгин, О. И. Цхомелидзе, В. М. Мачарашвили

*Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 3.9.1978

Приводятся сравнительные материалы гидробиологического и ихтиологического обследования высокогорных озер.

Показано влияние уровня режима на состав кормовой базы рыб-планктофагов, а также на их спектр питания и темп роста.

Высокогорные озера Джавахетского нагорья — Паравани, Сагамо и Табацкури являются важнейшими рыбохозяйственными угодьями нашей республики. Хотя их общая среднегодовая продукция в последнее двадцатилетие составляет около 1000 ц, потенциальная рыбопродуктивность, по-видимому, в несколько раз превышает фактическую.

Озера Паравани и Сагамо относятся к мелководным водоемам (ср. глуб. 1,8—2,8 м) с высокой трофностью, тогда как средняя глубина озера Табацкури превышает 15 м, что обуславливает черты его олиготрофности.

В тридцатые годы в озере Табацкури были акклиматизированы сиг и европейская ряпушка, которая была вселена также в озера Паравани и Сагамо. В 1970 году в озеро Паравани была вселена пелядь.

Озера Табацкури и Сагамо характеризуются постоянным гидрологическим режимом, тогда как в гидрологическом режиме озера Паравани в последнее десятилетие произошли заметные изменения, обусловленные колебанием его уровня. В целях выяснения возможности создания на нем регулирующего водохранилища уровень озера в 1968 году был поднят более чем на 220 см [8].

Целью нашего исследования было установить влияние повышения уровня озера Паравани на его гидробиологический режим, спектр питания и рост параванского рипуса (ряпушки).

Сбор и обработка гидробиологических и ихтиологических проб производились согласно общепринятой методике.

Проанализировав данные различных авторов о гидробиологическом режиме озера Паравани, характере питания и роста рипуса, мы пришли к выводу, что между изменениями качественного и количественного состава планктона, спектра питания и роста рипуса, с одной стороны, и изменением уровня режима, с другой, имеется определенная связь.

Исследования по зоопланктому озера Паравани были проведены впервые А. Садовским [17], Л. Кучиным [11], И. Заксом [7], Е. Куделиной [10]. Плотность населения и биомасса зоопланктона характеризовались высокими величинами. А. Садовский приблизительно определил биомассу в 1,7 г/м<sup>3</sup>, Е. Куделина — в 2 г/м<sup>3</sup>, по Л. Кучину биомасса сестона равнялась 6—13 г/м<sup>3</sup>.

Впоследствии зоопланктон оз. Паравани был изучен в сезонном аспекте при гидробиологическом обследовании озера Институтом зоологии АН ГССР (1957 г.) и Батумской научно-исследовательской рыбохозяйственной станцией (1958 г.) [12, 13, 19].

Видовой состав зоопланктона оз. Паравани, по материалам 1957, 1958 гг., был довольно разнообразным (до 30 видов). Основное ядро зоопланктона по своей численности составляли 3—4 вида, это: из *Copepoda*—*Diaptomus acutilobatus* Sars, *Cyclops viridis* Jur. и из *Rotatoria*—*Brachionus rubens* Ehrenberg, *Keratella cochlearis* Gosse, *Filina terminalis* (Plate). Из них доминирующей массовой формой являлся *Diaptomus acutilobatus*, составляющий 80—90% от общей численности населения зоопланктона и 97—99% от его биомассы.

Общие биомассы зоопланктона, по данным 1957 и 1958 гг., значительно превосходят величины, указываемые предыдущими авторами. Количественный пик в зоопланктоне отмечен в августе (табл. 1).

Таблица 1

Динамика биомасс (в  $г/м^3$ ) зоопланктона озер Паравани, Сагамо, Табачкури в 1957-58 гг.

Озеро	1957			1958		
	Месяц			Месяц		
Паравани	IV 0,96	VIII 10,30	XI 6,20	VII 4,98	VIII 11,10	X 7,89
Сагамо				VII 6,10	VIII 4,80	X 6,90
Табачкури				VI 1,68	VIII 0,20	X 0,80

Отличительной чертой зоопланктона оз. Паравани явилась неравномерность его распределения по акватории и особенно по горизонтам. Биомасса зоопланктона в придонном слое в несколько раз превышала таковую у поверхности (в июле соответственно 5,7 и 24  $г/м^3$ ).

Обследованием зоопланктона озера Паравани в 1969, 1970, 1974 гг. установлены значительные изменения [12, 13]. Вместо веслоногих (*Copepoda*) доминирующими стали ветвистоусые (*Cladocera*)—*Daphnia hiyalina* Leydig, *Daphnia cuculata* Sars. В коловратках стала превалировать *Polyarthra trigla* Ehrenberg. Биомассы снизились до 3  $г/м^3$  в январе и до 0,2  $г/м^3$  в июле 1974 г.

Подобные изменения, по-видимому, должны быть связаны с поднятием уровня воды в озере.

Литературных сведений по зоопланктону озер Сагамо и Табачкури крайне мало.

Л. Кучин [11], исходя из данных Е. Куделиной [10], отмечает, что зоопланктон озера Сагамо такой же, как и оз. Паравани. Это же подтверждает и О. Цхомелидзе [19], отметивший доминирование *Diaptomus acutilobatus* Sars и *Acantocyclops viridis* Jur. Однако удельный вес *Copepoda* здесь значительно меньше, чем в Паравани. По Л. Кучину [11] биомасса зоопланктона колебалась от 0,38 до 10,0  $г/м^3$  (в среднем 3,1  $г/м^3$ ).

По данным О. Цхомелидзе и В. Мачарашвили [12, 13, 19] биомасса на протяжении летне-осенних месяцев оставалась высокой (табл. 1).

Материалы изучения зоопланктона оз. Сагамо в 1969 и 1970 гг. позволили отметить, что видовой состав его остался прежним, массо-

Таблица 2

Рост рипуса по массе (г) в различных водоемах СССР\*

Возраст	Ладожское озеро	Озера Урала				Паравани	
		Увильды	Таватуй	Шарташ	Белое		
0+	8—11	24—40	20—53	50	73	34	36
1+	31	70—111	50—150	200	181	208	122
2+	67	110—340	130—260	200—250	280	270	311
3+	107	240—482	260—570	500—1200		445	658
4+	153	450—600					

вым видом являлся *Diaptomus acutilobatus* (до 99%). Общая биомасса составляла в августе 1969 г. 1,52 г/м<sup>3</sup>, а в июле 1970 г. — 1,25 г/м<sup>3</sup>. Наблюдаемое уменьшение зоопланктона в некоторой степени может быть объяснено значительным снижением биомассы зоопланктона в оз. Паравани, с которым оз. Сагамо находится в гидрологической связи.

Отдельные сведения о зоопланктоне оз. Табацкури имеются в работах А. Садовского [19], Л. Арнольди [1], Л. Кучина [11], И. Закса [7]. Авторами называются массовые виды *Diaptomus sp.* и *Anuraea cochlearis* с биомассой зоопланктона 0,1—0,4 г/м<sup>3</sup>.

Наиболее полно видовой состав зоопланктона оз. Табацкури приводится в работе О. И. Цхомелидзе [19], которым обнаружено 20 видов. Доминирующими видами он называет ветвистоусых и коловраток. Биомассы зоопланктона в течение года подвержены значительным колебаниям (табл. 1).

По нашим данным (сбор материалов производился в августе 1969 и в июле 1970 гг.) заметных расхождений в качественном составе и биомассах не отмечалось. Обнаружено 16 видов зоопланктона, преобладающими из которых являлись *Cladocera* с доминированием *Bosmina longirostris* О. F. Müller и молодь *Cyclops*.

Биомасса характеризовалась низкими величинами (в 1969 г. — 0,35 и в 1970 г. — 0,19 г/м<sup>3</sup>).

До повышения уровня озера Паравани населяющий его рипус (рыпушка) — *Coregonus albula* (L.), составляющий основу промысловых уловов, характеризовался очень высокими показателями роста по массе и значительно превосходил по всем возрастным группам свою родоначальную форму — ладожского рипуса, а по большинству возрастных групп — рипуса уральских озер (табл. 2).

Высокий темп роста параванского рипуса отмечают также О. Бурчуладзе [4] и М. Деметрашвили [6].

Такие показатели роста рипуса обуславливались исключительно благоприятными кормовыми условиями озера Паравани, на что указывает Г. Барач [2].

По данным С. Песковой [14], основными объектами питания рипуса являлись: *Diaptomus acutilobatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Daphnia pulex*, *Leptodora kindtii* и *Alona affinis*. Количество кормовых организмов, потребляемых рипусом, исчислялось десятками тысяч. Так, например, число

\* Данные таблицы приводятся по работе О.Д. Песковой [13]

диатомов в желудках достигало в отдельных случаях 69—80 экз., при весе пищевого комка до 5,03 г.

В работе А. Кохия [9] отмечается, что в отличие от данных других авторов, изучавших питание рипуса в различных водоемах [3, 5, 16], параванский рипус является типичным планктофагом и в его кишечнике бентические организмы не встречаются.

Таблица 3  
Характеристика питания рипуса оз. Паравани в 1972—1973 гг.  
(индексы в % экз.)

Компоненты пищи	1972 (лето)				1973 (осень)			
	Частота встречаемости, экз./%	Общий индекс потребления	Индексы потребления		Частота встречаемости, экз./%	Общий индекс потребления	Индексы потребления	
			общий	частный			общий	частный
<i>Chironomus p. im.</i>	56			63,71	42			107,06
	72,00				84,00			
<i>Daphnia hyalina</i>	38			1,015	32			1,87
	76,00				63,15			
<i>Acanthocyclops viridis</i>	40			2,81	26			5,94
	80,00				52,00			
<i>Leptodora kindtii</i>	--	lim 1,43—101,82		lim 1,54—212,62	4			1,01
	--				8,00			
<i>Ostracoda</i>	4			0,68	--			lim 2,09—366,78
	8,00				--			
<i>Pisidium sp.</i>	10			3,94	4			11,76
	20,00				8,00			
<i>Oligochaeta</i>	4			6,16	--			
	8,00				--			
		57,20	87,55	--	--	108,01	127,64	

Как уже отмечалось выше, повышение уровня озера Паравани привело к изменению видового состава и сокращению биомасс зоопланктона.

Таблица 4  
Темп роста параванского рипуса по массе  
в 1971—1973 гг.

Возраст	Масса тела, г		
	1971 г.	1972 г.	1973 г.
0+	--	16,8	--
1+	44,6	38,0	--
2+	63,6	55,3	83,0
3+	79,4	96,5	110,5
4+	111,0	147,5	142,2

Нами было проведено исследование питания рипуса в новых гидрологических условиях озера Паравани (табл. 3).

Как видно из приведенных данных, основу питания рипуса составляют бентические организмы: *Chironomus*, *Pisidium*, *Oligochaeta*.

Таким образом, типичный планктофаг этого водоема в новых гидробиологических условиях перешел на бентосный тип питания, тем самым еще раз подтверждается мнение Г. Барача [2] о большой морфологической и биологической пластичности, а следовательно, пищевой пластичности рипуса. Сведения об этом мы находим и у других авторов, изучавших питание этого вида [3, 5, 16].

Вместе с тем следует отметить, что, несмотря на высокую плотность хирономид, переход на бентосный тип питания вызвал сокращение темпа роста рипуса (табл. 3), поскольку по Померанцеву [16] рипус является планктофагом и менее «всеяден», чем другие рыбы.

В озере Табацкури, из-за недостаточности планктонной пищи для рипуса характерен бентосный тип питания, что обуславливает его низкий рост.

В озере же Сагамо, где у рипуса сохранился присущий этому виду планктонный тип питания, темп роста остался высоким.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В. Лимнологический очерк озер Ахалкалакского плато (Мат. по изучению природных ресурсов Ахалкалакского нагорья), Тифлис, 1933.
2. Барач Г. П. Озерные водоемы Грузии и их рыбохозяйственное значение, «Сабчота Сакартвелო», Тбилиси, 1964.
3. Бурчуладзе О. Г., Гогиберидзе Н. Г., Чхатарашвили Л. М. Труды ГрузНИИРС. VI, Батуми, 1962, 51—56.
4. Грандильевская-Дексбах М. Л., Троицкая В. И. Зоолог. журн., XXX, 3, 353—266, 1951.
5. Деметрашвили М. Г. Сообщения АН ГССР, XXV, I, 65—70, 1960.
6. Закс И. Т. Протоколы обработки планктона оз. Паравани и Табацкури (Фонды ин-та зоологии АН ГССР), Тбилиси, 1939.
7. Каратыгин И. И. Рыбное хозяйство, 12, 18—20, 1974.
8. Кохия А. Б. Тр. ин-та зоологии АН ГССР, XVIII, 1961, 85—94.
9. Куделина Е. Н. Тр. ГрузНИРС, III, Батуми, 1940, 374—415.
10. Кучин Л. А. Схема организации озерного хозяйства на высокогорных озерах Грузии — Табацкури, Тапаравани и Туман-Гель (Фонды ГрузНИРС), Батуми, 1935.
11. Мачарашвили В. М. Мат. по изучению зоопланктона озера Паравани (Фонды ин-та зоологии АН ГССР), Тбилиси, 1958.
12. Мачарашвили В. М. Протоколы по обработке зоопланктона озер Паравани, Сагамо, Табацкури (Фонды ин-та зоологии АН ГССР), Тбилиси, 1969, 1970, 1974.
13. Пескова О. Д. Труды ГрузНИРС, V, Батуми, 1960, 3—37.
14. Покровский В. В. Изв. ВНИОРХ, 38, 110—124, 1956.
15. Померанцев Г. П. Изв. ВНИОРХ, 39, 10—40, 1957.
16. Садовский А. А. В сб.: Джавахетия, 207—227, Тбилиси, 1933.
17. Цхомелидзе О. И. Труды ГрузНИРС, IV, Батуми, 1959, 33—46.

ჭაბავსების ზებანის მაღალმთიანი ტბების კლანჭტონით მკვებავი თევზების საკვები ბაზა და ფარავანის რიპუსის კვება

ი. კარაბიძე, ო. ცხომელიძე, ვ. მახარაშვილი

საქ. სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

მაღალმთიანი ტბების ფარავანის, საღამოს, ტაბაწყურის შედარებით მაჰიდრობიოლოგიურმა და იქთიოლოგიურმა გამოკვლევამ საშუალება მოგვცა



დაგვედგინა, რამდენად საღამოს, ტაბაწყურის ჰიდროლოგიური რეჟიმის სტაბილურობის გამო აკლიმატიზებული თევზების-პლანქტოფაგების ბიოლოგიაში არსებითი ცვლადობა არ შეიმჩნევა, მაშინ როდესაც ფარავანის დონის აწევამ და შესაბამისად ჰიდრობიოლოგიური რეჟიმის ცვლილებამ ფარავანის რიპუსის კვების სპექტრის, კვების ტიპის შეცვლა და ზრდის ტემპის შემცირება გამოიწვია.

## FOOD BASE OF PLANKTON-EATING FISHES OF JAVAKHETI ALPINE RESERVOIRS AND FEEDING OF EUROPEAN CISCO (PARAVANIS RIPUS)

I. I. KARATYGIN, O. I. TSKHOMELIDZE, V. M. MACHARASHVILI

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

### S u m m a r y

Comparative hydrobiological and ichthyological inspection of alpine lakes: Paravani, Sagamo, Tabatskuri ascertained that the stability of hydrological regime of lakes caused no essential biological change in plankton-eating fishes acclimatized there, while the rise of water level in Paravani resulting in the change of hydrobiological regime caused a change in the spectrum and type of food and also reduced the growth rate of European cisco (*Paravanis Ripus*).

