

484-8 / 2
1983



ISSN—0321—1665

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

BIOLOGICAL SERIES

ბიოლოგიის
სერია
СЕРИЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1983 N3

თბილისი • თბილი
- ТБИЛИСИ - ТОМ
TBILISI VOL.

9

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

ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 9, № 3
Том 9, № 3

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

სარედაქციო კოლეგია:

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

ლ. გაბუნია, ს. დურმიშიძე, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, გ. კანდელაკი,
კ. ნადარეიშვილი, პ. ქომეთიანი, ბ. ყურაშვილი, ნ. ძიძიშვილი, თ. ჭანიშვილი,
შ. ჭანიშვილი, ნ. ჭავჭავიძე

პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

Л. К. Габуния, Н. А. Джавахишвили, Н. Н. Дзидзишвили, С. В. Дурмишидзе,
М. М. Заалишвили, Г. В. Канделаки, П. А. КOMETIანი, Б. Е. Курашвили,
К. Ш. Надарейшвили, 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. Bekaya

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

Executive Secretary S. R. Labadze

Известия АН ГССР
Серия биологическая, 1983

Технический редактор С. А. Куртанидзе
Корректор Э. Е. Кобахидзе

Сдано в набор 18.03.83; Подписано к печати 24.06.83; Формат бумаги
70×108¹/₁₆; Бумага № 1; Печатных л. 6,3; Уч.-издат. л. 5,6;
УЭ 05356; Тираж 1000; Заказ 1302
Цена 85 коп.

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

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

СОДЕРЖАНИЕ—შინაარსი—CONTENTS

Б. И. Лутидзе. Карл Маркс о роли материального производства в развитии человека	149
ბ. ლუტიძე. კარლ მარქსი ადამიანის განვითარებაში მატერიალური წარმოების როლის შესახებ	
B. I. Lutidze. Karl Marx on the role of material production in the development of man	
Г. В. Абуладзе. Изучение эмоциональности крыс и мышей в поведенческих и фармакологических экспериментах методом «открытое поле»	156
გ. აბულაძე. ვირთაგებისა და თაგვების ემოციურობის შესწავლა ქვეყნისა და ფარმაკოლოგიურ ექსპერიმენტებში «ლია ველის» მეთოდით	
G. V. Abuladze. Study of emotionality of rats and mice in behavioral and pharmacological experiments by open-field method	
Т. В. Гловели. Сегментарное строение гиппокампа	167
თ. გლოველი. ჰიპოკამპის სეგმენტური აგებულება	
T. V. Gloveli. The lamellar organization of the hippocampus	
Р. А. Канделаки, Н. К. Тотибадзе. О прямых проекциях центрального ядра задних бугров четверохолмия кошки на кору контралатерального полушария	175
რ. კანდელაკი, ნ. კ. თთიბაძე. კატის ოთხბურთის უკანა ბორცვების ცენტრალური ბირთვის პირდაპირი პროექციები კონტრალატერალური ჰემისფეროს ქერქზე	
R. A. Kandelaki, N. K. Totibadze. On the direct projections of the inferior collicular central nucleus to the cortex of the contralateral hemisphere in cats	
Д. Г. Микеладзе, Д. Т. Дзеладзе, Н. В. Козаева. Взаимодействие кальмодулина с Mg, Ca-АТФазой синаптических мембран	179
დ. მიქელაძე, დ. ძნელაძე, ნ. კოზაევა. კალმოდულინის ურთიერთქმედება სინაფსური მემბრანების Mg, Ca-ატფაზასთან	
D. G. Mikeladze, D. T. Dzeladze, N. V. Kozaeva. Interaction of calmoduline with the synaptic membrane Mg, Ca-ATPase	
Е. И. Чхубианишвили, Т. А. Кезели, Д. В. Котаева. Исследование эпидермы листа двудомных растений в связи с половостью	184
ე. ჩხუბიანიშვილი, თ. კეზელი, დ. ვ. კოტაევა. ორსახლიანი მცენარეების ფოთლის ეპიდერმის გამოკვლევა სქესის მიხედვით	
E. I. Chkhubianishvili, T. A. Kezeli, D. V. Kotaeva. Study of leaf epidermis of dioecious plants in relation to their sex	
И. И. Шатилова. К вопросу формирования темнохвойных лесов Западного Закавказья	191
ი. შათილოვა. დასავლეთ ამიერკავკასიის მუქწიწვიანი ტყეების ფორმირების საკითხისათვის	
I. I. Shatilova. On the question of the formation of the dark-conifer forests on the Western Transcaucasus	
Ж. С. Капанадзе, М. А. Дарсавелидзе, Т. Г. Чанишвили, Д. Д. Георхелидзе, Н. К. Сакварелидзе, Т. Л. Чолокашвили, Д. А. Матоян. Сравнительное изучение морфологии наиболее распространенных в почве бактериофагов	196
ჯ. კაპანაძე, მ. დარსაველიძე, თ. ჭანიშვილი, დ. დ. გეორგელიძე, ნ. კ. საყვარელიძე, თ. ჩოლოყაშვილი, დ. მატოიანი. ნიადაგში ფართოდ გავრცელებული ბაქტერიოფაგების მორფოლოგიის შესწავლა	
Zh. S. Kapanadze, M. A. Darsavelidze, T. G. Chanishvili, D. D. Georkhelidze, N. K. Sakvarelidze, T. L. Cholokashvili, D. A. Matoyan. Comparative study on the morphology of the most distributed in soil bacteriophages	

14.5.80

კ. მარქსის სხ. საქ. სსრ
სახელმწიფო რესპუბლიკა
ბიოლოგიის ინსტიტუტი, № 1

- Э. Я. Нациашвили, Н. К. Бохуа, Н. Г. Гогинашвили, Е. Н. Ах-
вледiani, М. Ф. Зардиашвили, Н. Г. Самхарадзе. Анти-
генные свойства обработанной глутаральдегидом пупочной вены новоро-
жденных детей
- ე. ნაციაშვილი, ნ. ბოხუა, ნ. გოგინაშვილი, ე. ახვლედიანი,
მ. ზარდიაშვილი, ნ. სამხარაძე. გლუტარალდეჰიდით დამუშავებული
ახალშობილთა კიბლარის ანტიგენური თვისებები
- E. J. Natsiashvili, N. K. Bokhua, N. G. Goginashvili, E. N.
Akhvlediani, M. F. Zardiashvili, N. G. Samkharadze.
Antigenic properties of umbilical vein treated by glutaraldehyde in newborns
- М. И. Балашвили, Г. Г. Гиголашвили. О сравнительной характери-
стике ядерных и хлоропластных транскриптов листьев гороха методом
молекулярной гибридизации
- მ. ბალაშვილი, გ. გიგოლაშვილი. ბარდის ფოთლებს ბირთვული და ქლო-
როპლასტური ტრანსკრიპტების შედარებითი დახასიათება მოლეკულური ჰიბ-
რიდიზაციის მეთოდით
- M. I. Balashvili, G. G. Gigolashvili. Comparative characteristics of
nuclear and chloroplast transcripts of pea leaves by the method of molecular
hybridization

210

Краткие сообщения
მოკლე წერილები
Short communications

- З. П. Кометяни, М. Г. Векуа, З. Я. Киквидзе. Ингибиторные кати-
онные участки Na, K-АТФазной системы
- ზ. ქომეთიანი, მ. ვეკუა, ზ. კიკვიძე. Na, K-ატფაზური სისტემის კატიონთა
ინჰიბიტორული უბნები
- Z. P. Kometiani, M. G. Vekua, Z. J. Kikvidze. Inhibitory cation
binding sites of Na, K-ATPase system

214

კარლ მარქსის დაბადების 165 და
გარდაცვალებიდან 100 წლისთავი

კარლ მარქსი ადამიანის განვითარებაში მატერიალური
წარმოების როლის შესახებ

ბ. ლუტიძე

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

კარლ მარქსმა, პირველად საკაცობრიო აზროვნების ისტორიაში, გაარკვია, რომ საზოგადოებრივი ცხოვრებისა და მისი განვითარების საფუძველს მატერიალური წარმოება წარმოადგენს. ამით სრული უფლება გვაქვს განვაცხადოთ, რომ გენიალურმა მოაზროვნემ განსაზღვრა აგრეთვე მატერიალური წარმოების როლი საკუთრივ ადამიანის განვითარებაში. მანვე შეიმუშავა იდეა მთელი საზოგადოების მასშტაბით ახალი ადამიანის, ყოველმხრივ განვითარებული პიროვნების, ჩამოყალიბების ისტორიული აუცილებლობის შესახებ, რომლის ჭეშმარიტებას სულ უფრო მზარდი ძალით ადასტურებს სოციალისტური და კომუნისტური მშენებლობის პრაქტიკა.

ადამიანის, მისი ფიზიკური და გონებრივი ძალების განვითარების პრობლემამ წინამარქსისტულ აზროვნებაში თანმიმდევრულ-მეცნიერული გადაწყვეტა ვერ ჰპოვა. მისი სწორი გადაჭრა შეუძლებელიც იყო ადამიანის არსების მეცნიერულ საფუძველზე გარკვევის გარეშე, რაც თავის მხრივ წინაპირობად საკუთრივ საზოგადოების არსების, საზოგადოებრივი განვითარების კანონზომიერებათა დადგენის მოითხოვდა. მარქსამდელმა აზროვნებამ, რომელიც საერთოდ ვერ ამძლავდა საზოგადოებრივი განვითარების კანონების გაგებამდე, ბუნებრივია, ვერც ადამიანის პრობლემის მეცნიერული გადაჭრა შესძლო. იგი ემყარებოდა ისტორიის იდეა-

ლისტურ გაგებას, უგულებელყოფდა მატერიალური-წარმოებითი, ეკონომიკური ფაქტორების გადამწყვეტ მნიშვნელობას მთელი საზოგადოებისა, და, მასასადამე, თვით ადამიანთა განვითარებაში, ამასთან, საზოგადოებას, ასევე ადამიანს, განიხილავდა არსებითად მეტაფიზიკურად, ანტიისტორიულად, როგორც ერთხელ და სამუდამოდ მოცემული, უცვლელი ბუნების მქონეს, ვერ ამჩნევდა საზოგადოების ობიექტური მამოძრავებელი ძალების შინაგან და განმსაზღვრელ კავშირს პიროვნებასთან.

მეცდარი მეთოდოლოგიური ამოსავალი პრინციპები არ იძლეოდა ადამიანის განვითარების, მისი მომავლის რეალური გზების დასახვის შესაძლებლობას. მართალია, მარქსამდელი საზოგადოებრივ-პოლიტიკური აზრის ყველაზე მოწინავე წარმომადგენლებმა — სოციალისტ-უტოპისტებმა — იმთავითვე სოციალისტურ საზოგადოებას დაუკავშირეს სანუკვარი წარმოდგენა თავისუფალი, თანასწორუფლებიანი, ფიზიკურად და გონებრივად სრულყოფილი ადამიანის შესახებ, მაგრამ მათ მიერ წარმოსახულ სოციალიზმს განხორციელება არ ეწერა. მათი აზრით სოციალიზმი უნდა ყოფილიყო კაპიტალიზმის მშვიდობიანი განვითარების შედეგი, წყობილება, რომლის პრაქტიკული დამკვიდრებისათვის საკმარისი ოქნებოდა საგანმანათლებლო-პროპაგანდისტული საშუალებების გამოყენება. ამავე



საშუალებებზე ამყარებდნენ ისინი მრავალმხრივად განვითარებული ადამიანის ჩამოყალიბების იმედს.

სოციალისტ-უტოპისტების პროექტები საზოგადოებისა და ადამიანის მომავლის შესახებ დიდად იყო დაშორებული საზოგადოებრივი განვითარების კანონზომიერებათა ობიექტური მოთხოვნებისაგან, რის გამოც კაცობრიობა არ წავიდა და ვერც წავიდოდა მათ მიერ ნაჩვენები გზით.

კარლ მარქსმა თვისებრივად ახლებურად გადაჭრა საზოგადოების, ადამიანის და მათი მომავლის პრობლემა. მან ფრიდრიხ ენგელსთან ერთად მეცნიერულად დაასაბუთა კაპიტალიზმიდან კომუნისტურ გადასვლის გარდუვალობა, განსაზღვრა საზოგადოებისა და ადამიანის მომავალი განვითარების არსი და მიმართულება.

კ. მარქსის მიხედვით საზოგადოება არის პროდუქტი ადამიანთა ურთიერთმოქმედებისა, რაც ვლინდება მათი ცხოვრების წარმოებით-ეკონომიკურ, სოციალურ-პოლიტიკურ, იდეოლოგიურ და სხვა სფეროებში. ამ ურთიერთმოქმედების, პირველ რიგში, წარმოების პროცესში დამყარებული ურთიერთობის ხასიათი განსაზღვრავს საზოგადოების ბუნებას, ხოლო მისი საშუალებით ადამიანის არსებასაც. „ადამიანური არსება როდია აბსტრაქტი, რომელიც ცალკე ინდივიდში ცხოვრობს. თავის სინამდვილეში იგი საზოგადოებრივ ურთიერთობათა ერთობლიობაა“ (კ. მარქსი, ფ. ენგელსი, რჩეული ნაწერები, ტ. I, 1975, გვ. 3.).

იმისათვის, რომ მოიპოვოს არსებობისათვის აუცილებელი საშუალებები, ადამიანი, რასაკვირველია, ბუნებას მიმართავს, გარდაჰქმნის მას საკუთარი მოთხოვნილებების შესაბამისად. მაგრამ ადამიანს ადამიანად ხდის არა უბრალოდ ბუნებასთან მიმართება, არამედ ბუნებასთან მიმართება სხვა ადამიანებთან გაერთიანების მეოხებით, ე. ი. საზოგადოებრივი კავშირი, საზოგადოებრივი ურთიერთობა. ადამიანი მწარმოებელი, პრაქტიკულად ბუნებაზე ზემოქმედი არსებაა მხოლოდ სხვა ადამიანებთან საზოგადოებრივი კავშირის საფუძველზე. ადამიანები „აწარმოებენ მხოლოდ იმდენად, რამდენადაც

განსაზღვრული წესით ერთად მოქმედებენ და თავიანთ საქმიანობას ერთიმეორეზე ცვლიან; რათა აწარმოონ, ისინი შედიან განსაზღვრულ დამოკიდებულებასა და ურთიერთობაში, და მხოლოდ ამ საზოგადოებრივი დამოკიდებულებისა და ურთიერთობის ფარგლებში ხდება მათი გავლენა ბუნებაზე, ხდება წარმოება“ (კ. მარქსი, ფ. ენგელსი, რჩეული ნაწერები, ტ. I, 1975, გვ. 192—193).

ადამიანის არსების, როგორც საზოგადოებრივ ურთიერთობათა ერთობლიობის, დადგენით კ. მარქსმა საფუძველი გამოაცალა ადრინდელი ფილოსოფოსებისა და სოციოლოგების ზოგად, აბსტრაქტულ მსჯელობას ადამიანზე. მის მიერ დასაბუთებული სოციალური შემეცნების მეთოდოლოგიური პრინციპის თანახმად ადამიანი კონკრეტულ-ისტორიულად უნდა განვიხილოთ, მასში აკუმულირებული საზოგადოებრივი მიმართების გათვალისწინებით; ყოველ მოცემულ ეტაპზე ადამიანი განსაზღვრულ საზოგადოებას, ხოლო საზოგადოების შიგნით — გარკვეულ საზოგადოებრივ ჯგუფსა და ფენას მიეკუთვნება. საზოგადოების გაგებამ გასაღები მოგვცა ადამიანის გასაგებად.

კ. მარქსი ჯერ კიდევ ადრინდელ შრომებში მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ადამიანი განპირობებულია საზოგადოებაში მოქმედი ობიექტური ურთიერთობებით, რომ „ინდივიდი არის საზოგადოებრივი არსება“. ამიტომ მისი ცხოვრების გამოვლინება... არის საზოგადოებრივი ცხოვრების გამოვლინება და გამოხატულება“ (კ. მარქსი, ადრინდელი ნაწარმოებებიდან, 1956, გვ. 594, რუს.). სტატეებში პრუსიის საცენზურო ინსტრუქციის, შეშის ქურდობის საწინააღმდეგო კანონის, ებრაელთა საკითხის შესახებ და სხვ. კ. მარქსი მტკიცე ბრძოლას უცხადებდა იმდროინდელ ხელისუფალთ პიროვნებისადმი უსამართლო დამოკიდებულების გამო და, უტოპისტებისა და ანარქისტებისაგან განსხვავებით, რომლებიც ადამიანის განთავისუფლების საშუალებების ძიებაში მისი იმანენტური სამყაროს ფარგლებს არ გასცილებიან, საკითხს აყენებს სრულიად ახალ პრინციპულ საფუძველზე: რაკი „არსებული ობიექტური ურთიერთობანი წარ-



მოშობენ რომელიმე მოვლენის აუცი-
ლებლობას“ „მოქმედ პიროვნებათა ნე-
ბისყოფაში“, უნდა აღმოვაჩინოთ „საერ-
თო პირობების ძლიერი მოქმედება“
(კ. მარქსი და ფ. ენგელსი, თხზ., ტ. I, გვ.
193, 212, რუს.).

ამ თვალსაზრისის ლოგიკური გაგრძე-
ლება იყო კ. მარქსის დებულება იმის შე-
სახებზე, რომ პიროვნების გარდაქმნის აუცი-
ლებელი წინამძღვარი თვით საზოგადოე-
ბის, საზოგადოებრივ ურთიერთობათა,
„საერთო პირობების“ გარდაქმნა და გა-
ნახლებაა. „თუ ადამიანის ხასიათს გარე-
მოებანი ჰქმნიან, მაშინ საჭიროა, მაშასა-
დამე, გარემოებანი ადამიანური გავხა-
დოთ“, რათა თითოეულ ინდივიდს“ მიე-
ცეს აუცილებელი საზოგადოებრივი ას-
პარეზი მისი სასიცოცხლო ძალების გამო-
სავლენად“ (კ. მარქსი, კრიტიკული ბრძო-
ლა ფრანგული მატერიალიზმის წინააღ-
მდეგ, 1971, გვ. 8—9).