УДК 576.895.132

ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

## ОБ АКТИВНОСТИ НЕКОТОРЫХ КОМПОНЕНТОВ КИНИНОВОЙ СИСТЕМЫ ЦЫПЛЯТ ПРИ АСКАРИДИОЗЕ

Ц. В. Ломидзе

*Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 2.11.1978

Изучалась активность калликреина и плазмина, относящихся к группе ферментов кининогеназ, и общая протеолитическая активность у цыплят при аскаридозе. При заражении аскаридами и иммунном состоянии самую высокую активность проявлял калликреин. Активность плазмина была также повышена. На фоне увеличения активности калликреина и плазмина значительного изменения общей протеолитической активности не наблюдалось.

В последнее время все больше внимания уделяется выяснению роли биологически активных веществ, которые освобождаются или образуются в тканях под воздействием различных агентов, вызывающих аллергическую реакцию. К этим веществам относятся гистамин, серотонин, а также кинины (брадикинин, каллидин, метиниллизилбрадикинин и др.). Кинины вызывают повышение проницаемости капилляров опосредованным путем, т. е. высвобождая из тучных клеток гистамин и серотонин [1, 2, 5].

При инвазии возбудителя, в том числе и паразита, в организме хозяина разыгрываются два основных процесса — патология и иммунитет. Патологические реакции, вызывая различные токсикозы и те или иные нарушения физиологических функций, приводят к изменению гомеостаза организма. Восстановление же гомеостаза обеспечивается всей суммой защитных мер, что и является функцией иммунитета в широком его понимании.

Гельминтозы в настоящее время рассматриваются как сложные системы ценных реакций между паразитом и хозяином, главными компонентами которых являются аллергические и иммунопатологические реакции [8]. Аллергическая реакция со своей стороны, наряду с другими изменениями, вызывает активацию кининовой системы и высвобождение активных полипептидов [14].

Из литературных данных следует, что кининоген — глобулиновая фракция плазмы — может быть субстратом для нескольких ферментов, освобождающих пептиды, которые обычно называются плазма-кининами. Энзимами могут быть калликреин желез [10, 11], калликреин плазмы [12, 13], трипсин и др. [15]. Названные энзимы объединяют под общим названием кининогеназы.

В литературе имеются данные, указывающие на функционирование кининовой системы у птиц [16, 18, 19]. Установлены физиологическая роль и химическая природа основных компонентов этой системы, а что касается ее роли при гельминтозах, то она остается не изученной.

В связи с этим в нашей работе была поставлена задача исследовать активность кининогеназ — калликреина, плазмина и общую про-

теолитическую активность у цыплят при инвазии их *Ascaridia galli* и различной напряженности иммунитета.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Цыплят месячного возраста иммунизировали внутрибрюшинно как специфическим антигеном из аскаридий, так и неспецифическим бычьим сывороточным альбумином. Общее количество введенного одному цыпленку белка равнялось 100 мг.

Инвазионная культура аскаридий вводилась *per os* по 200—250 яиц в среднем на цыпленка. На 55-й день после заражения цыплят декапитировали. В сыворотке крови определяли энзиматическую активность вышеуказанных ферментов. Контролем служили цыплята, не подвергавшиеся инвазии и иммунизации. Цыплята опытной и контрольной групп находились в одинаковых условиях содержания и кормления.

Активность калликрейна в сыворотке крови определяли по методу Т. С. Пасхиной [6], позволяющему определять изменение эстеразной активности фермента по отношению к N-бензил L-аргинин этиловому эфиру. Фибринолитическую активность плазмينا определяли по методу Тецуо Уте и др. [17], а общую протеолитическую активность по расщеплению гемоглобина [9].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований представлены на рис. 1 и 2.

Как видно из рис. 1, у цыплят, зараженных инвазионными яйцами аскаридий, активность калликрейна увеличивается почти в три раза по сравнению с контролем. Иммунизация цыплят специфическим и неспецифическим антигенами перед заражением приводила к повышению активности фермента в 6 и 4 раза соответственно.

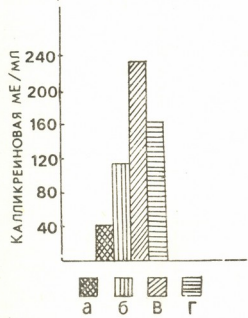


Рис. 1. Изменение активности калликрейна в сыворотке крови цыплят: а — контроль; б — зараженные яйцами аскаридий; в — иммунизированные специфическим антигеном *A. galli*; г — иммунизированные неспецифическим бычьим сывороточным альбумином

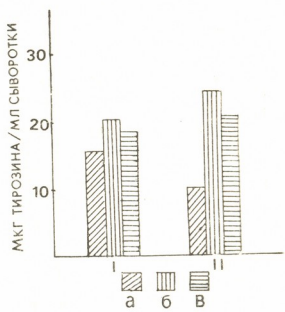


Рис. 2. Изменения общей протеолитической активности (I) и активности плазмينا (II) в сыворотке крови цыплят: а — контроль; б — иммунизированные специфическим антигеном *A. galli*; в — иммунизированные неспецифическим бычьим сывороточным альбумином

На рис. 2 представлены результаты изменений общей протеолитической активности и активности плазмينا как у контрольных, так и у иммунизированных цыплят (представлены средние данные 5—7 определений). Можно наблюдать повышение активности плазмينا у иммунизированных цыплят. Что касается общей протеолитической активности, то результаты у контрольных и опытных цыплят почти совпадают.

Таблица 1

Активность ферментов группы кининогеназ и общая протеолитическая активность сыворотки крови цыплят при различной напряженности иммунитета

Группа цыплят	Калликреин		Плазмин		Общая протеолитическая активность	
	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P
Контрольная	$41,20 \pm 5,68$		$10,89 \pm 0,42$		$16,5 \pm 0,8$	
Иммунизированные специфическим антигеном из <i>A. galli</i>	$236,77 \pm 13,04$	$< 0,001$	$24,2 \pm 1,25$	$< 0,01$	$21,66 \pm 1,23$	$< 0,02$
Иммунизированные неспецифическим бычьим сывороточным альбумином	$165,55 \pm 5,59$	$< 0,001$	$21,5 \pm 1,76$	$< 0,01$	$18,33 \pm 1,27$	$< 0,3$

Примечание: Активность калликрейна выражена в калликреиновых  $ME/мл$  сыворотки; активность плазмينا и общая протеолитическая активность — в  $мкг$  тирозина на  $мл$  сыворотки. P — по сравнению с контролем.

Известно, что ответная реакция организма животного на присутствие в нем гельминта мисгообразна и может проявляться неспецифически — на уровне целого организма [6], в виде паранекроза — на клеточном уровне [4], а также с аллергическими реакциями и различными проявлениями клеточного и гуморального иммунитета [3].

Наши эксперименты на инвазированных цыплятах с различной напряженностью иммунитета показали разную степень изменения активности кининогеназ (табл. 1). Калликреин проявил самую высокую специфичность к кининогену. Если у контрольных цыплят активность фермента  $41,20 \pm 5,68$  калликреиновых  $ME/мл$  сыворотки, то при иммунизации специфическим и неспецифическим антигенами обнаруживались самые высокие значения активности калликрейна:  $236,77 \pm 13,04$  ( $p < 0,001$ ) и  $165,55 \pm 5,59$  ( $p < 0,001$ )  $ME/мл$  соответственно. Исследование плазмينا показало менее выраженную специфичность энзиматической активности (контроль —  $10,89 \pm 0,42$ , при иммунизации специфическим антигеном —  $24,2 \pm 1,25$  ( $p < 0,01$ ), неспецифическим —  $21,5 \pm 1,76$   $мкг$  тирозина на  $мл$  сыворотки ( $p < 0,01$ ). Можно отметить только лишь тенденцию к повышению общей протеолитической активности (контроль —  $16,5 \pm 0,8$ , при иммунизации специфическим и неспецифическим антигенами —  $21,66 \pm 1,23$  ( $p < 0,02$ ) и  $18,33 \pm 1,27$   $мкг$  тирозина на  $мл$  сыворотки ( $p < 0,3$ ) соответственно).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что инвазия цыплят аскаридиями приводит в движение не только иммунологический аппарат, но вызывает и изменения активности компонентов калликре-

ინ-კინინოვითი სისტემის. Вероятно, активность энзимов кининовой системы определяет аллергическую настроенность организма хозяина и связана с напряженностью иммунитета.

## ლიტერატურა

1. Адо А. Д. Аллергия (Аллергические заболевания и их природа), «Знание», М., 1960.
2. Дзизинский А. А., Гомазков О. А. Кинины в физиологии и патологии сердечно-сосудистой системы, «Наука», Новосибирск, 1976.
3. Лейкина Е. С. Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 44, 4, 477—484, 1975.
4. Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия, Изд-во АН СССР, М-Л, 1940.
5. Ойвин И. А., Гапонюк П. Я. В сб.: Химические факторы регуляции активности и биосинтеза ферментов, «Медицина», М., 1969, 248—274.
6. Пасхина Т. С., Кринская А. В. Вопр. мед. химии, 20, 8, 660—663, 1974.
7. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме, ИЛ, М., 1960.
8. Шульц Р. С., Давтян Э. А. Мат. научн. конф. ВОГ, М., 2, 1969, 75—116.
9. Anson M. L. J. Gen. Physiol., 22, 70—85, 1938.
10. Beraldo W. T., Siqueira G., Heneine I. F. Acta physiol. Latinoamer., 5, 460—463, 1974.
11. Bhoola K. D. Biochem. Pharmacol., 18, 19, 2279—2282, 1969.
12. Margolis J. J. Physiol., 151, 238—252, 1960.
13. Margolis J., Bishop E. A. Nature (L), 194, 749—751, 1962.
14. Movat H. Z., Di Lorenzo N. L., Mustard J. F. Fed. Proc., 25, 682—690, 1966.
15. Rocha e Silva M., Beraldo W., Rosenfeld G. Amer. J. Physiol., 156, 261—273, 1949.
16. Seki T., Miva J., Nakajima T., Erdos E. G. Amer. J. Physiol., 224, 1425—1430, 1973.
17. Tetsuo Uete, Noriko Shimano, Mamiko Morikawa. Clin. Chem., 21, 11, 1632—1637, 1975.
18. Werle E., Hurter J. Biochem. Z., 285, 145—151, 1936.
19. Werle E., Leysath G. Hoppe-Seylers Z. Physiol. Chem., 348, 352—353, 1967.

## წიწილავში კინინური სისტემის ზოგიერთი კომპონენტის აქტივობა ასკარიდოზის დროს

ც. ლომიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

### რეზიუმე

ასკარიდებით (*Ascaridia galli*) ინვაზირებულ წიწილავში, სხვადასხვა დონის იმუნური მდგომარეობის დროს, შესწავლილ იქნა კინინოგენაზების ჯგუფის ფერმენტების — კალიკრეინისა და პლაზმინის და აგრეთვე საერთო პროტეოლიზური აქტივობა.

აღმოჩნდა, რომ იმუნურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით, ყველაზე მაღალ აქტივობას ამჟღავნებს კალიკრეინი. გაზრდილია პლაზმინის აქტივობაც. ამავე დროს, კალიკრეინისა და პლაზმინის აქტივობის გაზრდასთან ერთად, საერთო პროტეოლიზური აქტივობა მნიშვნელოვნად არ იცვლება.

ON THE ACTIVITY OF SOME COMPONENTS OF THE KININ SYSTEM  
IN CHICKS AT ASCARIDIASIS

TS. V. LOMIDZE

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

S u m m a r y

The activity of kininogenic enzyme kallikrein and plasmin and the total proteolytic activity have been studied in chicks infected with ascarides (*Ascaridia galli*) at different immunity states.

The experiments have demonstrated that kallikrein shows the highest activity as related with immune condition. The activity of plasmin is also increased. Against the background of increased enzyme activities of kallikrein and plasmin no considerable changes were observed in the total proteolytic activity.



**СЕМЕЙСТВО TAXODIACEAE В ИСКОПАЕМЫХ  
ФЛОРАХ ГРУЗИИ**

**К. И. Чочиева**

*Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 1.9.1978

Первые следы Taxodiaceae (*Sequoia*) на территории Грузии прослежены в меловых отложениях (альб), последние — в карангатских. Из девяти рецентных родов этого семейства семь — *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Glyptostrobus*, уже установлены в ископаемых флорах Колхиды. Самое высокое таксономическое разнообразие и обилие остатков таксодиевых наблюдается (пока что) в чгудинских и древнеэвксинских отложениях Гурни. В геологическом прошлом Колхидская ботаническая провинция — одна из областей высокого таксономического разнообразия Taxodiaceae, длительного территориального единства многих родов семейства и наиболее длительного существования их вне нынешних естественных ареалов.

Состав семейства Taxodiaceae в настоящее время, как известно, исчерпывается семью родами и 16 видами, представленными во флорах Северной Америки (*Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh., *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Taxodium distichum* (L.) Rich., *T. ascendens* Brongn., *T. mucronatum* Tenore), Восточной Азии (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, *Cryptomeria japonica* (L.) D. Don, *Taiwania cryptomerioides* Hayata, *T. flousiana* Gaussen, *Glyptostrobus pensilis* (Staunt.) K. Koch, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook, *C. kawakamii* Hayata, *C. konishii* Hayata), о. Тасмания (*Athrotaxis cupressoides* D. Don, *A. laxifolia* Hook, *A. selaginoides* D. Don). Как ныне, так и в прошлые геологические эпохи развитие всеми родов таксодиевых было связано исключительно с северным полушарием [26]. Область естественного обитания лишь одного рода этого семейства — *Athrotaxis*, первоначальный ареал которого по сей день являет собой проблему, расположена в южном полушарии. При этом *Athrotaxis* прослежен здесь с мела и относительно широко — Патагония, Австралия, о. Тасмания, Новая Зеландия [25, 30]. Однако в настоящее время род этот, как и большинство таксонов семейства, является реликтовым эндемом, встречающимся только на о. Тасмания и только в западной части острова — в средних и верхних поясах гор на Центральном плато и Маунт Фильд Рейндж [23].

Ограниченность площади распространения — одна из характернейших черт таксодиевых. Не менее характерна для них и обособленность ареалов друг от друга, хотя экологически таксоны семейства и

едини в требовательности к условиям высокой влажности и глубоким почв [27]. Монотипность большинства родов Taxodiaceae, ограниченность и обособленность ареалов — все это косвенные показатели длительной и сложной геологической истории семейства, отнюдь не все веки которой, несмотря на кажущуюся обширность палеоботанических данных, вскрыты еще и доступны логическому объяснению.