სწორედ ამიტომ მასობრივი მასშტაბით
ადამიანთა შეცვლის მაგისტრალურ მი-
მართულებად კ. მარქსმა თვით საზოგადო-
ების, საზოგადოებრივი ურთიერთობების
თვისებრივი შეცვლა დასახა. მან დაასა-
ბუთა, რომ მშრომელთა ხსნა საუკუნეობ-
რივი ჩაგვრის, უუფლებობისა და გონებ-
რივი სიბნელისაგან რეალობად იქცევა
თვით მათი ანტიადამიანური მასაზრდოე-
ბელი წყაროს — კაპიტალიზმის მოსპო-
ვისა და მის ნანგრევებზე ახალი, კომუნ-
ისტური საზოგადოების აშენების შედე-
გად. მშრომელი კაცობრიობის ამ ემანსი-
პაციის მისია პროლეტარიატმა უნდა შეა-
სრულოს — ყველაზე პროგრესულმა და
რევოლუციურმა კლასმა ისტორიაში, სხვა
ჩაგრულ მასებთან კავშირში. მან ძლევა-
მოსილი სოციალისტური რევოლუციის
საფუძველზე უნდა დაამზოს ექსპლოატა-
ტორთა ბატონობა, მოიპოვოს პოლიტიკურ-
ი ძალა-უფლება და შექმნას ყველა სა-
ჭირო ეკონომიკური და სოციალური პი-
რობა საზოგადოების წევრთა თავისუფა-
ლი და ყოველმხრივი განვითარებისა-
თვის. ნაშრომში „გერმანული იდეოლო-
გია“ აღნიშნულია, რომ „კომუნისტური
შეგნების როგორც მასობრივი წარმოშო-
ბისათვის, ისე თვით მიზნის მიღწევისა-
თვის აუცილებელია ადამიანთა მასობრი-

ვი შეცვლა, რაც შესაძლებელია მხო-
ლოდ პრაქტიკულ მოძრაობაში, რევოლუ-
ციაში“ (კ. მარქსი, ფ. ენგელსი, რჩეული
ნაწერები, ტ. I, 1975 წ., გვ. 38).

კარლ მარქსის მოძღვრებით დასახულ
გზას მტკიცედ გაჰყვა კაცობრიობის მნი-
შვნელოვანი ნაწილი, სულ უფრო ფარ-
თოვდება სამყაროს რევოლუციური გარ-
დაქმნისათვის მებრძოლი ხალხების რი-
გები. ეს გზა, მაშასადამე, არა მარტო სა-
ზოგადოების, არამედ თვით ადამიანის
გარდაქმნის გზაცაა. როგორც შემდგომში
ვ. ი. ლენინი მიუთითებდა, სოციალური
რევოლუცია და წარმოების სოციალის-
ტური ორგანიზაცია აუცილებელია საზო-
გადოების „ყველა წევრის სრული კე-
თილდებობისა და თავისუფალი, ყოველ-
მხრივი განვითარების უზრუნველსაყო-
ფად“ (თხზ., ტ. 6, გვ. 15).

მსოფლიო-ისტორიული მნიშვნელობის
ეს გარდატეხა მთელი საზოგადოებისა და
თვით ადამიანების განვითარებაში ოქ-
ტომბრის ერთ-ერთი უდიდესი მონაპოვა-
რია. საბჭოთა ადამიანი — თავისი ქვეყნის
ბატონ-მატრონია, სოციალისტური საზო-
გადოების თავისუფალი და თანასწორუფ-
ლებიანი წევრია, პიროვნებაა, რომლის
ფიზიკური და გონებრივი ძალების და ინ-
დივიდუური მიდრეკილებების განვითარება
მუდმივად სრულყოფადი ობიექტური და
სუბიექტური პირობებით არის განმტკი-
ცებული.

ბურჟუაზიული იდეოლოგიები ცდი-
ლობენ განეიტრალონ მარქსიზმის დია-
ლექტიკურ მემკვიდრეობითი ძალა,
მშრომელ ადამიანს დაუკარგონ იმის რწმე-
ნა, რომ მისი არსობრივი ძალების გამოვ-
ლენა და აყვავება საზოგადოების რევო-
ლუციურ გარდაქმნაზე, საზოგადოებრივი
წარმოებისა და ცხოვრების სოციალის-
ტურ ორგანიზაციანზე დამოკიდებული.
იმის გამო, რომ კ. მარქსის მიხედვით ადა-
მიანის არსებისა და მომავლის პრობლემა
საზოგადოებრივ ურთიერთობებსა და
მათს რევოლუციურ გარდაქმნას უკავ-
შირდება, ბურჟუაზიული ფილოსოფოსები
და სოციოლოგები მთავარ ყურადღებას
სწორედ ამ კავშირის უარყოფაზე ამახვი-
ლებენ. მაგალითად, ეგზისტენციალიზმი



(მ. ჰაიდგერი, კ. იასპერსი, ს. სარტრი, გ. მარსელი და სხვ.) ადამიანის არსებას საზოგადოებრივი აუცილებლობით განუპირობებელ მისსავე ყოფიერებაში, ეგზისტენციაში ეძებს. პერსონალიზმი (რ. ფლუელინგი, ვ. ბრაიტმენი და სხვ.) პიროვნებას ყოფიერების სულიერ პირველდემენტად აცხადებს. ნეთომიზმის (ე. მარტენი, ე. უილსონი, დე ფრიზი და სხვ.) თანახმად პიროვნების, როგორც თვითმოქმედი სულიერი სუბსტანციისა და სინამდვილესთან მისი მიმართების ობიექტურ საფუძვლად ღვთაებრივი ნებისყოფა გვევლინება. ფრანკფურტის სკოლის სოციალური ფილოსოფიის წარმომადგენელთა (ე. ფრომი, ჰ. მარკუზე, თ. ადორნო და სხვ.) თვალსაზრისით საზოგადოების, თანამედროვე ტექნიკური ყოფიერების ადამიანზე ზეგავლენა უარყოფილია, ადამიანს მხოლოდ მასში მთვლემარე ირაციონალური ძალები და მისწრაფებანი განაგებენ.

ადამიანის რაობის საკითხზე სხვადასხვა პასუხს იძლევიან ბურჟუაზიული ფილოსოფიური ანთროპოლოგიის წარმომადგენლები (მ. შელერი, ჰ. პლესნერი, ჰ. ლანდსბერგი და სხვ.). მაგრამ მათ შორის გარკვეული განსხვავების მიუხედავად, ბურჟუაზიული ფილოსოფოსებისა და სოციოლოგების კონცეფციებისათვის დამახასიათებელია საერთო ხაზი და საერთო მიზანდასახულება: უარპყონ კ. მარქსის ფუძემდებლური დებულება იმის შესახებ, რომ ადამიანის არსება და მისი მომავალი განვითარება საზოგადოებრივ ურთიერთობებზე, საზოგადოებრივ-წარმოებითი ფაქტორების ზემოქმედებაზეა დამოკიდებული.

ადამიანის განვითარების მარქსისტული თეორია საზოგადოებრივ ცხოვრებაში წარმოებას განმსაზღვრელ როლს მიაკუთვნებს. ადამიანი თვით არის მთავარი მწარმოებელი ძალა, ხოლო საწარმოო ძალთა და წარმოებით ურთიერთობათა განვითარება აუცილებელსა და არსებით უქუზეგააღწევას ახდენს მასზე.

თავის გენიალურ ნაშრომში — „კაპიტალი“ — კარლ მარქსი ააშკარავებს კაპიტალისტური საზოგადოების წინააღმდეგობებს, მათ შორის, წინააღმდეგობას,

რომელშიც უშუალოდ წარმოების მუშაკი ვითარდება. კაპიტალისტური მსხვილი მრეწველობის გაბატონება, ერთი მხრით, შრომის ურთულეს, ადრინდელი საზოგადოებისათვის უცნობ დანაწილებასა და სპეციალიზაციას, და შესაბამისად — წარმოების მუშაკის ვიწრო-პროფესიულ დახელოვნებას იწვევს. მეორე მხრით, იგი წარმოების მუშაკისაგან სამუშაო ფუნქციების მონაცვლეობასა და, მაშასადამე, სამისოდ საჭირო მრავალმხრივ მომზადებას მოითხოვს. „მსხვილი მრეწველობის ბუნება განაპირობებს შრომის ცვალებადობას, ფუნქციების ღენადობას, მუშის ყოველმხრივ მობილობას“ (ე. მარქსი, კაპიტალი, ტ. I, 1954, გვ. 615).

ცოცხალი საწარმოო ძალის განვითარების მრავალმხრიობა კაპიტალისტური წარმოების ობიექტური მოთხოვნაა, მისი ბუნებრივ-ისტორიული ტენდენციაა და ასეთად რჩება კაპიტალისტური წარმოებითი ურთიერთობების პირობებშიც. ეს ურთიერთობანი შეუძლებელს ხდიან წარმოების მუშაკის ფაქტობრივ მრავალმხრივობას და ამ დანაკლისის შესავსებად კიდევ მეტად აღრმავებენ შრომის ძველ დანაწილებას, რაც მუშას მანქანის დანამატად აქცევს. სწორედ ესაა საწარმოო ძალებსა და წარმოებით ურთიერთობებს შორის მწვავე წინააღმდეგობის გამოვლენის ერთ-ერთი ფორმა კაპიტალიზმის დროს.

წარმოების განვითარების იმავე ობიექტური კანონზომიერებით, რამაც პიროვნების ცალმხრივი განვითარება საკუთარი მოძრაობის კანონად აქცია, სრული უფლებით უნდა წარმოჩნდეს ინდივიდის ფიზიკური და გონებრივი უნარის ჰარმონიული მთლიანობა. მსხვილი მრეწველობა ამის მატერიალური საფუძველია. „მსხვილი მრეწველობა თავისი კატასტროფებით სიკვდილ-სიცოცხლის საკითხად ხდის იმას, რომ შრომის ცვალებადობა და ამიტომ მუშების რაც შეიძლება მეტი მრავალმხრიობა აღიარებულ იქნას საზოგადოებრივი წარმოების საყოველთაო კანონად, რომლის ნორმალურ განხორციელებას უნდა შეეგუონ ურთიერთობანი“ (იქვე, გვ. 616; ხაზგასმა ჩვენია — ბ. ლ.).



მასასადამე, ადამიანის მრავალმხრივი ნამდვილად ჰარმონიული განვითარება, უწინარეს ყოვლისა, თვით წარმოების დარგში განხორციელებული პროგრესიდან გამომდინარეობს. ამასთან, ეს პროგრესი განსაზღვრულია არა მარტო საწარმოო ძალთა ხასიათით და განვითარების დონით, არამედ მისი შესაბამისი წარმოებითი ურთიერთობებითაც. პიროვნების ყოველმხრივი, კ. მარქსის სიტყვებით რომ ითქვას „ინტეგრალური განვითარება“ შეესაბამებელია მხოლოდ სოციალისტური, კომუნისტური საზოგადოებრივი ურთიერთობების პირობებში. ამ ნიადაგზე გარდუვალია, რომ „ნაწილობრივი ინდივიდი, უბრალო მატარებელი ნაწილობრივი საზოგადოებრივი ფუნქციისა, შეცვალოს ყოველმხრივ განვითარებულმა ინდივიდმა, რომლისთვისაც სხვადასხვა საზოგადოებრივი ფუნქცია წარმოადგენს საქმიანობის ერთიმეორის შემცვლელ წესს“ (იქვე, გვ. 617).

სოციალისტური მშენებლობის პრაქტიკამ საეხეობით ცხადჰყო კ. მარქსის დებულების ცხოველყოფელი ძალა. სოციალისტური საზოგადოებრივი ურთიერთობანი თანდათანობით ფართო გასაქანს აძლევენ შრომის ცვალებადობის კანონის მოქმედებას. მეცნიერულად ორგანიზებული წარმოება სახალხო მეურნეობის ყველა დარგში, მძლავრი, მოწინავე ინდუსტრია და კოლექტივისტურ პრინციპებზე დაფუძნებული მექანიზებული სოფლის მეურნეობა, საზოგადოების მთელი მატერიალურ-ტექნიკური ბაზა კანონზომიერად წარმოშობს და ზრდის წარმოების მუშაკთა გონებრივი და ფიზიკური ძალების ყოველმხრივი განვითარების, მათი სამუშაო ფუნქციების მონაცვლეობის, შეთავსებისა და სხვა საზოგადოებრივ ფუნქციებთან ჰარმონიული კომბინირების საჭიროებას. ამ მოთხოვნის რეალიზაცია ხდება იმ პირობებში, როდესაც დამკვიდრებულია სოციალისტური საზოგადოებრივი ურთიერთობანი, რომლებიც თავისი არსის ძალით წარმოებას უქვემდებარებს უმაღლესი ღირებულების — ადამიანის, ხალხის მატერიალური და კულტურული ცხოვრების დონის განუხრელი ამაღლების ინტერესებს.

სოციალიზმის დროს შრომის ცვალებადობის კანონის მოქმედება დიდწილად ყოფს ხელს ფართო პროფილის მუშაკთა ფორმირებას, მათ მიერ მომიჯნავე პროფესიების დაუფლებისა და შრომითი ფუნქციების თავისუფალი მონაცვლეობის პროცესთა დამკვიდრებას. ამავე კანონის მოქმედების მაჩვენებელია წარმოების მუშაკთა რაციონალიზატორული და გამოგონებლობითი საქმიანობა, რომლის მასშტაბები განუხრელად იზრდება, მშრომელთა მასობრივი ჩაბმა სხვადასხვა სახეობის სწავლებაში, მათი აქტიური საზოგადოებრივი მოღვაწეობა, ფართო მონაწილეობა კულტურულ-საგანმანათლებლო, მხატვრულ, სპორტულ და სხვა სახის დონისძიებებში, რაც პიროვნების გონებრივი და ფიზიკური ძალების სრულყოფას, მისი უნარ-მძღვრეობების განვითარებას განაპირობებს.

იმ ფაქტორებს შორის, რომლებიც ობიექტურ საფუძვლად უდევს პიროვნების ყოველმხრივ განვითარებას მთელი საზოგადოების მასშტაბით, განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ძირეული ცვლილებები შრომის ხასიათსა და შინაარსში. შრომა ყოველთვის იყო და მომავალშიც იქნება საზოგადოებისა და თვით ადამიანის არსებობისა და განვითარების წყარო. როდესაც ადამიანი „გარეშე ბუნებაზე ზემოქმედებას ახდენს და ცვლის მას, იგი იმავე დროს ცვლის თავის საკუთარ ბუნებასაც. იგი ავითარებს საკუთარ ბუნებაში მთვლემარე სხვადასხვა უნარს“... (იქვე, გვ. 228).

კ. მარქსის დებულება, რომ შრომა არის როგორც საზოგადოებრივი, ისე ინდივიდური განვითარების წყარო — უცვლელ მნიშვნელობას ინარჩუნებს თანამედროვე მეცნიერულ-ტექნიკური რევოლუციის დროსაც. ამასთან, მეცნიერულ-ტექნიკური რევოლუციის შედეგად შრომის ხასიათში მომხდარი ცვლილებები მხოლოდ მაშინ ედება საფუძვლად ადამიანთა მასობრივ გარდაქმნას ყოველმხრივი განვითარების მიმართულებით, როდესაც მეცნიერებისა და ტექნიკის მონაპოვრები მთელი საზოგადოების სამსახურშია ჩაყენებული, ე. ი. როდესაც მძლავრ საწარმოო ძალებს გაშლა უხდებ-



ბათ სოციალისტურ საზოგადოებრივ ურთიერთობათა კომუნისტურ საზოგადოებრივ ურთიერთობებად გადაზრდის პირობებში.

თანამედროვე მეცნიერულ-ტექნიკური პროგრესი სოციალისტურ საზოგადოებრივ ურთიერთობათა ფარგლებში არსებითად სცვლის შრომის ხასიათს, ხოლო ამ უკანასკნელის სასიკეთო სოციალური შედეგია პიროვნების შემდგომი სრულყოფა და განვითარება.

სოციალიზმმა ადამიანის შრომით საქმიანობას, ფიზიკურ და გონებრივ შრომას თვისებრივად ახალი ეკონომიკური, სოციალური და მორალური ატმოსფერო შეუქმნა, ადამიანში განავითარა საწარმოო საქმიანობის ორივე საწყისი — როგორც გონებრივი, ისე ფიზიკური. სოციალიზმის დროს შრომის ხასიათის თვისებრივი შეცვლა წარმართება გონებრივი და ფიზიკური შრომის ორგანული გაერთიანებისაკენ უმაღლესი ტექნიკური პროგრესის ბაზაზე. საწარმოო ძალთა და წარმოებით ურთიერთობათა სრულყოფის შედეგად საზოგადოებრივი შრომის ხასიათის ძირეული წევრების დიდმნიშვნელოვანი პროცესისათვის ნიშანდობლივია: მიიმე ფიზიკური შრომის თანდათანობითი შევიწროება, ფიზიკური შრომის ინტელექტუალიზაცია, მისი გადანაცვლება მანქანებისა და მექანიზმების, მოწყობილობების მართვისა და კონტროლის დარგში. მისთვის დამახასიათებელი ხდება აგრეთვე ადამიანის თანდათანობითი გათავისუფლება არაშემოქმედებითი, მონოტონური აზრობითი სამუშაოებისაგან, გონებრივი შრომის შეთავსება ფიზიკურ შრომასთან, ფიზიკური და გონებრივი შრომის გაერთიანება პიროვნების საწარმოო საქმიანობაში.