Согласно А. Л. Тахтаджяну [15], достоверные остатки Taxodiaceae отмечаются с верхней юры, но семейство, видимо, существовало уже в рэте. В мелу и раннетретичное время род *Sequoia*, например, один из самых широко распространенных таксонов хвойных, встречавшийся на огромных пространствах — Северная Америка, Северная и Восточная Азия, Европа, Кавказ [7, 13, 14, 22] и массово. Не менее широко и в обилии представлена в отложениях этого периода в Северной Америке и Азии и *Metasequoia* [13, 22]. Очень обширными обрисовываются ареалы родов *Taxodium* и *Glyptostrobus* в олигоцене [4, 5, 6, 11, 28]. Данные по другим родам Taxodiaceae скудны, но происходят с территорий, далеко отстоящих друг от друга, что позволяет предполагать обширность и их первоначальных ареалов. Отдельные местонахождения остатков таксодиевых поражают обилием, а в ряде случаев и таксономическим многообразием [3, 11, 22]. С миоцена, но особенно к концу его, несмотря на все еще широкое участие таксодиевых в сложении растительного покрова различных областей Северного полушария [2, 5, 17, 24], начинает прослеживаться заметное сокращение, как бы стягивание их ареалов в определенные рефугиумы. В плиоцене разобщение и дизъюнктивность ареалов таксодиевых обретает резко выраженный характер. В позднелиоценовых и плейстоценовых флорах территорий, расположенных вне нынешних областей естественного развития таксонов семейства, таксодиевые отмечаются очень редко [9, 12, 21]. Исключением является пока что Колхидская ботаническая провинция, в геологическом прошлом область не только высокого таксономического разнообразия Taxodiaceae, но и самого длительного переживания их вне нынешних естественных ареалов.

В Грузии самый ранний след Taxodiaceae (*Sequoia*) восходит к мелу (альб) Имеретии [10]. В тарханских отложениях Рача-Лечхуми [1] найдена пыльца *Cryptomeria* и Taxodiaceae gen. ind. В чокраке вновь появляются следы *Sequoia*, которая уже с сармата начинает отмечаться часто и широко, становясь по сути постоянным компонентом плиоценовых и плейстоценовых флор Западной Грузии. С сармата же Картли и Гурии, а впоследствии только в Западной Грузии, прослеживается и род *Glyptostrobus* [7, 18]. С низов плиоцена, вопреки закономерности, наблюдаемой в распространении Taxodiaceae в ископаемых флорах хотя бы Европы [24], на территории Грузии возрастает не только частота находок остатков таксодиевых, но и их таксономическое многообразие. Так например, в Гурии, области многолетних и постоянных в последние десятилетия палеоботанических исследований, не известно в сущности ни одной плиоценовой или плейстоценовой флоры, в которой не был бы представлен тот или иной таксон семейства, а в ряде случаев и сразу несколько. В чаудинской же флоре родовой состав таксодиевых достигает наивысшего разнообразия: *Sequoiadendron* (?), *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Glyptostrobus*... Несмотря, однако, на то, что родовое разнообразие Taxodiaceae в позднелиоценовых и плейстоценовых флорах Колхиды неоспоримо, «возрастание» их многообразия от древних к более молодым флорам, естественно, очень условно и объясняется очень малой степенью исследованности палеоботанически, в частности же палеокарпологически, ее меловых и раннетретичных отложе-



ний. Вместе с тем до определенного времени данные по Taxodiaceae были таковы, что позволяли рассматривать их, хотя и как постоянную, но тем не менее только как примесь к основному лесному покрову исследуемой территории. Представление это существенно колебалось лишь после открытия места fossilization опада ископаемого хвойного леса в окрестностях с. Хварбети (Махарадзевский район). Как уже сообщалось [18], основную массу этого опада составляют хвоя, обломки элиственных побегов, шишечные чешуи, шишки и семена *Sequoia*. Очень высоким оказалось и содержание пыльцы секвойи (26—80%) в палинологических спектрах этих отложений. Наряду с остатками *Sequoia* из породы были отмыты: несколько шишек и их чешуй, по ряду признаков обнаруживающих большое сходство с шишками *Sequoiadendron*; шишка, шишечные чешуи и семена *Metasequoia*; ряд шишек, сочетающих признаки строения *Sequoia* и *Metasequoia*; обломки побегов и хвоя *Taxodium* и *Cryptomeria*; свыше пятидесяти миниатюрных шишек различной стадии зрелости *Athrotaxis*. Несмотря на таксономическое разнообразие хвойных и покрытосеменных растений, установленных в хварбетском местонахождении, насыщенность породы остатками секвойи так высока, что мы поныне уверены в принадлежности рассматриваемого опада хвойному лесу, доминантом, а, быть может, и эдификатором которого была секвойя. Согласно предположению А. Г. Долуханова, высказанному в личной беседе, это, видимо, было время, когда секвоевые леса достигли нижних поясов гор и приблизились к береговой полосе.

Что касается последующих — древнеэвксинских отложений Гурии, то в них пока что найдена только пыльца таксодиевых. При этом процентное содержание ее в спектрах оставалось все еще очень высоким [20]. Однако соотношения пыльцы отдельных таксонов семейства претерпели существенные изменения. Если насыщенность породы в хварбетском местонахождении остатками секвойи не вызвала сомнения в широком развитии ее древостоев, то судя по спорово-пыльцевым спектрам древнеэвксинских, узунларских и карангатских отложений [8, 19, 20], древнеэвксинское время было началом эпохи вымирания секвойи в Колхидском рефугиуме. Вместе с тем в спектрах древнеэвксинских же отложений как Гурии [20], так и Мегрелии [8] имеет место самое высокое, из когда-либо наблюдавшегося в палинологических спектрах третичных отложений Грузии, процентное содержание пыльцы *Taxodium* (26—56%), позволяющее не без уверенности предполагать обширность заболоченных пространств на Колхидской низменности в древнеэвксинское время и широкое развитие на них древостоев болотного кипариса. Это тогда, как в Европе *Sequoia* еле достигала плио-плейстоценовой границы, а *Taxodium* лишь переступал ее [21]. И тем не менее, несмотря на все еще значительное участие таксодиевых в сложении растительного покрова, в Колхидском рефугиуме древний эвксин представляется временем предзакатным для таксонов этого семейства, ибо спорово-пыльцевые спектры узунларских и карангатских отложений несут уже следы их неуклонной гибели, как, собственно, следы гибели и большинства других «экзотов» ископаемой флоры Колхиды.

Согласно Н. С. Мамацашвили в спорово-пыльцевых спектрах фаунистически охарактеризованных узунларских отложений, обнажающихся в пределах с. Цкалциминда (вдоль обочины шоссе Уреки-Супса и у источника близ дома Чубинидзе), Taxodiaceae были представлены тремя родами—*Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*. Пыльца секвойи при этом была установлена лишь в трех спектрах и в очень низких процентных соотношениях (0,3—1%). Еще реже — в одном спектре — оказалась пыльца *Glyptostrobus* (0,2%). И только пыльца *Taxodium*



наблюдалась во всех двенадцати спектрах и в относительно большем количестве (0,3—6%), если учесть, конечно, что в спектрах древнеэвксинских отложений Гурии она достигала 26—56%, а Мегрелии — 44%. Создается впечатление, что узунларская трансгрессия поглотила большую часть древостоев болотного кипариса. Не лишено вероятности, что определенную роль в их гибели сыграла и ольха, в отличие от *Taxodium* способная легко и быстро возобновляться, а следовательно, и более успешно занимать подходящие биотопы. Любопытно, что содержание пыльцы *Alnus* в плейстоценовых отложениях Колхиды, по наблюдениям Н. С. Мамацашвили, возрастает параллельно уменьшению в них пыльцы *Taxodium*.

По имеющимся к настоящему времени данным *Sequoia* и *Glyptostrobus* не пережили узунларского времени, как не пережили его, видимо, и *Podocarpus*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Engelhardtia*, *Magnolia*, *Liquidambar*... Единичные пыльцевые зерна *Taxodium*, обнаруженные в карагатских отложениях Колхиды [8], — последние следы Taxodiaceae на территории Грузии и пока что самые последние следы их, прослеженные вне нынешних областей естественного развития таксонов семейства.

Поразительная длительность и самого существования Taxodiaceae, и сохранения их высокого таксономического разнообразия в ископаемых флорах Колхиды, еще раз подтверждая стабильность ее, как рефугиума третичных лесных флор [16], убеждает также, что геологическая история этого семейства еще далеко не раскрыта и таит в себе немало проблем палеогеографии и палеофлористики.

Что касается причин гибели таксонидневых на территории Колхиды, то они нам далеко не до конца ясны, тем более, что одно из самых необходимых для их гармоничного развития условий — высокая влажность климата — сохраняется здесь по сей день. Несомненно одно — причин их гибели могло быть немало и таились они, вероятно, как в изменениях условий абиотической среды во времени, так и в противоречиях внутри самого биоса.

Наблюдения последних лет убеждают также, что изменения, претерпеваемые Taxodiaceae во флоре Колхиды во времени, состав и соотношения их остатков в позднелиоценовых и плейстоценовых отложениях рассматриваемой территории настолько характерны, что, несомненно, могут быть использованы как один из критериев определения возраста плейстоценовых отложений Черноморской полосы Грузии.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ананишвили Г. Д., Пурцеладзе Х. Н. Сообщения АН ГССР, 82, 2, 421—424, 1976.
2. Байковская Т. Н. Верхнелиоценовая флора Южного Приморья, «Наука», Л., 1974.
3. Горбунов М. Г. В кн.: Сборник памяти А. Н. Криштофовича, Изд. АН СССР, М.-Л., 1957, 313—326.
4. Дорофеев П. И. Ботан. ж., 59, 1, 3—13, 1974.
5. Дорофеев П. И. Ботан. ж., 61, 10, 1364—1373, 1976.
6. Жилли С. Г. Третичные флоры Устюрта, «Наука», Л., 1974.
7. Колаковский А. А. Каталог ископаемых растений Кавказа, II, «Мецниереба», Тбилиси, 1973.
8. Мамацашвили Н. С. Палинологическая характеристика четвертичных континентальных отложений Колхиды, «Мецниереба», Тбилиси, 1975.
9. Маркович-Марьянович Е. В сб.: Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы, «Наука», М., 1972, 123—142.
10. Мchedlishvili П. А. Сообщения АН ГССР, 10, 6, 345—349, 1949.

11. Раюшкина Г. С. Тезисы докладов XII международного ботанического конгресса, «Наука», Л., 1975, 107.
12. Ронаи А. В кн.: Геология и фауна нижнего и среднего плейстоцена Европы. «Наука», М., 1972, 123—142.
13. Свешникова И. Н. Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные, «Недра», М., 1963, 280—296.
14. Свешникова И. Н. Палеоботаника, VI, «Наука», Л., 1967, 179—203.
15. Тахтаджян А. Л. Высшие растения, I, Изд-во АН СССР, М.-Л., 1954.
16. Тумаджанов И. И. АН СССР, сер. географ., 2, 34—43, 1973.
17. Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки, «Наука», М., 1978.
18. Чочиева К. И. Хварбетский ископаемый хвойный лес, «Мецниერება», Тбилиси, 1975.
19. Чочиева К. И., Мамацашвили Н. С. Сообщения АН ГССР, 82, 3, 741—744, 1976.
20. Чочиева К. И., Мамацашвили Н. С. ДАН СССР, 235, 5, 1148—1151, 1977.
21. Ballester R., Guerin C., Meon-Vilain H., Miguet R., Demarcq G. In: Intern. Colloquim on the problem „The Boundary between Neogene and Quaternary“. Collection of papers, IV, M., 1973, 44—75.
22. Chaney R. W. Trans. Amer. Philos. Soc., II, 40, 3, 171—263, 1951.
23. Curtis W. M. The Endemic Flora of Tasmania, I, London, 1967.
24. Ferguson D. K. Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol., 3, 1967, 73—110.
25. Florin R. Senck. Leth., 41, 1/6, 199—207, 1960.
26. Florin R. Acta Horti Bergiana, 20, 121—123, 1963.
27. Laferrere M. Rivista Italiana, 58, 9, 461—467, 1976.
28. Marron T. F., Alvarez-Ramis C. Estudios Geologicos, 23, 155—161, 1967.
29. Miki S. Jap. J. Botany, 11, 237—303, 1941.
30. Townrow J. A. Papers and Proc. Rev. Soc. Tasmania, 101, 149—172, 1967.

## ოჯახი TAXODIACEAE საქართველოს ნამარხ ფლორაში

ა. ჩოჩიევა

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ოჯახი Taxodiaceae-ის პირველი ნაშთები (*Sequoia*) საქართველოს ტერიტორიაზე იმერეთის ცარცულ (ალბურ) ნალექებს უკავშირდება. მიოცენური დროიდან იზრდება ამ ოჯახის წარმომადგენელთა მრავალფეროვნება და ადგილსამყოფელთა რაოდენობა, ხოლო მეოტურიდან უზუნლარის (პლეისტოცენი) ჩათვლით, გურიაში არ არის ცნობილი არც ერთი განამარხებული ფლორა, რომელშიც არ გვხვდებოდეს Taxodiaceae-ს რომელიმე წარმომადგენელი.

ამ ოჯახის წარმომადგენლების განსაკუთრებული მრავალფეროვნება (*Sequoiadendron* (?), *Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Glyptostrobus*, *Taxodiaceae gen. ind.*) ამჟამად შეიმჩნევა დასავლეთ საქართველოს გვიან პლიოცენსა და ადრეულ პლეისტოცენში.

ამრიგად, ტაქსოდიაციების თანამედროვე პუნებრივი არელების გარეშე, საქართველო, და კერძოდ კოლხეთი, ერთადერთი ტერიტორიაა, სადაც შეიმჩნევა ამ ოჯახის წარმომადგენელთა განსაკვიფრებელი მრავალფეროვნება და სადაც მათი კვალი პლეისტოცენის ბოლომდე გასდევს.



ოჯახ Taxodiaceae-ს წარმომადგენელთა ტაქსონომიური ცვალებადობის  
 მათი ნაშთების შემადგენლობა და თანაფარდობა გვამლევს გვიანი პლიოცენისა და პლეისტოცენის განმავლობაში შემცველი ნალექების დათარიღების საშუალებას.

THE FAMILY OF TAXODIACEAE IN THE FOSSIL FLORAS OF GEORGIA

K. I. CHOCHIEVA

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

S u m m a r y

The first traces of the representatives of the family Taxodiaceae (Sequoia) on the territory of Georgia go back to the Cretaceous (the Albian) of Imeteti. In the Miocene the gradual increase in the frequency of finds of the remains of Sequoia and Glyptostrobus is observed. Beginning with the Maeotian up to the Uzunlar (Pleistocene) not a single fossil flora is known in Guria containing alongside with others the representatives of the family of Taxodiaceae. A great taxonomical diversity (Sequoiadendron (?), Sequoia, Metasequoia, Taxodium, Cryptomeria, Athrotaxis, Glyptostrobus) and the abundance of Taxodiaceae are however observed in the Late Pliocene-Early Pleistocene deposits of Western Georgia. This fact permits to conclude that during the last geological epochs Colchis seems to represent the zone of the Highest generic diversity and the longest survival and co-existence of the taxa of this family, naturally excluding, in the definite sense, the areas of their present natural development.

We would also like to note that at the present time the taxonomical composition and the percentage of the remains of the representatives of Taxodiaceae in the rock may be used as one of the criteria of the subdivision of the Pleistocene floras of Colchis.

УДК 577.161.11

ЭКОЛОГИЯ

## О СОДЕРЖАНИИ ВИТАМИНА А В ПЕЧЕНИ ЗАКАВКАЗСКОЙ БЕЛКИ (*SCIURUS ANOMALUS* GMEL.)

Г. П. Енукидзе, К. Г. Николайшвили

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 18.9.1978

Определяли содержание витамина А в печени закавказской белки. Выяснилось, что у молодых зверьков нет различий в накоплении витамина А по сезонам. Взрослые самцы накапливают больше витамина А, чем молодые. Весной содержание витамина А у взрослых животных увеличивается, а летом снижается. Наибольший запас витамина А обнаружен у беременных самок с резорбцией эмбрионов. Определено количество витамина А у белок, пораженных гельминтами *Taenia martis* и *Echinococcus granulosus*.