ჩამოთვლილი მიმართულებანი შრომის ხასიათის ძირეულად შეცვლას გამოხატავენ და ობიექტურ, მატერიალურ-საწარმოო საფუძველს ამზადებენ ადამიანის ყოველმხრივი განვითარებისათვის, შრომის პირველ სასიცოცხლო მოთხოვნილებად გადაქცევისათვის.

კომუნისტური საზოგადოების მშენებლობა მეცნიერულ-ტექნიკური რევოლუციის პირობებში მიმდინარეობს. მეცნიერულ-ტექნიკური რევოლუცია თვისებრივად

რივად ახალი ეტაპია საწარმოო განვითარებაში. მეურნეობის სოციალისტური სისტემის უპირატესობებთან მისი მიღწევების ორგანულად დაკავშირება განსაკუთრებით სასიკეთო ზეგავლენას ახდენს მთავარ საწარმოო ძალაზე — ადამიანზე. რაკი თანამედროვე ეტაპზე ტექნიკური პროგრესი წარმოებისა და მეცნიერების შერწყმის გზით ხორციელდება და მეცნიერება უშუალო საწარმოო ძალად იქცა, ვასაგებია, რომ მას წარმოების მუშაობა მაღალი მეცნიერულ-ტექნიკური მომზადება შეესაბამება, იზრდება მოთხოვნები წარმოების კულტურის მიმართ, თითოეული მუშაკის ზოგადი და სპეციალური განათლების მიმართ. სწორედ ამიტომ ყოველ ახალ ნაბიჯს სოციალისტური ეკონომიკის განვითარებაში თან ახლავს სახალხო განათლების, მეცნიერებისა და კულტურის განუხრელი აღმავლობა.

სოციალიზმის დროს ქმედითი ღონისძიებები ტარდება იმისათვის, რომ მუდმივად უმჯობესდებოდეს მშრომელთა მატერიალური და კულტურული ცხოვრება, საბჭოთა ადამიანის გონებრივი და ფიზიკური ძალების ყოველმხრივი განვითარების, მის საქმიანობაში სხვადასხვა საზოგადოებრივი ფუნქციის მონაცვლეობის საპირო პირობები.

განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ერთი ძირითადი ეკონომიკური ბერკეტის — სოციალისტური განაწილებითი ურთიერთობის როლი საზოგადოების წევრთა უნარ-მადრეკილებების სრულყოფასა და განვითარებაში. სოციალისტური განაწილების პრინციპი: „თითოეულისაგან — უნარის მიხედვით, თითოეულს — შრომის მიხედვით“ დიდად უწყობს ხელს მუშაობა მატერიალური და მორალური სტიმულების შეხამებას, შრომითი ენთუზიაზმის დამკვიდრებას და შრომის ნაყოფიერების ამაღლებას, საშუალებას იძლევა მასობრივად გამოვლინდეს მშრომელთა ინიციატივა და ნოვატორობა, მძლავრად განვითარდეს სოციალისტური შეჯიბრება. იგი მზადებს ადამიანთა კანონიერ მისწრაფებას — ამაღლონ განათლების, კულტურის დონე, პატივი სცენ და იცავენ კომუნისტური მორალის კეთილშობილურ ნორმებს.



ამასთან, სოციალისტური განაწილება პრინციპის მოქმედების დროს, მით უმეტეს, თუ კი საზოგადოების წინაშე ეკონომიკური ხასიათის სიძნელეები წამოიჭრება, მთლიანად გამორიცხული არ არის, რომ ზოგიერთი ადამიანის შეგნებასა და ქცევაში ანტისაზოგადოებრივმა გამოვლინებებმა იჩინოს თავი, მაგრამ ეს ხდება მხოლოდ მაშინ და ადამიანთა ცხოვრების იმ რგოლებში, სადაც პიროვნებაზე საზოგადოებრივი ზემოქმედების სისტემა არ არის მაქსიმალურად გამოყენებული და სუბიექტურ ფაქტორს არ ექცევა სათანადო ყურადღება ინდივიდის ზნობრივი და მოქალაქეობრივი ფორმირების საქმეში.

როგორც ამხანაგი ი. ვ. ანდროპოვი აღნიშნავს სტატიაში „კარლ მარქსის მოძღვრება და სსრ კავშირში სოციალიზმის მშენებლობის ზოგიერთი საკითხი“, „სამწუხაროდ, ჯერ კიდევ ვხვდებით ადამიანებს, რომლებიც ცდილობენ დაუპირისპირონ თავიანთი ეგოისტური ინტერესები საზოგადოებას, მის წევრებს. სწორედ აქედან ცხადი ხდება, რაოდენ საჭიროა მუშაობა ცალკეულ პირთა აღსაზრდელად, ხოლო ზოგჯერ — ხელახლა აღსაზრდელად, სოციალისტური მართლწესრიგის, ჩვენი კოლექტივისტური თანაცხოვრების ნორმების ხელყოფის წინააღმდეგ საბრძოლველად“ (ქურნ. „საქართველოს კომუნისტი“, 1983 წ., № 3, გვ. 14).

ახალი ადამიანის ჩამოყალიბება — ესაა რთული პროცესი, რომელიც არ მიმდინარეობს თვითღინებით და სტიქიურად, მას-

ზე უდიდეს გავლენას ახდენენ სოციალისტური ფაქტორები, მათ შორის — აღზრდის მეცნიერული სისტემა. ამ უკანასკნელის შესახებ კ. მარქსი წერდა, რომ იგი არის აუცილებელი მეთოდი არა მარტო საზოგადოებრივი წარმოების გასაღივებად, არამედ „ყოველმხრივ განვითარებულ ადამიანთა შესაქმნელად“. (კ. მარქსი, კაპიტალი, 1954, ტ. I, გვ. 612).

ახალი ადამიანის, ყოველმხრივ განვითარებული პიროვნების ფორმირებაში სოციალისტური საზოგადოების საწარმო-ეკონომიკურ საფუძვლებთან ერთად დიდ როლს ასრულებენ ადამიანთა ცნობიერებაზე ზემოქმედების საზოგადოებრივ-ორგანიზაციული, პედაგოგიური და ადმინისტრაციული ხერხები და მეთოდები, შრომითი კოლექტივები, ოჯახი და ა. შ. სოციალიზმის დროს პიროვნების განვითარება კომუნიზმის მშენებელი საზოგადოების საწარმო-ეკონომიკური და სულიერი ფაქტორების მოქმედების სრული კომპლექსით არის განსაზღვრული.

ჯერ კიდევ 1856 წელს კ. მარქსი წინასწარმეტყველურად ამბობდა: „ჩვენ ვიცით, რომ საზოგადოების ახალი ძალების წასამართავად საჭიროა, რომ მათ ახალი ადამიანები დაეფულონ“ (კ. მარქსი, ფ. ენგელსი, რჩეული ნაწერები, 1975, ტ. 1, გვ. 620). სამყაროს რევოლუციური გარდაქმნის პრაქტიკამ სავსებით დაადასტურა კ. მარქსის დებულების ისტორიული სიმართლე და წარუვალი მნიშვნელობა.

Б. И. Лутидзе. Карл Маркс о роли материального производства в развитии человека

B. I. Lutidze. Karl Marx on the role of material production in the development of man

УДК 612.821.6

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ИЗУЧЕНИЕ ЭМОЦИОНАЛЬНОСТИ КРЫС И МЫШЕЙ В ПОВЕДЕНЧЕСКИХ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИХ ЭКСПЕРИМЕНТАХ МЕТОДОМ «ОТКРЫТОЕ ПОЛЕ»

Г. В. Абуладзе

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

Поступила в редакцию 25.10.1982

Приводится обзор данных об использовании метода «открытое поле» (ОП) при изучении эмоциональности крыс и мышей. Подробно описана конструкция различных ОП и порядок регистрации вегетативных и поведенческих проявлений. Анализируются данные об эмоциональности животных при первом помещении в ОП и характер габитуации оборонительного и исследовательского поведения. Показано наличие эмоциональности в зависимости от пола, генетических факторов и предварительного стрессирования. Рассмотрены эффекты нейротропных средств разной природы на вегетативные и поведенческие проявления в ОП и зависимость действия веществ от исходного уровня эмоциональности. Показана высокая информативность метода ОП в психофизиологических, а также в теоретических и прикладных фармакологических исследованиях.

Современные достижения нейробиологии неопровержимо свидетельствуют об исключительно важной роли эмоций в обучении, воспроизведении памяти, организации приспособительного поведения, а также в течении нормальных и возникновении патологических процессов в вегетативной сфере. В связи с этим большое значение имеет установление адекватных и объективных способов изучения эмоциональности в эксперименте на животных.

Одним из основных приемов оценки эмоциональности крыс и мышей является количественная регистрация элементов поведения и вегетативных проявлений в различных экспериментальных камерах, общими для которых являются большие линейные размеры по сравнению с величиной исследуемых животных. Такие камеры объединяются под названием «открытое поле». С тех пор как Халл [44, 45] в 1934 г. предложил тестировать крыс на эмоциональность в ОП этот метод получил признание и ис-

пользуется широким кругом исследователей. С его помощью изучена зависимость поведения от генетических факторов [14, 11, 23, 42, 67, 76, 81], возраста [25, 39], пола [14, 16, 20, 35, 56, 76, 82], условий индивидуального развития [10, 34, 41, 59, 71, 82], фармакологических воздействий [11, 13, 67, 73]. Проанализирована корреляция эмоциональности с физиологическими и биохимическими параметрами [8, 19, 26, 51, 60, 67, 68, 69, 70, 72, 75], выявлено значение повторных испытаний [5, 16, 56, 82], предварительного эмоционального напряжения и стресса [1, 9, 11, 12, 13, 36, 71].

Суждение об эмоциональности в ОП выносится на основе регистрации частоты дефекации и мочеиспускания, горизонтальной и вертикальной двигательной активности, очистительного или умывательного поведения. Чувствительность этих проявлений ко многим эмоциогенным воздействиям, а также возможность их количественной оценки способствовали широкому распространению метода ОП.

В настоящем обзоре рассматриваются конструктивные особенности экспериментальных камер ОП, порядок регистрации отдельных параметров в ОП и полученные этим методом в по-

веденческих и фармакологических исследованиях основные результаты, раскрывающие его возможности при оценке отрицательных эмоций.

Конструкция ОП

Камера ОП представляет собой прямоугольную или круглую площадку, ограниченную высоким непрозрачным бортом. Пол камеры расчерчивается на квадраты, если поле квадратное, и на одинаковые секторы, если поле круглое. Такое расчерчивание необходимо для подсчета горизонтальных перемещений животного.

Для крыс используются ОП размерами: 114×114 см с полом, расчерченным на 25 квадратов [17, 31]; 60×60 см, разделенный на 16 частей [73]; 45×45 см [78]. В отдельных исследованиях применяется ОП и меньших размеров $17,5 \times 20$ см [24], 23×29 см [57], что не создает все условия, необходимые для выявления эмоциональности. В прямоугольном ОП несколько искажается оценка спонтанного горизонтального передвижения, так как животные проявляют тенденцию задерживаться в углах. В этом отношении более оправдано использование кругового ОП.

В литературе описаны разнообразные круговые ОП. Стандартной считается описанная Бродхарстом [21] камера диаметром около 80 см с полом, расчерченным 18 радиусами и тремя концентрическими кругами. Подобная камера применена во многих экспериментах [19, 56, 71, 73, 82].

Однако используются поля и больших размеров, диаметром до 2,4 м, со стенкой 1,1 м. Пол такой камеры разделен пятью концентрическими окружностями и радиальными линиями на 66 секторов [47].

ОП, предназначенные для исследо-

вания поведения мышей, имеют размеры 30×30 см и разделены на 16 квадратов [11, 12] или являются круговыми сравнимой величины. Таким образом, размеры ОП, используемого в различных работах, варьируют в широких пределах, и это обстоятельство, существенно влияющее на поведение животных [73], следует иметь в виду при анализе результатов.

Обычно, для стандартизации условий, вызывающих эмоциональную реакцию, над ОП подвешивается одна или несколько осветительных ламп мощностью 100—150 Вт и несколько динамиков, помещенных в 1—1,5 м над полом ОП с общей интенсивностью звучания белого шума 70—80 дБ [2, 56, 71].

Перед началом экспериментов в течение нескольких дней животных индивидуально или группами помещают в клетки и содержат с соблюдением постоянного цикла день—ночь. В этот период животных содержат в экспериментальной комнате или приучают к транспортной клетке. При тестировании животных высаживают в центр площадки и в течение 3—5 мин регистрируют перечисленные выше параметры [17, 19, 56]. Практикуется и более длительное тестирование (20—30 мин). В этом случае общее время разбивается на 3—5-минутные промежутки [11, 12, 19]. Такая регистрация дает возможность не только наблюдать эмоциональную реакцию при помещении в ОП, но и определять процесс острого угасания этой реакции.

ИЗМЕРЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ. Двигательная активность

Одним из основных элементов поведения, количественно учитываемых в ОП, является горизонтальная двигательная активность, которая определяется по количеству пересечений линий, разделяющих пол камеры (всеми четырьмя лапами), или лучей, падающих на фотоэлементы [11, 56, 71], причем центральные отсеки считают неравно-

ценными периферическим. Это обосновано экологическими особенностями крыс и мышей: животные держатся вблизи стенок и углов, а выход в центр ОП объясняется отсутствием страха или наличием исследовательской активности [80]. Последняя может быть спровоцирована помещением в центр ОП нового индифферент-

ного или имеющего определенное эмоциогенное значение предмета, что дает возможность выявлять конкурентные взаимоотношения между исследовательской активностью и страхом [27, 82].

Метод подсчета пересечений линий адекватен для оценки горизонтальной двигательной активности, однако имеет пороговую чувствительность, т. е. если животное двигается в пределах одного отсека, такое движение не будет учтено.

Существует несколько вариантов градуальной регистрации двигательной активности, однако избирательное измерение горизонтальных перемещений связано с определенными трудностями. Один из методов, предложенный Дененбергом с сотр. [32], обеспечивает измерение абсолютной длины пройденного пути и основан на применении 4 электромеханических преобразователей, расположенных в углах квадратного пола ОП. Координаты X, Y и дистанция в последовательные кванты времени (0,1 с) вычисляются вычислительной машиной. Используются также стабилметрический, акселерометрический и сейсмографический методы оценки двигательной активности. Несмотря на отсутствие избирательной чувствительности, их применение в большинстве случаев оправдано. В частности, сейсмотатчик, кроме хождения, реагирует на вставание, дрожание и очистительное движение. Имеется согласие полученных этим методом данных с результатами визуального подсчета горизонтальной двигательной активности по пересечению линий [5]. Вероятно, это может быть следствием, с одной стороны, большей величины момента силы, возникающей при хождении животного, с другой — часто наблюдаемого параллелизма между горизонтальной и общей двигательной активностями. Легкость предварительной обработки данных, простота и доступность, возможность автоматизации проведения опытов в темноте или в отсутствии экспериментатора дают определенные преимущест-

ва сейсмографической регистрации двигательной активности в ОП.

Вторым параметром двигательной активности является вставание на задние лапы. Учитывается или количество вставаний или время, в течение которого передние лапы оторваны от пола [56, 73], причем целесообразно раздельно регистрировать вставания в центре, около стенок, а также в районе расположения предметов, вносящих новизну в обстановку ОП или вызывающих эмоциональную реакцию [38]. В связи с тем, что частота вставаний, особенно при первом тестировании, находится в прямой корреляции с интенсивностью горизонтальных перемещений, они входят в общее понятие — активность. Однако при повторных тестированиях или под действием фармакологических веществ динамика этих показателей часто расходится [49, 56, 73], что указывает на различие в мотивациях, лежащих в их основе. Вставание на задние лапы, в зависимости от контекста текущего поведения, должно указывать либо на исследовательскую активность, либо на реакцию активного избавления (убегание из ОП).

Еще одним элементом поведения в ОП является очистительное движение, направленное на голову или тело животного. Как и вставание, умывание может быть измерено или по частоте или по общему времени, затраченному на данное движение [38, 56, 73]. В ряде случаев эти два способа измерения могут дать различные результаты.

С целью определения удельного веса отдельных элементов поведения, особенно при преобладании одного из них в общем бюджете времени тестирования, в ряде работ, кроме активных, измеряется и продолжительность неактивных периодов [10]. Особенное значение такое измерение приобретает, если в опыт с ОП вводятся эмоциональные воздействия — сильный звук, струя воздуха и др., вызывающие торможение локомоции и замед-

Вегетатика

Наряду с двигательной активностью, в качестве специфического показателя отрицательной эмоционально-

сти принимается уровень дефекации, измеряемый по количеству болюсов [20, 44, 56, 82]. Поскольку предпола-

гается, что эмоциональная реакция может развиваться при первой же манипуляции, вызывающей страх, в ряде исследований учет фекальных шариков начинается с момента помещения животных в транспортную клетку, и затем это количество суммируется с количеством шариков, накопившихся после высадки в ОП [10, 82].

Другим вегетативным компонентом, регистрируемым в ОП, является количество мочеиспусканий. Однако анализ литературы и собственный опыт показывают, что этот параметр, относящийся к редким, является малонформативным, вероятно, в силу низкой физиологической вариабельности, динамичности.