Витамин А (ретинол) является важным биологически активным веществом, необходимым для нормального роста, развития и поддержания жизнеспособности животных. Недостаток витамина А в организме вызывает снижение основного обмена и задержку роста молодых животных, ведет к нарушению сперматогенеза у самцов и гибель эмбрионов у самок [6].

Печень является тем органом, в котором в заметном количестве может накапливаться витамин А. Исследования показывают, что количество витамина А в печени различных животных изменяется в зависимости от возраста, пола и от окружающих условий [3, 4, 6, 7]. Поэтому закономерности накопления и расходования ретинола у животных в природных популяциях не могут не интересовать исследователя.

В настоящей статье приводятся данные по определению витамина А в печени закавказской белки.

Бéлок добывали в лесах окрестностей г. Лагодехи ГССР и с. Джара Азербайджанской ССР в 1975—76 гг.

Витамин А определяли в печени животных по реакции Карр-Прайса [7]. Полученные результаты обрабатывались статистически [5].

Было исследовано 118 экземпляров закавказских бéлок, разделенных на две возрастные группы — молодые (31) и взрослые (87 экз.).

В целом содержание витамина А в печени молодых самок составляло  $M \pm m = 7,2 \pm 1,41$  мг% ( $n = 16$ ), у самцов  $M \pm m = 3,89 \pm 0,95$  мг% ( $n = 15$ ). Разброс данных у самок колебался от 1,5 до 12 мг%, а у самцов от 1,5 до 7,43 мг%.

Данные по содержанию витамина А в печени молодых бéлок отражены в табл. 1, из которой видно, что молодые самки запасают витамина больше, чем самцы. У молодых самок и самцов (исключая зиму, когда материал по самцам отсутствовал) количество витамина А в печени изменялось по сезонам незначительно. Проверка достоверности полученных результатов (табл. 1) показала, что обнаруженные различия между молодыми самками и самцами в целом и по сезонам недостоверны ( $p = 0,1$ ).

Среднее содержание витамина А у взрослых самцов было равно  $M \pm m = 13,05 \pm 1,45 \text{ мг} \%$  ( $n=42$ ). Разброс данных был довольно широк — от 2,6 до 34,85 мг%.

Таблица 1  
Содержание витамина А в печени молодых закавказских белок (в мг%)

	Сезон	n	M	$\sigma$	m	(t)	p
Молодые самки	зима	3	10,13	3,94	2,27	зима—весна 0,42 весна—осень—0,62	< 0,5 < 0,5
	весна	7	7,87	7,91	2,98		
	лето	1	2,6	1,399	0,625	осень—зима—2,09	< 0,05
	осень	5	5,421				
Молодые самцы	зима	—	—	—	—	весна—лето—1,94 лето—осень—0,60	> 0,1 < 0,5
	весна	6	2,42	1,79	0,73		
	лето	3	5,363	2,064	1,19	осень—весна—2,3	> 0,05
	осень	6	4,62	1,16	0,476		

Сезонное содержание витамина А у взрослых самцов представлено в табл. 2.

Таблица 2  
Содержание витамина А в печени взрослых закавказских белок (в мг%)

	Сезон	n	M	$\sigma$	m	(t)	p
Взрослые самцы	зима	11	12,37	7,56	2,28	зима-весна -1,57 зима-лето -1,86	< 0,1 > 0,1
	весна	11	18,24	11,22	3,3		
	лето	7	6,67	3,41	1,29	весна-осень -1,24 весна-лето -2,52	< 0,5 < 0,2
	осень	13	12,93	8,72	2,41		
Взрослые самки (холестые)	зима	2	7,1	1,55	1,1	зима-весна -2,12 зима-лето -0,85	< 0,1 > 0,5
	весна	3	15,63	4,20	2,42		
	лето	2	4,7	2,33	1,65	весна-осень -2,27 весна-лето -2,58	> 0,05 > 0,1
	осень	5	6,81	4,8	2,15		
Кормящие самки	зима	1	41,45	10,84	3,67	весна-лето -1,31	< 0,2
	весна	8	12,23				
	лето	6	5,77	3,02	1,23	весна-осень -0,22	< 0,5
	осень	4	10,75	7,95	3,97		
Беременные самки	всего	6	9,73	3,71	1,51		
Самки с резорбцией эмбрионов	всего	3	29,81	1,73	0,99		

Весной накопление витамина в печени наибольшее, летом оно снижается, а к осени опять возрастает. Проверка достоверности различий

между сезонами у самцов показала, что различия достоверны для сезонов весна-лето ( $p < 0,02$ ).

При сравнении данных выяснилось, что взрослые самцы запасают витамина А больше, чем молодые. Это различие было достоверно ( $p > 0,001$ ), как и различие между молодыми и взрослыми самцами весной ( $p > 0,01$ ). Как известно, молодые зверьки энергично растут и не могут создавать запасы витамина даже при его избыточной поставке в организм [1].

Определение содержания витамина А у взрослых самок показало, что оно заметно варьирует (от 2,62 до 41,45 мг%).

Учитывая, что закавказская белка размножается почти в течение всего года, в группе взрослых самок были выделены холостые, беременные, кормящие и беременные с резорбцией одного и двух эмбрионов. Среднее содержание витамина А у взрослых холостых самок было равно:  $M \pm m = 8,72 \pm 1,63$  мг% ( $n=12$ ), у кормящих —  $11,4 \pm 2,51$  мг% ( $n=19$ ); у беременных —  $9,73 \pm 1,51$  мг% ( $n=6$ ). Содержание витамина А по сезонам у этих самок представлено в табл. 2. У холостых самок разброс значений количества витамина А был в пределах от 2,62 до 21,3 мг%; у кормящих — от 2,8 до 41,45 мг%, а у беременных — от 3,85 до 13,4 мг%.

При сравнении содержания витамина А в печени у этих групп белок была обнаружена небольшая разница, однако достоверных различий между этими самками не было.

Известный интерес вызвало у нас высокое значение витамина А у беременных белок с резорбцией эмбрионов. Содержание витамина А у этих самок было равно  $M \pm m = 29,81 \pm 0,99$  мг% ( $n=3$ ). Несмотря на крайнюю малочисленность данных по содержанию витамина А в печени беременных белок с резорбцией эмбрионов, следует отметить, что у них содержание витамина А значительно превышает все средние показатели других групп. Сравнение полученных данных с результатами по взрослым самкам обнаружило достоверное различие в содержании витамина А. Так, для самок с резорбцией эмбрионов и холостых  $p > 0,001$ , для самок с резорбцией эмбрионов и беременных  $p > 0,001$ , для самок с резорбцией эмбрионов и кормящих  $p < 0,01$ .

Сезонные изменения уровня витамина А у холостых и кормящих самок представлены в табл. 2. Весной происходит накопление витамина А, к лету запас ретинола снижается, а осенью опять возрастает. Подобная зависимость была обнаружена нами у взрослых самцов. По данным ряда авторов [7] у ондатры начиная с осени наблюдается закономерное накопление витамина А в печени, продолжающееся в течение зимы. Утверждать, что закавказская белка также запасает витамин А к осени мы затрудняемся, так как полученные нами результаты статистически не достоверны.

При сравнении холостых самок со взрослыми самцами по сезонам достоверной разницы в накоплении у них витамина А обнаружить не удалось ( $p < 0,1$ ). Не было достоверных различий и между взрослыми холостыми и молодыми самками ( $p < 0,5$ ). Полученные нами результаты в некоторой степени согласуются с выводами Шварца С. С. и др. [7], которые отмечают, что некоторые виды животных (белка, заяц, водяная крыса и др.) не обнаруживают четкой динамики в накоплении аксерофтола (ретинола).

Нами также было определено содержание витамина А у 5 белок, пораженных гельминтами. При локализации *Taenia martis* и *Echinococcus granulosus* в грудной полости белки количество витамина А в печени составляло 22,0 и 24,5 мг% соответственно. При поражении этими же гельминтами поджелудочной железы, печени и почек белки, содержание витамина А снижалось до 1,5 мг%.



Одним из факторов, определяющих способность животных депонировать витамин А, является характер пищи и неоднородность пищевого рациона [1, 4, 6, 7]. Основу кормовой базы закавказской белки составляют лещина, грецкий орех, желуди, ягоды, семена, зеленая масса и др. [2]. У взрослых зверьков, имеющих в желудке зеленую массу, витамина было больше, чем у тех, которые питались в данный момент семенами или плодами. Качественная проба показала, что в каштанах, грецких орехах и лещине каротин находится в ничтожных количествах или отсутствует. В зеленой массе, имеющейся в желудках белок, содержание каротина было заметным и полученный экстракт был желтого цвета. Если учесть, что в кормах закавказской белки зеленая масса присутствует в течение всего года, то животные могут быть обеспечены определенным количеством витамина А. По сравнению с белой обыкновенной, у которой содержание витамина А достигает 27,8 мг% [7], закавказская белка не относится к видам животных, склонным к интенсивному накоплению ретинола. Повышенное содержание витамина А весной в печени взрослых закавказских белок свидетельствует о большем поступлении его в организм вместе с зелеными кормами в весенний период. Уменьшение запаса витамина А летом может быть вызвано преимущественным содержанием в пищевом рационе белки молодых поспевающих каштанов, грецких и лесных орехов, которые, как мы уже отмечали выше, не содержат каротина.

На основании имеющегося у нас материала можно заключить, что у молодых зверьков нет достоверных различий в накоплении витамина А по сезонам; взрослые самцы закавказских белок накапливают витамина А больше, чем молодые. Весной содержание витамина А у взрослых животных увеличивается, а летом снижается. Наибольший запас витамина А обнаруживается у беременных белок с резорбцией эмбрионов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Байкова Ф. И. Экология, 2, 77—81, 1971.
2. Енукидзе Г. П. Мат. конф. «Фауна и ее охрана в республиках Закавказья», Ереван, 1975, 85.
3. Золотухина С. И. Вестн. зоол., 5, 84—85, 1969.
4. Золотухина С. И. Экология, 5, 100—102, 1972.
5. Асатиани В. С. Новые методы биохимической фотометрии, «Наука», 1965.
6. Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 343—351, 1957.
7. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. В сб.: Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных (Тр. ин-та экологии животных и растений), Свердловск, 1958. 331—338.

ამიერკავკასიური ციყვის (*SCIURUS ANOMALUS GMEL.*)  
 ღვიძლში ვიტამინ A-ს შემადგენლობის შესახებ

ბ. ანუშიძე, ძ. ნიკოლაიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ვიტამინ A-ს მარაგი გამოკვლეულ იქნა 118 ამიერკავკასიური ციყვის ღვიძლში. გამოკვლევისათვის გამოყენებულ იქნა კარ-პრაისის რეაქცია.



აღმოჩნდა, რომ მოზარდი ციყვების ღვიძლში ვიტამინის მარაგი სწრაფად არ ცვალებადობს. ამავე დროს ზრდასრული მამრების ღვიძლში ვიტამინი A უფრო მეტი რაოდენობით არის, ვიდრე მოზარდების ღვიძლში. გაზაფხულზე ვიტამინის მარაგი ზრდასრულებში მატულობს, ზაფხულში კი კლებულობს. ვიტამინ A-ს ყველაზე დიდი მარაგი აღმოჩნდათ მაკე ინდივიდებს, რომელთა ემბრიონების ერთი ნაწილი რეზორბცირებული იყო.

გამოკვლეულ იქნა აგრეთვე ვიტამინ A-ს შემადგენლობა ისეთი ციყვების ღვიძლში, რომლებიც დაავადებულნი იყვნენ ჰელმინთებით: *Taenia martis* და *Echinococcus granulosus*-ით ვიტამინ A-ს რაოდენობა შემცირებული აღმოჩნდა იმ შემთხვევაში, როცა ამ ჰელმინთებით ინვაზირებული იყო ღვიძლი, თირკმლები და პანკრეასი.

## CONTENT OF VITAMIN A IN LIVER OF TRANSCAUCASIAN SQUIRREL (*SCIURUS ANOMALUS GMEL*)

G. P. ENUKIDZE, K. G. NIKOLAISHVILI

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

### S u m m a r y

The amount of Vitamin A has been determined according to Carr-Price reaction in liver of 118 Transcaucasian squirrels. The adult males accumulate Vitamin A in a larger amount than young ones. Vitamin A contents in adult animals increase in spring and decrease in summer.

Maximum reserves of Vitamin A are found in pregnant females with re-sorption embryo.

The amount of Vitamin A in squirrels infested with helminths *Taenia martis* and *Echinococcus gzanulosus* was also determined. A small amount of Vitamin A was found in squirrels with helminth invasion in liver, pancreas and kidneys.



УДК 612.821.2:577.591.481.1

РАДИОБИОЛОГИЯ

**ИЗМЕНЕНИЯ РИТМИКИ БИОПОТЕНЦИАЛОВ МОЗГА ПРИ  
РЕНТГЕНОВСКОМ ОБЛУЧЕНИИ ГОЛОВЫ КРОЛИКОВ В  
МИНИМАЛЬНОЙ СМЕРТЕЛЬНОЙ ДОЗЕ**

**Г. В. Фейгин, К. Ш. Надарейшвили**

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

Поступила в редакцию 24.3.1978

С применением ЭВМ и автоматизированной системы частотного анализа в условиях хронического опыта были изучены изменения ритмики биопотенциалов соматосенсорной коры (ССК), гиппокампа (ГК), заднего гипоталамуса (ЗГ) и мезенцефальной ретикулярной формации (МРФ) в состоянии пассивного бодрствования. Обнаружено, что при изолированном рентгеновском облучении головы в дозе 800 Р суммарная биоэлектрическая активность указанных структур резко возрастает в течение первого и второго дня после облучения без достоверных изменений структуры распределения ритмов. На третий день наступает резкая депрессия электрогенеза во всех структурах с достоверными изменениями частотного распределения. В отличие от общего облучения, когда в период разгара лучевой болезни отмечается тенденция развития судорог на фоне селективной депрессии  $\Delta$ -ритма в коре, при облучении головы в соответствующем периоде гиперсенситивность к прерывистой фото- и звуковой стимуляции не наблюдается. Это и ряд других фактов указывают на то, что при общем облучении доминируют биоэлектрические реакции, обусловленные общесоматическими и вегетативными сдвигами, тогда как при облучении головы наблюдается обычная для большинства радиобиологических эффектов двухфазная реакция, обусловленная прямым воздействием радиации на мозг.

В нашей предыдущей работе [1] было показано, что тотальное облучение в дозе 800 Р вызывает закономерные количественные изменения ритмики биопотенциалов ССК, ГК, ЗГ, МРФ. Динамика этих изменений в течение первых 20 дней пострadiационного наблюдения показала, что изменения интегрированных значений  $\Delta$ -,  $\Theta$ -,  $\alpha$ -,  $\sigma$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -составляющих суммарной биоэлектрической активности указанных структур достаточно точно отражают общее клиническое состояние и неврологический статус облученного животного. Однако оставалось не выясненным, каково значение прямого действия радиации на мозг и первичных лучевых нарушений функциональных и nutritивных взаимоотношений в сложной, гетерогенной структуре мозга, в какой мере эти сдвиги обусловлены косвенными факторами, т. е. общесоматическими, циркуляторными и другими расстройствами.

Для выяснения этого вопроса определенное значение может иметь исследование изменений ритмики биопотенциалов мозга в условиях изолированного облучения только головы или только туловища в тех же дозах. В настоящей статье рассматриваются результаты, полученные при локальном облучении головы и экранировании туловища.

## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Опыты проведены на 16 кроликах породы шиншилла массой 2,5—2,7 кг. Подбор животных, вживление электродов, клиническое обследование и изучение изменений биоэлектрической активности различных отделов мозга проводили так же, как и при предыдущей работе с общим облучением [1].

Локальное облучение головы проводили в условиях фиксации животного и покрытия остальной части тела специально отлитой свинцовой формой, минимальная толщина которой составляла 10 мм. Перед реальным облучением, в том числе до и после оперативного вмешательства по вживлению отводящих биполярных электродов, животных 3—4 раза подвергали только фиксации без облучения, что в какой-то мере снижало известные сомато-вегетативные сдвиги, которые возникают при фиксации кроликов. Тотальное облучение и облучение туловища проводили в аналогичных условиях: спаренные аппараты РУТ-11, 200 кВ, 20 мА, фильтры 0,5 мм Cu и 1 мм Al, мощность дозы 24,5 Р/мин. Дозиметрический контроль осуществляли до и во время облучения каждого животного с помощью аппарата УА — 18 (РФГ, ГДР).

Хотя в предыдущих работах [1—3] достаточно подробно описаны экспериментальная техника и принципы количественной обработки записей биопотенциалов мозга, следует подчеркнуть, что сравнение и сопоставление результатов настоящей серии опытов с аналогичными результатами, полученными при общем облучении, проводились при помощи специальной программы «Поиск». Программа реализовывала почти все возможные виды параметрического и непараметрического статистического анализа в сравнительном аспекте для всех этапов наблюдений, в том числе и в контрольных опытах (6 животных), через одинаковые интервалы времени после операции (вживление электродов) и на разных этапах течения лучевой болезни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При изолированном облучении головы изменения ритмики биоэлектрических потенциалов изученных отделов мозга резко отличаются от таковых при тотальном облучении. Прежде всего обращает на себя внимание резкое увеличение суммарной электрокорковой активности, тогда как при облучении головы наблюдалась выраженная депрессия. Как видно из рис. 1, сразу после облучения в коре почти вдвое возрастают суммарные интегрированные значения основных ритмов. Это резкое увеличение электрогенеза не сопровождается значительной перестройкой распределения ритмов по удельной активности. По крайней мере, судя по непараметрическому критерию  $\chi^2$ , структура ритмики соматосенсорной коры сразу после облучения головы не претерпевает статистически достоверных изменений ( $p > 0,05$ ). Изменения распределения ритмов выявляются лишь через день после облучения головы ( $p < 0,001$ ), что связано с депрессией низкочастотных составляющих ( $\Delta$ -,  $\Theta$ -,  $\alpha$ - и  $\sigma$ -ритмов) и статистически достоверным увеличением  $\beta$ - и  $\gamma$ -ритмов ( $p < 0,001$ ). К третьему дню общее уменьшение электрогенеза сенсомоторной коры достигает минимума. По сравнению с фоном  $\Delta$ -составляющая уменьшается почти в 4 раза,  $\Theta$  — более чем в 2,5 раза,  $\alpha$  — в 2 раза, но на общем фоне депрессии всех ритмов доминирующими являются высокочастотные составляющие ( $\beta$ - и  $\gamma$ -ритмы). Такое состояние сохраняется в течение всего дальнейшего периода наблюдения, с той лишь разницей, что суммарный электрогенез увеличивается сначала в интервале 5—10 дней после облучения головы, а затем в конце наблюдения. В течение первой волны увеличения суммарной электрокорковой активности не происходит изменения структуры ритмики, хотя по сравнению

с фоном (по критерию  $\chi^2$ ) отклонение в распределении ритмов является существенным. С 15-го дня распределение ритмов по удельной активности резко меняется как в отношении фона, так и первой волны увеличения суммарного электрогенеза (3—10 день). В обоих случаях существенность этих различий очень значительна ( $p < 0,001$ ).

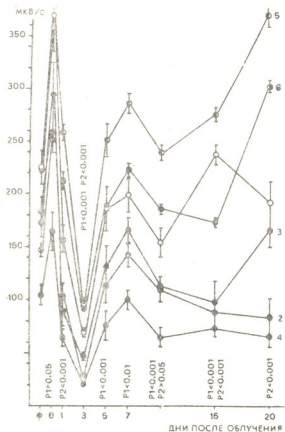


Рис. 1. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности соматосенсорной коры до (Ф) и на разных этапах после локального облучения головы кроликов в дозе 800 P. По оси ординат средние интегрированные значения для отдельных ритмов (мкВ/с); по оси абсцисс — дни после облучения. 1— $\Delta$ , 2— $\theta$ , 3— $\alpha$ , 4— $\sigma$ , 5— $\beta$  и 6— $\gamma$ -ритмы. На кривых нанесены 95%-ные доверительные интервалы: p1 — достоверность различий распределения ритмов по критерию  $\chi^2$  по сравнению с фоном; p2 — то же для предыдущего этапа наблюдения

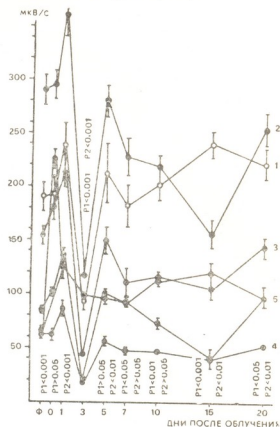


Рис. 2. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности гиппокампа до (Ф) и на разных этапах после локального облучения головы кроликов в дозе 800 P. Обозначения те же, что и на рис. 1

Суммарная биоэлектрическая активность гиппокампа сразу после облучения головы (рис. 2) изменяется также очень значительно. Наряду со статистически достоверным увеличением  $\alpha$ - и  $\beta$ -активности об-

ращает на себя внимание очень резкий рост абсолютной (более чем в 3 раза) и удельной (в 2,7 раза)  $\gamma$ -активности. Изменение структуры ритмики сразу после облучения головы является достоверным ( $p < 0,001$ ), хотя на данном этапе наблюдаются практически не изменяемые  $\Delta$ -,  $\theta$ - и  $\sigma$ -ритмы. В отличие от коры в гиппокампе общее увеличение электрогенеза наблюдается не сразу, а только на следующий день после облучения головы. К тому же структура ритмов, несмотря на абсолютный рост значений каждого из них, по непараметрическому критерию  $\chi^2$ , достоверно не отличается от фоновой структуры. Как и в случае коры, наиболее резкое угнетение общего электрогенеза гиппокампа наблюдается на 3 день после облучения головы. Однако в дальней-

шем, если в коре начинают доминировать высокочастотные ритмы, в гиппокампе доминирующими становятся низкочастотные  $\Delta$ - и  $\Theta$ -ритмы. Вместе с этим в гиппокампе практически не удается выделить две характерные волны изменения ритмики, хотя непараметрический статистический анализ выявляет первую волну доминирования низких, а не высоких частот в суммарной электрической активности гиппокампа со сдвигом на 1 сутки.

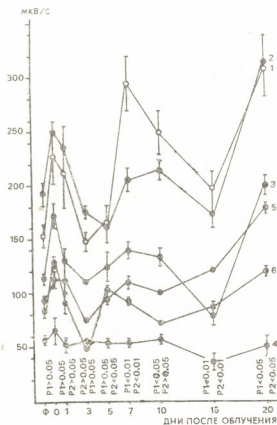


Рис. 3. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности заднего гипоталамуса до ( $\Phi$ ) и на разных этапах после локального облучения головы кроликов в дозе 800 P. Обозначения те же, что и на рис. 1

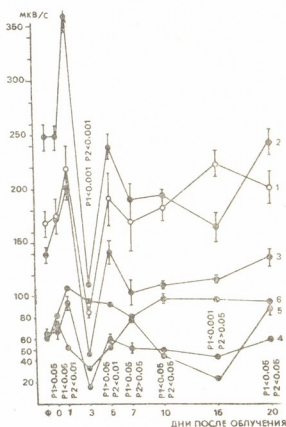


Рис. 4. Динамика изменений ритмики биоэлектрической активности мезенцефалической ретикулярной формации до ( $\Phi$ ) и на разных этапах после локального облучения головы кроликов в дозе 800 P. Обозначения те же, что и на рис. 1

В гипоталамусе (рис. 3) таких резких начальных изменений, как это имеет место в коре и гиппокампе, не наблюдается. Вместе с этим общий характер изменений сходен с изменениями ритмики в гиппокампе, но в отличие от нее в конце наблюдения имеет место общее увеличение абсолютных значений всех ритмов по сравнению с фоном за исключением  $\sigma$ -составляющей. К тому же на 15—20 день структура ритмики достоверно отличается от фоновой структуры ( $p_1 < 0,05$ ), тогда как в течение пяти дней после облучения головы достоверных ее изменений не происходит ( $p_1 > 0,05$ ). Если наше допущение о значении гормонального статуса в характерных изменениях электрической активности гипоталамуса при общем облучении является верным [1], то приходится констатировать, что при изолированном облучении головы эти изменения незначительны.

В мезенцефалической ретикулярной формации (рис. 4) сразу после облучения головы, хоть и возрастают абсолютные значения  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -ритмов, структура ритмики по непараметрическому критерию  $\chi^2$  не из-

меняется. Резко выраженные количественные и качественные сдвиги выявляются лишь на 2—3 день после облучения. Сначала резко возрастают все ритмы, за исключением  $\beta$ -ритма, который достоверно уменьшается к этому времени, а затем, на фоне продолжающегося уменьшения  $\beta$ -ритма, резко уменьшаются все ритмы. На данном этапе структуры ритмики в различных отделах мозга не только достоверно отличаются от фоновой, но и между собой. Дальнейший ход изменений ритмики МРФ во многом напоминает картину гиппокампальных сдвигов.

Таким образом, в отличие от общего облучения, локальное облучение головы в той же дозе вызывает не раннюю депрессию биоэлектрических процессов с атипичной десинхронизацией и тенденцией восстановления исходной картины в течение первых 3-х дней пострadiационного наблюдения, а резкое увеличение амплитудных характеристик всех или почти все ритмов в течение первого дня со столь же резким угнетением суммарного электрогенеза на 3-й день после облучения, особенно в коре, гиппокампе и МРФ, тогда как в заднем гипоталамусе начальные изменения ритмики менее выражены. Вместо селективной депрессии  $\Delta$ -активности в коре и предрасположенности к судорогам в период разгара ЛБ при тотальном облучении, локальное воздействие на голову в той же дозе не вызывает склонности к развитию судорог,  $\Delta$ -активность уменьшается вместе с другими ритмами. Вместе с этим доминирующий в коре  $\Theta$ -ритм при общем облучении в период с 15 по 20 день при облучении только головы угнетен более чем в 2 раза, в гиппокампе не наблюдается увеличения веретеного ритма ( $\sigma$ ), а главное, очень резко увеличены высокочастотные составляющие  $\beta$ - и  $\gamma$ -диапазонов.

Аналогичное сравнение изменений ритмики в гиппокампе не выявило характерного для общего облучения прогрессирующего угнетения  $\Theta$ -ритма, к тому же общий характер изменений при облучении головы проявляет внешнее сходство с таковыми в коре. Однако ритмика коры характеризуется активацией  $\beta$ - $\gamma$ -ритмов, тогда как в гиппокампе доминируют низкочастотные  $\Delta$ - и  $\Theta$ -ритмы. Даже через 20 дней после облучения головы удельное распределение ритмов по критерию  $\chi^2$  достоверно отличается от фона ( $p < 0,05$ ).

В поздних стадиях наблюдения (15—20 день) как при общем, так и локальном облучении головы наблюдается общее увеличение электрогенеза в ЗГ, главным образом за счет низкочастотных  $\Delta$ - и  $\Theta$ -составляющих. Но если при тотальном облучении они имеют примерно такие же значения, как и в контрольных опытах, при облучении головы увеличены и другие частотные составляющие, кроме  $\sigma$ -ритма. Особенно резко возрастает  $\alpha$ -активность (более чем в 2 раза); что же касается РФ, то в отношении  $\alpha$ -ритма здесь наблюдается обратная картина: при общем облучении резко увеличена  $\alpha$ -активность, тогда как при облучении головы она несколько меньше, чем в контроле и исходном состоянии.

Из вышеизложенного видно, что локальное облучение головы в дозе 800 Р вызывает начальную общую активацию электрогенеза в изучаемых структурах с последующей резко выраженной депрессией к третьему дню. При общем же облучении депрессия суммарной активности выявляется уже сразу после облучения. Отсутствие характерной для большинства радиобиологических эффектов двухфазной реакции при тотальном облучении и хорошая выраженность этого эффекта при облучении головы позволяет предположить, что в первом случае доминируют реакции, обусловленные облучением туловища животного и общесоматическими сдвигами, тогда как во втором случае доминирует эффект прямого воздействия радиации на мозг. Более де-

тально этот вопрос будет рассмотрен в последующих публикациях, в частности, в работе, посвященной изолированному облучению только туловища при экранировании головы животных.

### ЛИТЕРАТУРА

1. Надарейшвили К. Ш., Фейгин Г. В., Сандодзе В. Я., Кордадзе Р. Н. Изв. АН ГССР, сер. биол., 5, 6, 560—574, 1979.
2. Надарейшвили К. Ш., Кикиадзе Н. И., Васадзе Г. Ш., Кутателадзе М. Г., Кахиани Э. Д., Сандодзе В. Я. В сб.: Вопросы биологической и медицинской техники (Труды БМТО Грузии), 1, 1972, 173—203.
3. Надарейшвили К. Ш., Фейгин Г. В., Сандодзе В. Я., Алибеков А. Ф., Кахиани Э. Д. В сб.: Вопросы биологической и медицинской техники (Труды БМТО Грузии), 4, 1978, 246—259.

### დიდი ტვინის ბიოკომპენსაციების რიტმიკის ცვლილებები რენტგენის სხივებით ბრძვების თავის მინიმალური სასიკვდილო დოზებით დასხივების შედეგად

ბ. ფიგინი, ა. ნადარეიშვილი

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

### რ ე ზ ი უ მ ე

ქრონიკულ ცდებში, ელექტრონული გამომთვლელი მანქანისა და სისშირებრივი ანალიზის ავტომატური სისტემის გამოყენებით, შესწავლილ იქნა სომატოსენსორული ქერქის, პიპოკამპის, უკანა პიპოთალამუსისა და მეზენცეფალური ბაღებრივი ფორმაციის ბიოპოტენციალების რიტმიკის ცვლილებები ბრძვების თავის 800 რ დოზით დასხივების შემდეგ, პასიური სიფხიზლის პირობებში. გამოირკვა, რომ ამგვარი დასხივების შემდეგ, პირველ და მეორე დღეს, შესწავლილ სტრუქტურათა ბიოელექტრული აქტივობა მკვეთრად არის გაზრდილი, თუმცა ამ აქტივობის სისშირის მახასიათებლები უცვლელი რჩება. დასხივებიდან მესამე დღეს ყველა ამ სტრუქტურაში ელექტრული აქტივობა დაკნინებულია და სისშირის მახასიათებლებიც შესამჩნევად არის შეცვლილი.

ზოგადი დასხივების შედეგებისგან განსხვავებით, როცა სხივური დაავადების მწვავე ფაზაში, თეტა-რიტმის დებრესიის ფონზე, დიდი ტვინის ქერქში აშკარად ჩანს კრუნჩხვებისადმი მიდრეკილება, თავის იზოლირებულად დასხივება არ იწვევს მგრძნობელობის აღმატებას წვეტილი ფოტო- და ფონოსტიმულაციისადმი. ეს დაკვირვება და სხვა ფაქტები გვიკარნახებს, რომ ზოგადი დასხივების შემდეგ დომინირებენ ისეთი ბიოელექტრული რეაქციები, რომლებიც ზოგად-სომატური და ვეგეტატიური ძვრებით არიან გამოწვეულნი, ხოლო თავის იზოლირებულად დასხივება იწვევს რადიობიოლოგიური ეფექტებისთვის დამახასიათებელ ჩვეულებრივ ორფაზიან (აქტივაცია-დებრესია) რეაქციას — რადიაციის უშუალოდ დიდ ტვინზე ზემოქმედების გამო.