Для оценки эмоционального напряжения в ОП существенное значение имеет выявление сдвигов со стороны частоты сердечных сокращений, поскольку последняя считается одним из наиболее реактивных компонентов эмоций [3, 46]. Несмотря на очевидную важность этого направления имеются лишь единичные исследования [19, 26, 72], выявившие принципиальные особенности сердечной деятельности в ОП, затрудняющие трактовку результатов. В частности, частота

сердцебиений, зарегистрированная в период двигательной активности, может быть отнесена за счет эмоций. С другой стороны, показано, что метод отведения ЭКГ (кабельная связь или миниатюрный телепередатчик) существенно влияет на конечный результат [19]. Не влияя на поведенческие компоненты, кабельные токоприемники, препятствуют как острому, так и хроническому привыканию в ОП — по показателю сердцебиения.

В заключение следует отметить, что хотя каждый из перечисленных параметров является достаточно информативным и чувствительным к эмоциональным воздействиям, наиболее перспективным является комплексная регистрация всего спектра показателей.

Если исходить из концепции о существовании собственных механизмов вовлечения отдельных элементов поведения и вегетатики в эмоциональную реакцию, а на это указывает независимый характер проявления отдельных компонентов на разных стадиях эмоционального напряжения [3, 50, 56], то комплексный анализ поведения в ОП может дать дифференциальную оценку структуры эмоциональной реакции.

ЭМОЦИОНАЛЬНОСТЬ И ПОВЕДЕНИЕ В ОП

Одной из основных задач, решаемых методом ОП, является выявление текущей эмоциональности при первом помещении животных в камеру, где главным эмоциогенным стимулом является новизна освещенного и озвученного пространства. Выяснению причин, обуславливающих эмоциональность и ее корреляции с определенной приспособительной деятельностью в этих условиях, посвящены многочисленные исследования. В частности, детально проанализирована связь эмоциональности с полом. Проведенное Рейем и Барретом [67] сравнительное изучение 8 линий крыс показало разную степень половых различий поведения в ОП, а в отдельных линиях полное совпадение двигательной активности у самцов и самок. Однако, как правило, самцы более эмоциональные, чем самки и при первом тестировании проявляют более частую дефекацию и менее подвижны [16, 20, 56, 67, 76, 82].

В проявлении двигательной активности в ОП имеет значение функциональное состояние половых желез. Неонопатальная кастрация самцов увеличивает, а кастрация или введение тестостерона самкам уменьшает двигательную активность взрослых животных [35, 69], т. е. проявляется поведение, характерное для особей противоположного пола. Двигательная активность и дефекация при тестировании в ОП меняются в том случае, если животные подвергались стрессу и если они были потомками самок с хирургической или фармакологической блокадой гипофизарно-адреналовой системы [71].

Существует мнение, что именно дефекация специфично отражает степень страха, эмоциональность [80], причем последняя, оцениваемая по дефекации, не всегда может быть предсказана на основе измерения двигательной активности. Так, самцы и самки с нулевой дефекацией могут достоверно

различаться по количеству передвижений и вставаний [56, 61]. Это мнение поддерживается экспериментами на животных с различным предварительным опытом. Многократное взятие в руки — handling — в раннем возрасте или в дни, предшествующие тестированию, редуцирует эмоциональные реакции [53, 82] — значительно уменьшает дефекацию и увеличивает горизонтальную активность у относительно малоэмоциональных самок. Та же манипуляция несколько уменьшает дефекацию и не меняет горизонтальную активность высокоэмоциональных самцов [82]. То, что многократное взятие в руки ослабляет эмоциональное напряжение, подтверждается и уменьшением выделения кортикостерона при тестировании таких животных в ОП [33].

Однако само по себе взятие в руки является аверсивным стимулом, а его эмоциогенность зависит от предварительного опыта. В экспериментах Абель [10] из двух групп крыс (подвергавшихся или не подвергавшихся в течение первых 21 дня взятию в руки) горизонтальные передвижения тормозились лишь у тех животных, которые высаживались в ОП способом, отличающимся от способа манипулирования с животными до отнятия от груди. Можно думать, что несовпадение предыдущего жизненного опыта и условий тестирования вызывает страх и наоборот. Это соображение, основанное на результатах, полученных методом ОП, следует иметь в виду и при постановке экспериментов по изучению условнорефлекторной деятельности, находящейся под контролем эмоций.

Более глубокий анализ причин проявления эмоциональности возможен при многократном (1 раз в каждые 24 ч) тестировании животных в ОП. Показано, что дефекация монотонно убывает с количеством тестирований [1, 82], животные обоего пола при первом тестировании более активны, чем при последующих, третьи и четвертое тестирования показывают минимальную активность, которая в дальнейшем увеличивается [82]. Это характерно для высокоэмоциональных животных, ранее не подвергавшихся взятию в руки. Малоэмоциональные самки, ранее бравшиеся в руки, прояв-

ляют в ходе многократного тестирования согласованное уменьшение дефекации и увеличение двигательной активности [80, 82]. Обратная U-образная кривая горизонтальной двигательной активности при многократном тестировании наблюдается чаще, когда в центр ОП помещен объект, вызывающий исследовательскую реакцию [27, 82]. В других условиях передвижения уменьшаются параллельно с дефекацией. В ряде опытов в первый день получено совпадение высокой двигательной активности с увеличенной дефекацией, а на второй — с уменьшенной, т. е. интенсивная двигательная активность может сопровождать и высокую эмоциональность и низкую [80], как и в случае первого тестирования. Можно думать, что повышенная дефекация и двигательная активность при первом тестировании в ОП определяются сочетанием страха и попытки к бегству. То, что при первом тестировании повышенная горизонтальная двигательная активность отражает реакцию избавления от аверсионной ситуации, подтверждается анализом количества вхождений в центральный отсек ОП, которое, в отличие от суммарной двигательной активности, при первом тестировании минимальное, вероятно, ввиду тормозящего влияния страха, а в дальнейшем увеличивается параллельно уменьшению дефекации [82]. Таким образом, вхождение в центр ОП больше указывает на малый уровень эмоциональности, чем общее количество горизонтальных перемещений.

Снижение эмоциональности животных, предварительно бравшихся в руки, после ряда тестирований оцениваемой по дефекации горизонтальной двигательной активности и вхождению в центр ОП, поддерживает гипотезу Дененберга [56], что эмоциональная реактивность уменьшается как монотонная функция количества стимулов, поступающих в раннем возрасте. Кроме исследования текущей эмоциональности методом ОП, ряд работ посвящен выявлению вызванных эмоциональных реакций как на натуральные эмоциогенные раздражители, так и на искусственные стимулы. Метод ОП дает возможность иметь интегральный критерий для оценки как эмоциональности животных, так и

эмоциогенности стимулов, и тем самым сравнивать эффективность качественно разных раздражителей.

Таким образом, исследовательская активность, направленная на объект, помещенный в центр ОП, тормозится страхом. Последний детектируется дефекацией и уменьшается после много-

кратного взятия в руки животного, что дает возможность выявить конкретные взаимоотношения исследовательской активности и реакции убегающей. На спад эмоциональности как в ходе тестирования, так и при повторных пробах указывает уменьшение частоты сердечных сокращений [19].

ВЛИЯНИЕ НЕЙРОТРОПНЫХ СРЕДСТВ НА ПОВЕДЕНИЕ В ОП

Как следует из предыдущей главы, комплекс параметров, регистрируемых в ОП, характеризует уровень эмоциональности, реакции на новизну и общую активность, в зависимости от предыдущего опыта животных и их текущего функционального состояния. Поскольку эти интегральные реакции определяются соответствующими морфофункциональными системами, имеющими конкретную, хотя в настоящее время и недостаточно установленную, нейрохимическую структуру, изменение поведения в ОП при фармакологических воздействиях на эти системы имеет важное теоретическое значение. С другой стороны, метод ОП с успехом может быть применен при выявлении фармакологических характеристик новых биологически активных соединений [29].

Действительно, многочисленные публикации свидетельствуют об информативности использования метода ОП в фармакологических исследованиях. Этот метод применен при фармакологическом анализе деятельности мозга с помощью всех основных групп нейротропных веществ.

В настоящее время убедительно показано, что вещества, влияющие на холинергические структуры мозга, значительно меняют поведение в ОП. В частности, М-антихолинергические препараты усиливают двигательную активность мышей [11, 12] и крыс [24, 73, 78]. Этот эффект зависит от вида и линии животных, величины ОП и в целом нарастает с увеличением дозы препаратов [12, 24, 63].

Однако детальный анализ кривой зависимости эффекта от дозы при применении одного из М-холиноблокаторов скополамина показал, что в интервале доз 0,25—4 мг/кг наблюдается обратная У-образная кривая изменения горизонтальной двигательной активности, с максимумом в области

1 мг/кг и с уменьшением эффекта при 2—4 мг/кг при монотонном росте количества вставаний и неизменности количества умываний [73]. Сходные данные получены и другими авторами [49]. При этом горизонтальная двигательная активность после введения 2—4 мг/кг скополамина остается значительно выше, чем после введения физиологического раствора [73]. Максимальное увеличение активности в ОП при введении 1 мг/кг скополамина показано и на мышцах разных линий.