# THE CHANGE OF BRAIN BIOPOTENTIAL RHYTHMICAL PATTERN DURING X-RAY HEAD IRRADIATION OF RABBITS IN MINIMAL LETHAL DOSES

G. V. FEIGIN, K. SH. NADAREISHVILI

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

## S u m m a r y

In chronic experiments with the help of computerized and automatic system of frequency analysis the biopotential changes in somatosensory cortex, hippocampus, lateral hypothalamus and mesencephalic reticular formation were studied in the state of passive wakefulness. During the isolated X-ray irradiation of the head in the doses of 800 R the background bioelectrical activity of the mentioned structures appeared to increase sharply on the first and the second day after the irradiation with no statistically significant changes in the rhythm distribution. On the third day onsets a drastic depression of electrogenesis of all the structures with significant changes in frequency distribution. In contrast to the total irradiation, when there is a tendency to convulsions, against the background of selective depression of delta-rhythm in the cortex, during head irradiation in the corresponding period no hypersensitivity to intermittent photo- and sound stimulation is observed. This and a number of other facts indicate that during total irradiation dominate the bioelectrical potentials evoked by general somatic and vegetative changes, whereas during the head exposure hiphasic reaction caused by the direct irradiation of the brain is observed.



УДК 547.963.3

БИОФИЗИКА

## ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ РАСТВОРИТЕЛЕЙ И ДВУХВАЛЕНТНЫХ КАТИОНОВ НА ПЛАВЛЕНИЕ КОМПЛЕКСОВ ДНК-ГИСТОН HI

Л. М. Шеварднадзе, М. М. Заалишвили

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

Поступила в редакцию 5.5.1978

Кривые тепловой денатурации комплексов ДНК-гистон HI имеют двухфазный характер с низкой  $T_m$  и высокой  $T_m^1$  температурами плавления, соответствующими плавлению свободных и связанных с гистонами областей ДНК. Этанол сильнее понижает  $T_m^1$  по сравнению с  $T_m$ , что, возможно, указывает на существование неполярных взаимодействий между гистонами HI и ДНК. С увеличением концентрации этанола изменение  $T_m^1$  становится менее зависимым от ионной силы раствора по сравнению с изменением  $T_m$ , что объясняется эффективной защитой фосфатов ДНК основными амниокислотными остатками гистона HI. Последнее подтверждается также изучением плавления комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевых растворителях. С добавлением ионов  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$  первая полоса плавления комплекса ДНК-гистон HI смещается в область более высоких температур, в то время как интервал плавления второй полосы перехода остается неизменным. Это согласуется с предположением, что двухвалентные катионы взаимодействуют только со свободными от гистона HI участками ДНК и изменяют их термостабильность.

Изучение степени и природы взаимодействия ДНК с гистонами, а также с ионами двухвалентных металлов представляет в настоящее время предмет интенсивных исследований. Одним из методов изучения этих взаимодействий является исследование тепловой денатурации нуклеопротеидных комплексов [6, 12, 16—19, 21, 23, 25]. Связываясь с ДНК, гистоны вызывают локальную стабилизацию структуры ДНК. Степень и сила этой стабилизации оцениваются из кривых плавления. Ионы металлов, присутствующие почти во всех биологических системах, связываются с молекулой ДНК и изменяют стабильность ее структуры [20]. Они являются интегральной частью нативного хроматина и поэтому, несомненно, играют важную роль не только в стабильности дезоксирибонуклеопротеидов, но, вероятно, и во взаимодействии гистонов с ДНК [7, 14, 18, 24]. Однако природа сил, стабилизирующих структуру хроматина, а также роль двухвалентных катионов в системе ДНК-гистон-металл в настоящее время представляются дискуссионными. Кроме того, практически не изучена роль растворителя в вышеуказанных взаимодействиях. В то же время известно, что органические растворители с низкой диэлектрической проницаемостью способствуют разрушению гидрофобных и усилению электростатических взаимодействий, влияют на структуру растворителя и на реакционную способность ионов [2, 4, 9, 15]. Поэтому изучение их влияния на конформацию макромолекулы позволяет судить о природе сил, стабилизирующих ее структуру.



Нами были проведены спектрофотометрические исследования влияния ионов  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$  на тепловую денатурацию реконструированных комплексов ДНК-гистон H1 в водно-этаноловых и водно-глицерольных растворителях.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В экспериментах использовалась переосажденная этиловым спиртом ДНК из селезенки крупного рогатого скота (Олайнский завод химреактивов). Конечный препарат ДНК характеризовался молярным коэффициентом экстинкции  $E=6500$  и молекулярным весом —  $10^6$ .

В опытах использовалась богатая лизином фракция гистона H1 (Sigma chemical company, USA).

Реконструированный комплекс ДНК-гистон H1 получали методом ступенчатого диализа [10]. Конечную стадию диализа проводили против  $10^{-2}$  М NaCl, pH 5,7 в течение 18 ч. Полученный раствор центрифугировали 30 мин при 6000 г, после чего в супернатанте определяли весовые концентрации ДНК и белка.

Количество ДНК определяли спектрофотометрически, принимая  $OP_{260}$  для 1 мг ДНК в мл равной 21 [22]. Содержание белка в комплексе определяли по Лоури [13]. Химически чистые соли двухвалентных металлов растворяли в бидистиллированной воде и их концентрацию определяли методом комплексометрического титрования. Перед употреблением этиловый спирт и этиленгликоль тщательно очищали.

Исследуемые растворы получали смешиванием исходных растворов комплекса ДНК-гистон H1, растворов солей двухвалентных металлов и органических растворителей до необходимых конечных условий и последующим инкубированием в течение 2—3 часов. Органические растворители добавляли каплями при непрерывном перемешивании. Все процедуры проводили при 0—4°C. Значения диэлектрических постоянных используемых растворов лежат в интервале 50—80 [1].

Плавление препаратов производили в кварцевых 1 см кюветах, помещенных в медный блок, нагреваемый термостатом E-149. Изменение оптической плотности при 260 нм в процессе нагревания регистрировали на спектрофотометре Specord UV—VIS (Carl Zeiss, Jena, DDR) и автоматически записывали как функцию температуры, измеряемой медь-константановой термопарой. Скорость нагревания образцов во всех случаях — 1 град/мин. Для оценки вклада светорассеивания из-за агрегации нуклеопротеидных комплексов во время плавления периодически измеряли поглощение в области 320—360 нм, и если «мутность» появлялась, то вклад светорассеивания в измеряемую абсорбцию образца при 260 нм находили путем экстраполяции [3].

Во всех образцах, подвергающихся тепловой денатурации, концентрация ДНК составляла 30—35 мкг/мл, а весовое отношение гистон H1/ДНК=0,5. Графики кривых плавления даются в виде зависимости гиперхромности  $H_{260}$  (поглощение при T°C/поглощение при 25°C) и ее первой производной ( $dH_{260}/dt$ ) от температуры. Производную гиперхромности измеряли через каждые 2°C по формуле [11]:

$$\frac{dH_{260}(t)}{dt} = \frac{H_{260}(t+1) - H_{260}(t-1)}{2}$$

Кривые тепловой денатурации комплексов ДНК-гистон имеют двух-фазный характер с низкой  $T_m$  и высокой  $T_m$  температурами плавления, соответствующими плавлению свободных и связанных с гистонами областей ДНК. На рис. 1 показано влияние органических растворителей на плавление комплекса ДНК-гистон HI.

Плавление нуклеогистонового комплекса в водном растворе выявляет две основные полосы плавления, первая в области температур  $50-80^\circ\text{C}$  и вторая —  $80-100^\circ\text{C}$ , к тому же для последней характерно присутствие двух пиков. Возможное объяснение появления этих пиков изучали Ван и Ансевич [23]. При плавлении комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевом растворителе (рис. 1а) кривая плавления смещается параллельно в низкотемпературную область, а отдельные пики плавления выявляются яснее, так что в 40%-ном гликоле переход уже явно имеет трехфазный характер. Что касается плавления комплекса ДНК-гистон HI в водно-этаноловом растворителе (рис. 1б), то в 25%-ном этаноле кривая плавления сохраняет двухфазный характер перехода спираль — клубок, а в 50%-ном этаноле двухфазность почти исчезает. Следует отметить, что плавление комплексов в водно-этаноловых растворителях становится более кооперативным.

На рис. 2 и в табл. 1 представлены результаты тепловой денатурации комплексов ДНК-гистон HI в водно-гликолевых и водно-этаноловых растворителях при различной ионной силе раствора. В обоих растворителях с повышением концентрации органических растворителей понижаются температуры плавления первой,  $T_m$  и второй,  $T_m'$  полосы перехода. В этаноле заметное изменение  $T_m$  и  $T_m'$  происходит при низких концентрациях спирта, к тому же  $T_m'$  понижается сильнее, чем  $T_m$ . С увеличением содержания этанола в растворе зависимость  $T_m$  и  $T_m'$  от ионной силы уменьшается, но в случае  $T_m$  оно более выражено, что, вероятно, вызвано интенсивным присоединением ионов к фосфатам ДНК [9].

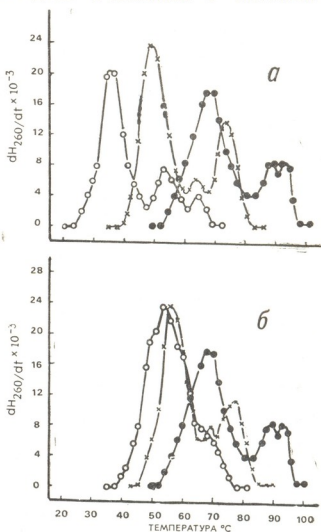


Рис. 1. Производные кривые плавления комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевом (а) и водно-этаноловом (б) растворителях. Концентрации гликоля и этанола в растворе выражаются в объемных процентах: а — 0 (—); 20 (—X—); 40 (—○—) и (б) — 0 (—); 25 (—X—); 50 (—○—). Плавление проводилось в  $10^{-2}$  М NaCl pH 5,7.

При плавлении комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевом растворе  $T_m$  и  $T_m^1$  с повышением концентрации гликоля понижаются одинаково. Характер зависимости изменения  $T_m$  и  $T_m^1$  от ионной силы в 20%-ном гликоле аналогичен рассмотренному выше. А в

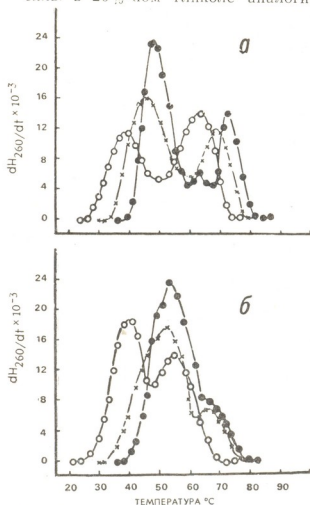


Рис. 2. Производные кривые плавления комплекса ДНК-гистон HI в 20%-ном гликоле (а) и 50%-ном этаноле (б) при различной ионной силе раствора. Молярная концентрация NaCl в растворе  $10^{-2}$  (—○—);  $5 \cdot 10^{-3}$  (—×—);  $7,5 \cdot 10^{-4}$  (—○—), pH 5,7

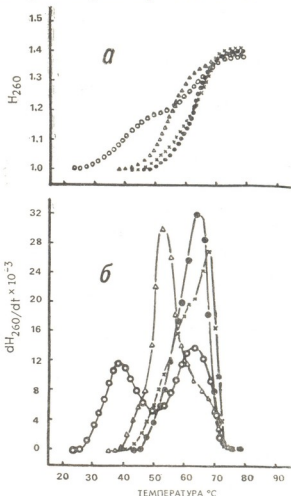


Рис. 3. Интегральные (а) и производные (б) кривые плавления комплекса ДНК-гистон HI в 20%-ном гликоле,  $7,5 \cdot 10^{-4}$  M NaCl, pH 5,7 (—○—) и в присутствии ионов  $Mg^{2+}$  (—×—);  $Ca^{2+}$  (—○—) и  $Mn^{2+}$  (—△—). Концентрация двухвалентных ионов в растворе составляла  $5 \cdot 10^{-5}$  M

40%-ном гликоле дестабилизация комплекса ДНК-гистон HI усиливается с понижением ионной силы раствора и при  $7,5 \cdot 10^{-4}$  M NaCl комплекс почти полностью денатурируется при комнатной температуре.

Добавление двухвалентных катионов значительно изменяет форму кривой плавления комплекса ДНК-гистон HI. На рис. 3 и 4 показаны интегральные и производные кривые плавления комплекса ДНК-гистон HI в 20%-ном этиленгликоле и в 50%-ном этаноле при концентрации NaCl  $10^{-3}$  M в присутствии ионов  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$ . Видно, что в 20%-ном гликоле добавление ионов  $Mg^{2+}$  и  $Ca^{2+}$  приводит к однофазному характеру плавления, в присутствии же ионов  $Mn^{2+}$  кривая плавления имеет плечо в области 60—70°C (рис. 3). Добавление ионов  $Mg^{2+}$  и  $Ca^{2+}$  к ком-

плексу ДНК-гистон HI в 50%-ном этаноле дает кривые плавления, которые по форме напоминают переход в отсутствие ионов, но выявляют значительное понижение гиперхромности (рис. 4). Добавление

Таблица 1

Температуры плавления первой  $T_m$  и второй  $T_m^1$  полосы плавления комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевых и водно-этанольных растворителях при разной ионной силе раствора

Концентрация NaCl в растворе M	Растворитель	$T_m$			$T_m^1$		
	Глицерин (объем, %)	0	20	40	0	20	40
$7,5 \cdot 10^{-2}$	Глицерин (объем, %)	49	39	—	75	64	—
$5 \cdot 10^{-3}$		61	45	30	85	68	50
$1 \cdot 10^{-2}$		68	48	35	90	70	57
	Этанол (объем, %)	0	25	50	0	25	50
$7,5 \cdot 10^{-4}$		49	42	41	75	65	55
$5 \cdot 10^{-3}$		61	—	50	85	—	65
$1, 10^{-2}$		68	56	53	90	75	66

ионов  $Mn^{2+}$  вызывает сильную агрегацию комплекса во время плавления и поэтому не рассматривается. Отметим, что плавление комплекса ДНК-гистон HI в присутствии двухвалентных катионов во всех случаях протекает более кооперативно.

Повышение ионной силы раствора уменьшает стабилизирующее действие двухвалентных ионов [8] и плавление комплекса ДНК-гистон HI в  $10^{-2}M$  NaCl в присутствии ионов сохраняет вид перехода, характерный для плавления комплекса в отсутствие ионов. В частности, из рис. 5 видно, что при плавлении комплекса ДНК-гистон HI в водно-гликолевом растворителе в присутствии ионов  $Mg^{2+}$  сохраняется двухфазность перехода: плавление первой полосы смещается в область высоких температур, а вторая полоса остается в том же температурном интервале. Аналогичная картина наблюдается и во время плавления комплекса ДНК-гистон HI в присутствии ионов  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$ . Надо отметить, что двухпиковый вид второй полосы плавления исчезает при добавлении ионов.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Основываясь на свойствах органических растворителей (в частности этанола и этиленгликоля), можно указать два возможных пути их воздействия на конформацию комплекса ДНК-гистон HI. С одной стороны, они разрушают гидрофобные взаимодействия, поддерживающие нативную структуру молекулы, а с другой — влияют на ассоциацию противоионов с фосфатными группами ДНК, стабилизируя тем самым структуру ДНК. Чем полярнее растворитель, тем больше степень диссоциации и тем больше соли требуется для подавления дестабилизирующего электростатического эффекта. В этаноле нейтрализация заряда присоединением ионов происходит более интенсивно, чем в этиленгликоле. Было показано [9], что для спиртов  $1-5 \cdot 10^{-3} M$  соли значительно уменьшает электростатическую дестабилизацию и в дан-

ных условиях сильнее выявляется денатурирующая способность этанола.

Понижение ионной силы существенно не изменяет присущее действие этанола, но оно маскируется усилением электростатического дестабилизирующего эффекта.

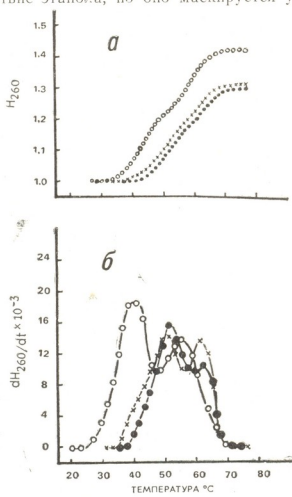


Рис. 4. Интегральные (а) и производные (б) кривые плавления комплекса ДНК-гистон Н1 в 50%-ном этаноле,  $7,5 \cdot 10^{-4}$  М NaCl, рН 5,7 (—○—) и в присутствии ионов  $Mg^{2+}$  (—●—) и  $Ca^{2+}$  (—×—). Концентрация двухвалентных ионов в растворе составляла  $5 \cdot 10^{-5}$  М

Из полученных нами результатов следует, что во время плавления комплекса ДНК-гистон Н1 в водно-этаноловом растворителе сильнее понижается температура плавления второй полосы перехода  $T_m$ , что предполагает существование неполярных взаимодействий между гистон Н1 и

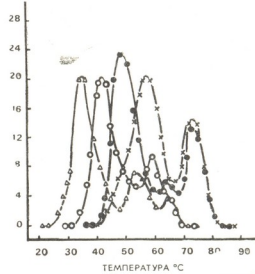


Рис. 5. Производные кривые плавления комплекса ДНК-гистон Н1. Плавление проводилось в: 20%-ном гликоле,  $10^{-2}$  М NaCl, рН 5,7 (—○—); 40%-ном гликоле,  $10^{-2}$  М NaCl, рН 5,7 (—△—); 20%-ном гликоле,  $10^{-2}$  М NaCl,  $5 \cdot 10^{-5}$  М  $MgCl_2$ , рН 5,7 (—×—); 40%-ном гликоле,  $10^{-2}$  М NaCl,  $5 \cdot 10^{-5}$  М  $MgCl_2$ , рН 5,7 (—○—)

ДНК. С увеличением концентрации спирта зависимость изменений  $T_m$  от ионной силы раствора меньше по сравнению с изменением  $T_m$ , что указывает на эффективную защиту фосфатов ДНК основными аминокислотными остатками гистона Н1. Этим же можно объяснить и более явное разделение двух полос плавления комплекса ДНК-гистон Н1 в 50%-ном этаноле с понижением ионной силы раствора (рис. 2б).

Этиленгликоль более слабо разрушает гидрофобные силы, чем этанол [9], но для нейтрализации электростатического отталкивания между фосфатами ДНК в водно-гликолевом растворителе требуется больше соли. Поэтому присущая дестабилизирующая способность этиленгликоля не компенсируется уменьшением электростатической дестабилизации в той же степени, как это наблюдается в этанольном растворителе. Этим можно объяснить наблюдаемое нами параллельное смещение кривых плавления комплексов ДНК-гистон Н1 в водно-

гликолевых растворителях: дестабилизация областей ДНК, связанных с гистоном H1, из-за разрушения гидрофобных взаимодействий, становится сравнимой с дестабилизацией свободных от гистона H1 частей ДНК. Это еще раз подтверждает эффективную нейтрализацию отрицательных зарядов фосфатных групп ДНК сетью положительного заряда гистона H1. В 40%-ном гликоле дестабилизация комплекса ДНК-гистон H1 усиливается с понижением ионной силы раствора, что, возможно, объясняется тем, что с увеличением содержания гликоля в растворе ее дестабилизирующее действие повышается интенсивнее, чем эффект подавления электростатической дестабилизации.

$Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  и  $Mn^{2+}$ , как противоионы для ДНК фосфатов, стабилизируют свободную ДНК в растворах по отношению к тепловой денатурации. Полученные нами данные показывают, что при плавлении комплексов ДНК-гистон H1 в присутствии этих ионов значительные превращения претерпевает первая полоса перехода — с добавлением ионов она смещается в область более высоких температур (рис. 3, 4, 5). Интервал температур плавления второй полосы перехода при этом остается неизменным. Это особенно ярко выражено при плавлении комплекса ДНК-гистон H1 при высокой ионной силе раствора (рис. 5), когда стабилизирующее действие ионов понижено. Это подтверждает наше предположение, что двухвалентные катионы взаимодействуют только со свободными от гистона H1 участками ДНК и изменяют их термостабильность [5].

Понижение гиперхромности при плавлении комплексов ДНК-гистон H1 в 50%-ном этаноле в присутствии двухвалентных катионов можно объяснить частичной денатурацией комплекса, на что указывает увеличение поглощения при 260 нм в спектрах комплексов после добавления ионов. Другим возможным объяснением этого явления может быть агрегация комплексов ДНК-гистон H1. При плавлении комплексов агрегация повышалась и катионы по эффективности располагаются в следующей последовательности:  $Mn^{2+} > Ca^{2+} > Mg^{2+}$ . Агрегация в присутствии ионов  $Mn^{2+}$  настолько сильна, что целиком искажается рисунок плавления, а в присутствии  $Mg^{2+}$  агрегация ничтожна (увеличение поглощения при 320 нм не больше чем 0,02).

Двухпиковый характер второй полосы плавления комплекса ДНК-гистон H1 при высокой ионной силе раствора объясняется существованием по крайней мере двух видов взаимодействий гистона H1 с ДНК, которые различаются способностью образования электростатических связей с ДНК [23]. Основываясь на этом предположении, можно допустить, что различие этих двух видов взаимодействия между ДНК и гистоном H1 усиливается с увеличением концентрации гликоля в растворе и исчезает с добавлением двухвалентных катионов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ахадов Я. Ю. Диэлектрические свойства бинарных растворов, «Наука», М., 1977.
2. Гегашвили Г. Р. Изв. АН ГССР, сер. биол., 2, 2, 157—162, 1976.
3. Сломин И. Я. Оптика и спектроскопия, 8, 98—107, 1960.
4. Фрисман Э. В., Веселков А. Н., Слонцкий С. В., Воробьев В. Н. ДАН СССР, 214, 2, 468—471, 1974.
5. Шевардинадзе Л. М. Изв. АН ГССР, сер. биол., 1, 5, 6, 479—484, 1975.
6. Ansevin A. T., Brown V. W. Biochem., 10, 7, 113—1142, 1971.

7. Bryan S. E., Guy A. L., Hardy K. J. *Biochem.*, **13**, 2, 313—319, 1974.
8. Dix D., Straus D. B. *Arch. Biochem. Biophys.*, **152**, 299—310, 1972.
9. Herskovits T. T. *Arch. Biochem. Biophys.*, **97**, 474—484, 1962.
10. Huang R. C. C., Bonner J., Murray K. J. *Mol. Biol.*, **8**, 54—64, 1964.
11. Li H. J., Bonner J. *Biochem.*, **10**, 8, 1461—1970, 1971.
12. Li H. J. *Biopolymers*, **12**, 287—296, 1973.
13. Lowry O. N., Rosenbrough N., Farr A., Bandall R. J. *Biol. Chem.*, **193**, 265—275, 1951.
14. Meibaum-Katzennellenbogen W., Maskos K. *Acta Biochemica Polonica*, **18**, 1, 67—75, 1971.
15. Nelson R. G., Johnson W. C. *Biochim. Biophys. Commun.*, **41**, 1, 211—216, 1970.
16. Olins P. E. *J. Mol. Biol.*, **43**, 439—640, 1960.
17. Palau J., Climent F., Aviles F. J., Morros A., Soliva M. *Biochim. Biophys. Acta*, **476**, 108—121, 1977.
18. Parzynkiewicz Z., Traganos F., Sharpless T., Melamed M. R. *J. Cell Biol.*, **68**, 1, 1—10, 1976.
19. Shih T. Y., Bonner J. *J. Mol. Biol.*, **48**, 469—487, 1970.
20. Sissoëff J., Grisvard J., Guille E. *Progr. Biophys. a. Mol. Biol.*, **31**, 165—195, 1976.
21. Staynov D. R. *Nature*, **264**, 522—525, 1976.
22. Tuan D. Y. M., Bonner J. *J. Mol. Biol.*, **45**, 59—76, 1969.
23. Van N. T., Ansevin A. T. *Biochim. Biophys. Acta*, **299**, 367—377, 1973.
24. Wagner T. E., Vandergrift V. *Biochem.*, **11**, 8, 1431—1436, 1972.
25. Yu S. S., Li H. J., Shih T. Y. *Biochem.*, **5**, 10, 2027—2034, 1976.

## ორგანული გამსხნელებისა და ორვალენტიანი იონების გავლენა დნმ-ჰისტონ H1 კომპლექსების ლობოზაზე

ლ. შვიპრაძე, მ. ზალივაძე

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

### რ ე ზ ი უ მ ე

დნმ-ჰისტონ H1 კომპლექსის სითბური დენატურაციის პროცესი ორ ფაზად მიმდინარეობს. ამ ფაზების ლობის ტემპერატურებია  $T_m^1$  და  $T_m^2$  და შეესაბამებიან ჰისტონთან დაკავშირებული და მისგან თავისუფალი უბნების ლობას. ეთანოლის დამატება იწვევს  $T_m^1$ -ის გაცილებით ძლიერ შემცირებას  $T_m^2$ -თან შედარებით, რაც ალბათ დნმ-სა და ჰისტონ H1-ს შორის არსებული ჰიდროფობული ურთიერთმოქმედებით არის გაპირობებული. ეთანოლის კონცენტრაციის გაზრდით მცირდება  $T_m^1$  და  $T_m^2$ -ის ცვლილების დამოკიდებულება ხსნარის იონურ ძალაზე.  $T_m^1$ -ისათვის ეს შემცირება შედარებით ნაკლებად არის გამოხატული, რაც აიხსნება იმით, რომ დნმ-ის ფოსფატებს ეფექტურად იცავს ჰისტონ H1-ის ფუძე ნაშთები. ამას ადასტურებს აგრეთვე დნმ-ჰისტონ H1 კომპლექსის ლობის პროცესის შესწავლა გამსხნელები წყალი-გლიკოლი.  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  და  $Mn^{2+}$  დნმ-ჰისტონ H1 კომპლექსზე დამატება იწვევს ლობის პირველი ფაზის უფრო მაღალი ტემპერატურისაკენ წანაცვლებას, ხოლო მეორე ფაზის ლობის ტემპერატურული ინტერვალი უცვლელი რჩება. ეს ფაქტი ესადაგება ჩვენს მოსაზრებას იმის თაობაზე, რომ ორვალენტიანი იონები მხოლოდ ჰისტონ H1-ისაგან თავისუფალი დნმ-ის უბნებზე მოქმედებენ და ცვლიან მათ თერმოსტაბილურობას.



## THE INFLUENCE OF ORGANIC SOLVENTS AND DIVALENT CATIONS ON MELTING OF DNA-HISTONE H1 COMPLEXES

L. M. SHEVARDNADZE, M. M. ZAALISHVILI

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

### Summary

The melting curves of DNA-histone H1 complexes have a double phase character with low melting temperature  $T_m$  and high- $T'_m$ , which correspond to melting of free and bound with histones regions of DNA. Ethanol reduces  $T'_m$  more strongly than  $T_m$ , which possibly indicates the existence of nonpolar interaction between histone H1 and DNA. When ethanol concentration is increased the change of  $T'_m$  becomes less dependent of ionic strength of solution in comparison with the change of  $T_m$ , which is explained in terms of DNA phosphate effective protection by base residues of histone H1. This is also confirmed by the investigation of DNA-histone H1 complex melting in water-glycol solvents.

By the addition of  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  ions the first melting band of DNA-histone H1 complex is displaced in the high temperature region, while the second melting band remains unchanged. This is in accordance with the supposition that divalent cations interact only with free of histone H1 regions of DNA and change their thermostability.



УДК 612.014:618.29

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

**ВЛИЯНИЕ РЕНТГЕНОВСКОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА  
ЗРИТЕЛЬНУЮ КОРУ СРЕДНЕГО МОЗГА (*TECTUM OPTICUM*)  
КУРИНОГО ЭМБРИОНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПЕРИОДА  
ЕГО РАЗВИТИЯ**

**Н. Н. Парцхаладзе**

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

Поступила в редакцию 9.1.1978

На примере гистогенеза *tectum opticum* куриного эмбриона изучался механизм наличия критического периода при воздействии рентгеновыми лучами. Куриные эмбрионы облучались в дозе 700 Р на 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8 и 13 день инкубации. Показано, что наличие критического периода гистогенеза связано с массовым разрушением медуллобластов на высоте их митотической активности (4 и 5 день инкубации куриных эмбрионов).

На основании экспериментальных данных [1, 2, 4—6, 8] известно, что существуют короткие периоды, когда отдельные системы зародыша оказываются чрезвычайно чувствительными к воздействию ионизирующего излучения, приводящему к аномалиям развития. Эти периоды получили название критических. Но, в литературе нет убедительного объяснения механизмов, обуславливающих их.

Известно, что облучение в момент критического периода гистогенеза в сублетальной и летальной дозах вызывает разрушение ранних предшественников дифференцированных клеток. На наш взгляд, необходимо выяснить с какими именно разрушенными клеточными популяциями связано наличие критического периода. Мы изучали этот вопрос на примере гистогенеза *tectum opticum* облученного куриного эмбриона.

Куриные эмбрионы облучались рентгеновыми лучами в дозе 700 Р на 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8 и 13 день инкубации. Облучение производилось на рентгеновской установке РУМ-11 при напряжении 200 кВ, силе тока 15 мА, фильтре 0,5 мм Си, фокусном расстоянии 36 см, мощности дозы 58 Р/мин. Эмбрионы извлекали из скорлупы в разное время после облучения. Головной мозг фиксировали в жидкости Карнуа и заливали в парафин. Срезы целого мозга окрашивали по методу Фельгена. Критерием повреждающего действия радиации служили морфологические изменения наружной стенки *tectum opticum*.

Исследования показали, что на 7 день инкубации яиц, спустя 3 ч после рентгеновского облучения, наблюдается массовое поражение невробластов и кровеносных сосудов. Ядра клеток пикнотические, капилляры резко расширены. Однако, благодаря восстановительным процессам, уже на второй день стенки *tectum opticum* почти не отличаются от необлученных. Другая картина поражения *tectum opticum* наблюдается, когда куриные эмбрионы облучаются на 4 и 5 день инкубации. При этом наблюдается массовый распад невробластов и медуллобластов, уменьшение их количества. В результате клеточного

дефицита на более длительный срок искажается картина строения ткани. В *tectum opticum* даже спустя 6 дней после облучения, в отличие от контроля, границы между слоями стерты, внутренняя поверхность извилистая, стенка тоньше (таблица). И, наконец, облучение в более раннем периоде развития — на 1, 2, 3 день инкубации, в отличие от 4—5-суточных эмбрионов, не нарушает нормальной картины строения *tectum opticum* (объекты изучались на 10 день инкубации).

При рентгеновском облучении плода на 13 день инкубации не наблюдается гибель клеток *tectum opticum*, но в ряде случаев имеет место поражение кровеносных сосудов, о чем свидетельствуют наличия стаз, кровоизлияний.

Таким образом, у куриного эмбриона критическим периодом гистогенеза *tectum opticum* к воздействию радиации являются 4 и 5 день инкубации.

Ставится вопрос: какова особенность развития *tectum opticum* на 4 и 5 день инкубации? Что обуславливает наличие критического периода? Как известно из литературных данных, рост и формирование среднего мозга и других отделов головного мозга вначале происходит однотипно. Мозговые пузыри имеют полости, вокруг которых располагаются в несколько рядов невροэктодермальные клетки. Медуллобласты, т. е. клетки пролиферирующего слоя (герминативный или эпендимный слой), дают начало нервным и глиальным клеткам центральной нервной системы. Первоначально каждый медуллобласт делится на две дочерние клетки. Одна из этих клеток остается в герминативном слое, а вторая, превращаясь в невробласт или спонгибласт, мигрирует из него в расположенную наружу область мозговых пузырей. Невробласты и спонгибласты постепенно дифференцируются в нервные или глиальные клетки. Незрелые нервные клетки невробластов на начальной стадии дифференциации, согласно литературным данным, высокочувствительны к воздействию рентгеновского облучения. Однако на 4 и 5 сутки количество невробластов в *tectum opticum* еще незначительно. Поэтому нельзя только лишь поражением невробластов объяснить наличие критического периода гистогенеза *tectum opticum* (на 7 день инкубации, когда признаки цитодифференциации наиболее выражены [3], наблюдается радиорезистентность невробластов).

Таблица

Показатели измерения толщины наружной стенки *tectum opticum* у облученных (700 P) и контрольных куриных эмбрионов

Возраст эмбриона к моменту облучения (от начала инкубации в сутках)	Время после облучения, сутки	Толщина стенки в мкм		Достоверность (P) разницы контроля-опыт
		опыт	контроль	
4	6	357±15	562±58	P < 0,001
5	2	145±9	529±27	P < 0,001
7	1	518±38	517±43	P > 0,5
8	2	569±25	562±58	P > 0,5

Есть все основания допустить, что массовое разрушение медуллобластов обуславливает наличие критического периода гистогенеза *tectum opticum*. Можно предположить, что массовая гибель медуллобластов на 4 и 5 день инкубации совпадает с максимальной их митотической активностью. Исследование нами митотической активности медуллобластов в *tectum opticum* подтвердило такое предположение. В этом

отделе мозга митотическая активность в процентах (исчисляется в процентах на 1000 клеток) на 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 и 9 день инкубации составляла соответственно 10, 19, 33, 37, 13, 12, 6, 0. Следовательно, частота митотического деления была максимальной на 4 и 5 день инкубации, что согласуется с данными Коллена [7]. При столь высокой митотической активности медуллобластов на 4 и 5 день инкубации, когда митозы следуют один за другим, все клетки находятся в разных периодах митотического цикла. Как известно, периоды митотического цикла, в частности периоды G<sub>1</sub>, G<sub>2</sub> и собственно митоз, высокорadioчувствительны. При одинаковом массовом разрушении невробластов и медуллобластов гибель последних более значима, так как медуллобласты дают начало почти всем клеткам центральной нервной системы.

Таким образом, наличие критического периода гистогенеза при воздействии рентгеновыми лучами в летальной дозе связано с массовым разрушением ранних предшественников дифференцированных клеток на высоте их митотической активности.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Кимельдорф Д., Хант Э. Действие ионизирующей радиации на функции нервной системы, Атомиздат, М., 1969.
2. Манина А. А. Лучевое поражение и восстановительные процессы в центральной нервной системе млекопитающих в онтогенезе, «Медицина», Л., 1964.
3. Оленев С. Н. Развивающийся мозг, «Наука», Л., 1978, 7—13.
4. Пучков В. Ф. ДАН СССР, 129, 4, 1959, 111—118.
5. Раф Р. В сб.: Механизмы радиобиологического эффекта, ИЛ, М., 1962, 5—86.
6. Светлов П. Г., Корсакова Г. Ф. В сб.: Влияние ионизирующего излучения на течение беременности, состояние плода и новорожденного, «Медицина», Л., 1960, 37—72.
7. Killen B. Z. Anat. u. Entwicklungsgeosh., 122, 388—401, 1961.
8. Russell L. B., Russell W. L. J. Cell. Comp. Phys., 43, 103—149, 1954.

## რენტგენის სხივების გავლენა განვითარების სხვადასხვა სტადიებზე მყოფი ქათმის ჩანასახების *TECTUM OPTICUM*-ზე

### ბ. ფარცხალაძე

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

### რ ე ზ ი უ მ ე

ქათმის ჩანასახის *tectum opticum*-ის ჰისტოგენეზის მაგალითზე შესწავლილ იქნა მაიონიზებული რადიაციის გავლენა თავის ტვინის ჰისტოგენეზის მიმდინარეობაზე.

ინკუბაციის 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8 და 13 დღეს ქათმის ჩანასახებს ვასხივებდით 700 რ დოზით. გამოირკვა, რომ *tectum opticum*-ის ჰისტოგენეზის კრიტიკული პერიოდის არსებობა დაკავშირებულია მედულობლასტების მასობრივ დაღუპვასთან, მათი მაქსიმალური მიტოზური აქტივობის პერიოდში (ინკუბაციის მე-4 და მე-5 დღე).



EFFECT OF X-RADIATION ON THE MIDBRAIN VISUAL CORTEX  
(*TECTUM OPTICUM*) OF CHICK EMBRYOS AT VARIOUS STAGES OF  
DEVELOPMENT

N. N. PARTSKHALADZE

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

S u m m a r y

The chick embryos underwent X-radiation on 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8 and 13 days of incubation. The dose of irradiation was 700 R.

The present investigations show that the presence of the critical stage of histogenesis of *tectum opticum* is associated with numerous destructions of medulloblasts at a height of mitotical activation (4 and 5 days of incubation of hen eggs).

## ЮБИЛЕЙНЫЕ ДАТЫ



### ВИДНЫЙ УЧЕНЫЙ И ЧУТКИЙ ДРУГ

(К 70-летию со дня рождения академика С. В. Дурмишидзе)

Известный советский биохимик Сергей Васильевич Дурмишидзе — один из лучших моих учеников. Он прошел большую научную школу. В молодости Сергей Васильевич работал под руководством академика С. П. Костычева и чл.-корр. В. С. Буткевича. В период зрелости его кураторами являлись я и академик А. Л. Курсапов.

Сергей Васильевич Дурмишидзе всегда отличался прозорливостью и пытливым умом, большим трудолюбием, редкой организаторской способностью и чутким сердцем. У него удивительное умение сплотить разных людей в один целеваяправленный коллектив. На моих глазах, благодаря его руководству, Институт виноградарства и виноделия АН Грузинской ССР из отсталого превратился в передовое научное учреждение. Научные интересы Сергея Васильевича разносторонни и широки. Его фундаментальные работы по спиртовому брожению, по химии и биохимии фенольных соединений, окислительным ферментам, в области биохимии чужеродных соединений общезвестны. Он является одним из основоположников биохимии виноградной лозы и виноделия в СССР.

За последние 20 лет ему удалось создать новое направление — ксенобиохимию растений. С. В. Дурмишидзе, выявляя биохимические основы очистки биосферы от загрязнителей растениями, разработал новую концепцию о детоксикации чужеродных соединений в растениях. Его гипотеза о метаболизме ароматических соединений в растениях, выдвинутая в 1952 году, в настоящее время общепринята.

Он всегда был надежной опорой для молодых ученых, и потому так богат учениками. Немало труда вложено им в обучение студентов. Уже 45 лет, как он ведет курсы биохимии в вузах Грузии.

Его большой неоценимой заслугой является создание Института биохимии растений в Тбилиси. Хорошая экспериментальная база, высококвалифицированные кадры, воспитанные в основном им, и оригинальное направление института ставят его в число передовых научно-исследовательских учреждений Советского Союза.



В наше время биология бурно развивается. Ученым поколения Сергея Васильевича понадобилось немало усилий, чтобы идти в ногу с новой биологической революцией. Несмотря на свою большую педагогическую, административную и общественную нагрузку, он не только усваивал новые идеи и методы, но и сам создавал их.

Сергей Васильевич всегда на высоком уровне представлял науку Советского Союза за границей. Он — один из организаторов биохимического общества страны.

Нужно хорошо знать его, чтобы иметь представление о масштабах его деятельности: о своих успехах он не любит говорить. Подкупает также его поэтическая душа, грузинское любвеобильное сердце, умение предельно ясно передавать свои мысли.

Четверть века тому назад я представил Сергея Васильевича Дурмишидзе кандидатом в члены Академии наук Грузинской ССР. Он оправдал это высокое звание ученого и организатора науки, являясь одним из руководителей Грузинской академии, сохраняя все свои человеческие достоинства. Не раз приходилось мне слышать лестные отзывы в адрес Сергея Васильевича от академиков Н. И. Мухелишвили и И. Н. Векуа, выдвинувших его на пост академика-секретаря и вице-президента.

Ему исполняется 70 лет, но он так же молод душой и полон идей и планов активного действия, как это было 35 лет назад, когда он впервые пришел к нам в Институт биохимии им. А. Н. Баха.

Я люблю Грузию, немало времени провел в научных учреждениях Западной и Восточной Грузии: в Анисеули, Телави, Тбилиси. Ведь биохимическую теорию переработки чая создавал я. Слежу за жизнью этой прекрасной республики, давнишнего друга русского народа. У меня много учеников и друзей в Грузии. Высоко ценю грузинский народ и хочу пожелать одному из его лучших представителей — Сергею Васильевичу Дурмишидзе долгих лет такой прекрасной жизни, которая подобает ему по заслугам.

Академик А. И. Опарин



**ВАЖА МИХАЙЛОВИЧ ОКУДЖАВА**  
(К 50-летию со дня рождения)

Исполнилось 50 лет одному из крупнейших советских нейрофизиологов, академику Академии наук Грузинской ССР, доктору медицинских наук, профессору Важа Михайловичу Окуджаву.

В широких кругах нейрофизиологов и неврологов всего мира он известен как блестящий экспериментатор и опытный исследователь, смело берущийся за решение сложнейших проблем. Наиболее крупных успехов В. М. Окуджава добился в области изучения нейрофизиологических механизмов эпилепсии. Им изучены тончайшие клеточные процессы корковых нейронов и пути формирования, развития, распространения и прекращения эпилептической активности. Исследования прекращения эпилептического припадка с помощью внутриклеточных микроэлектродов в свое время позволили ему сделать заключение, что одним из основных механизмов, лежащих в основе этого явления, является длительная гиперполяризация нейрона. В дальнейших работах, в которых прозодилось изучение изменений сопротивления мембраны во время гиперполяризации, а также изучение эффектов внутриклеточного изменения концентрации ионов хлора, была подтверждена правильность этого предположения.

В связи с проблемой торможения эпилептической активности значительный интерес представлял поиск тех мозговых структур или систем, активность которых обеспечивает подавление периферических и центральных проявлений эпилептического приступа. Первоначально предположение о том, что активация ромбцефалической системы, в физиологических условиях являющаяся важным компонентом в развитии парадоксальной фазы сна, обеспечивает подавление эпилептического приступа и, тем самым, в значительной степени обуславливает общую картину его конечной фазы, т. е. постиктального состояния, получило дальнейшее развитие в последующих экспериментальных исследованиях. Было высказано общее предположение, что синхронизированная активность вообще, как во время медленного сна, так и во время эпилептического приступа, при достижении определенного уровня синхронности, активирует один и тот же центральный механизм, действующий по типу отрицательной обратной связи. Совершенно естественно, что исследования такого направления имеют не только теоретическую ценность для фундаментальной нейрофизиологии, но уже приобрели важное прикладное значение.





Круг научных интересов В. М. Окуджава характеризуется необычной широтой. Об этом свидетельствуют его исследования в области общей нейрофизиологии, нейропсихологии, нейрофармакологии, биохимии, морфологии и клинической электроэнцефалографии. Им изучены механизмы активности верхушечных дендритов коры больших полушарий, феномен привыкания первичных ответов, проведен тонкий анализ различных вызванных потенциалов мозга — транс- и экстракаллозальных, специфических и неспецифических. В работах Важа Михайловича немало внимания уделяется следовым явлениям, лежащим в основе памяти. Одна из актуальнейших проблем современной нейрофизиологии — закономерности цикла бодрствование-сон, также не была обойдена вниманием В. М. Окуджава. Более того, он является руководителем Всесоюзной программы по этой проблеме.

Естественно, здесь охарактеризована лишь небольшая часть проблем нейрофизиологии и неврологии, в которые В. М. Окуджава внес существенный вклад. Он является автором более сотни печатных работ, опубликованных в виде монографий и статей как в СССР, так и за его пределами (США, ФРГ, Швеция, Югославия и др.).

Наряду с плодотворной научной деятельностью В. М. Окуджава ведет большую организаторскую и общественную работу. Он академик-секретарь Отделения физиологии и экспериментальной медицины Академии наук ГССР, Президент Грузинского общества физиологов, член редколлегий ряда советских и зарубежных научных журналов, член Международной организации по изучению мозга (ИБРО) при ЮНЕСКО.

Академик В. М. Окуджава является активным лектором и членом Президиума Грузинского республиканского общества «Знание», членом Правления Грузинского общества дружбы и культурных связей с зарубежными странами и т. д. Заслуги В. М. Окуджава по достоинству оценены партией и правительством нашей страны.

Воспитанный на идеях И. С. Бериташвили, В. В. Воронина, П. М. Сараджишвили, Важа Михайлович Окуджава ныне сам дает путевку в жизнь новому поколению кандидатов и докторов наук.

Жажда к исследовательской работе, неиссякаемая энергия, способность подмечать являющиеся, не подмеченные другими, — все эти свойства Важа Михайловича являются залогом того, что мы еще долго будем свидетелями многих блестящих научных достижений этого выдающегося ученого и человека.

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

Сдано в набор 4.1.1980; Подписано к печати 20.2.1980; Формат бумаги  
70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>; Бумага № 1; Печатных л. 8,40; Уч.-издат. л. 7,17;  
№ 09033; Тираж 1100; Заказ 50;  
Цена 70 коп.

---

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, ვუტუზოვის ქ., 19  
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19  
საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, ვუტუზოვის ქ., 19  
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

## К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

7. Фамилии цитируемых авторов следует давать в транскрипции, соответствующей тексту статьи и в оригинальной — в списке литературы. **Список литературы составляется по алфавиту**. В начале списка необходимо приводить литературу грузинским или русским шрифтом, а затем латинским. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в квадратные скобки) следует давать фамилию и инициалы авторов, название издания, затем: для **периодических** изданий — том, страницы (от и до), год; для **непериодических** — название издательства, место, год издания и страницы.

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

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

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

613/41



Цена 70 коп.

76 204