Существование оптимального уровня холинергической блокады, влияющей на активность в ОП, не является неожиданным, так как обратная У-образная кривая интенсивности ответов в зависимости от применяемых доз антихолинергических веществ обнаружена и в отношении других видов поведения [49].

Одним из объяснений увеличения активности в ОП при блокаде холинергических структур является предположение о первичном влиянии веществ на процессы привыкания [57]. Действительно, 1 мг/кг скополамина задерживает привыкание, оцениваемое по горизонтальной двигательной активности, тогда как меньшие дозы неэффективны [49]. 4 мг/кг скополамина могут вызвать задержку привыкания в ОП, оцениваемую по количеству вставаний [73]. При подавлении активности холинергических структур показано также замедление привыкания в ОП маленьких размеров [57] или после предварительного предъявления животным тестовой камеры, сходной с ОП [24]. Следует учитывать, что в опытах, в которых время наблюдения больше, чем время «поду-привыкания» интактных животных, привыкание может повышать значенные количества двигательной активности.

Однако повышение активности в ОП после применения антихолинергических веществ имеет место и тогда, когда не происходит параллельное замедление привыкания. По данным Валтера и Блока [78] в пределах 0,2—2 мг/кг скополамина (на восходящем колене кривой нарастания активности) привыкание не страдает, тогда как замедление привыкания при 4 мг/кг не предотвращает дальнейшего уменьшения двигательной активности и количества вставаний [73]. Все это свидетельствует о том, что первичное действие на процессы привыкания не всегда может быть причиной влияния холинергических веществ на поведение в ОП.

Другим объяснением увеличения горизонтальной и вертикальной двигательной активности после применения скополамина может быть высвобождение этих элементов поведения из-под тормозного влияния угрожающей обстановки [18]. По мнению Варбуртона [79], скополамин может уменьшать «сознание» опасности, приводящее к торможению поведения. Следует отметить, что ни та, ни другая гипотеза не могут объяснить всех фактов. В частности, почему, в отличие от ОП, при тестировании животных в обогащенной «исследовательской» камере наблюдается U-образная кривая зависимости горизонтальной двигательной активности от дозы антихолинергических препаратов [48]. Кроме того, если в ОП при всех дозах количество вставаний увеличивается, то в исследовательской камере наблюдается обратная картина. И наконец, непонятно различие в действии различных доз скополамина на различные компоненты поведения в ОП. Существенное значение должно иметь влияние веществ на разные структуры мозга. При этом следует учесть, что все перечисленные эффекты определяются центральным действием антихолинергических веществ, так как их метилированные аналоги, не проходящие через гематоэнцефалический барьер, не дают аналогичный результат [24, 57]. Поведение в ОП моделируется и после манипуляций, изменяющих активность норадренергических и дофаминергических систем мозга. Показано, что амфетамин (фенамин) вызывает в первые 15—20 мин после введения

увеличение локомоции, затем на 2—3 ч учащаются вертикальные движения [66]. Начальный эффект приписывают повышению уровня норадреналина, поздний — дофамина [28, 74]. Это подтверждено с помощью блокаторов рецепторов норадреналина (феноксibenзамин) и дофамина (пимозид) с некоторой поправкой.

Выяснилось, что раннее увеличение горизонтальной активности после применения амфетамина связано с высвобождением норадреналина и дофамина, тогда как вставания, учащающиеся с 30 мин действия фенамина, связаны с активацией дофаминергической системы [62]. В аналогичных экспериментах выявились различия в механизмах действия стереоизомеров амфетамина. D-изомер вызвал норадренергическое усиление вертикальной и горизонтальной активности, тогда как L-изомер активировал только вертикальную стереотипию через дофаминергические рецепторы [30]. Вмешательством в процессы обратного всасывания дофамина объясняется и эффект повышения вертикальной активности в ОП после введения некоторых антихолинергических препаратов [52]. Вертикальная двигательная активность повышается и при прямой стимуляции дофаминергических рецепторов апоморфином [40]. Такой же эффект наблюдается в отношении горизонтальных движений; он зависит от доз апоморфина и времени, прошедшего после его введения [65]. В целом влияние двигательной активности при применении апоморфина, ДОФА и амантидина может быть результатом параллельного возбуждения норадренергических и дофаминергических систем [54].

Поведение в ОП изменяется в результате химической десимпатизации. Введение 6-гидрокситриптамина, приводящего к разрушению норадренергических терминалей, увеличивает горизонтальную двигательную активность, связанную с низким уровнем страха [37]. Обратным эффектом обладает разрушение серотониновых терминалей. После введения хлорфениламина крысы в ОП застывали, проявляя признаки пассивного страха, сохраняя высокую реактивность на экстероэдражители. Лишь одно-временное понижение уровня нора-

дренергической и серотонинергической передачи приводило к торможению всех видов активности в ОП [37]. Массивное разрушение серотониновых терминалей с помощью другого вещества — 5,6-дигидрокситриптамина [15], также приводило к повышению тревожности в ОП — застыванию и вставанию около стенок. Более слабое поражение этих терминалей приводило к повышению горизонтальной активности и урежению вставаний, сходно с результатами поражения но-

радренергических терминалей. Истощение мозгового серотонина на 25% вызванное триптофан-дефицитной диетой, совпало с увеличением количества вставаний без изменения горизонтальной двигательной активности и уровня дефекации в ОП [77]. Следует отметить, что изменение эмоциональности зависит от способов воздействия на моноаминосодержащие системы и, как следствие этого, от глубины и топографии изменения активности нейрохимических систем.

ЗАВИСИМОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ВЕЩЕСТВ ОТ ИСХОДНОГО УРОВНЯ ЭМОЦИОНАЛЬНОСТИ

Выше было показано, что нейротропные вещества различной природы существенно влияют на поведение в ОП. Однако детальное исследование этого вопроса выявило ряд дополнительных обстоятельств, в частности, зависимость действия веществ от исходной эмоциональности и предварительных воздействий на животных. Так, показано, что крысы, разделенные на высоко- и низкоэмоциональных по тому, как быстро они начинали пить в ОП на определенном этапе тренировки, становились неразличимыми по поведению. Предъявление на этом этапе натурального раздражителя (кошка) вновь выявило различия между группами. Более того, применение скополамина гидробромина (0,8—1,2 мг/кг) блокировало проявление реакции страха на предъявление раздражителя (отказ от питья, уменьшение двигательной активности, застывание) только у низкоэмоциональных крыс [58].

В экспериментах, в которых эмоциональность контролировалась методом ОП, многократно продемонстрирована зависимость влияния веществ на приспособительное поведение от степени эмоциональности. Например, показана достоверная корреляция между действием веществ на оборонительное поведение двух линий крыс и их эмоциональностью. Существенное значение текущей эмоциональности сказывается и на фармакологической

регуляции условных оборонительных реакций. В частности, терапевтические дозы амобарбитала увеличивали условную оборонительную реакцию у высокоэмоциональных крыс и не влияли на поведение низкоэмоциональных [64]. Показано также, что резерпин увеличивает и уменьшает условные оборонительные реакции соответственно у высокоэмоциональных и низкоэмоциональных крыс, отбор которых велся по уровню дефекации [22]. Позднее было обнаружено полное соответствие между эмоциональностью этих линий и действием фенамина, метилпектинола и их комбинаций [43].

Текущая эмоциональность сказывалась на эффективности фармакологических воздействий и тогда, когда специальная селекция животных не велась. В частности, амобарбитал облегчал реакцию убегающего у низкоэмоциональных крыс и угнетал эту реакцию у их антиподов той же популяции животных. В этих опытах эмоциональность определялась в ОП по дефекации, мочеиспусканию и горизонтальной двигательной активности [55]. Принимая во внимание, что воспроизведение условной реакции во многом зависит от уровня эмоциональности [4, 6, 7], можно думать, что многие нейротропные вещества влияют на условные реакции путем регуляции степени эмоциональности.



1. Абуладзе Г. В. Изв. АН ГССР, сер. биол, 5, 2, 110—117, 1979.
2. Абуладзе Г. В., Имнадзе Е. Д. Сообщения АН ГССР, 105, 2, 385—388, 1982.
3. Абуладзе Г. В., Чучулашвили Н. А. Сердце, активное избегание и эмоции, «Мещиереба», Тбилиси, 1981.
4. Леутин П. В., Абуладзе Г. В. ЖВНД, 24, 1306—1308, 1974.
5. Лоскутова Л. В., Винницкий И. М., Ильюченко Р. Ю. ЖВНД, 29, 955—961, 1979.
6. Макарчук Н. Е., Богач П. Г., Чайченко Г. М. ЖВНД, 31, 78—84, 1981.
7. Семенова Т. Н., Иванов В. А., Третьяк Т. Н. ЖВНД, 29, 640—642, 1979.
8. Хоницева Н. М., Поппай М. ЖВНД, 29, 970—977, 1979.
9. Ильюченко Р. Ю. Память и адаптация, «Наука», Новосибирск, 1979.
10. Abel E. L. J. Comp. Physiol. Psychol., 74, 219—224, 1971.
11. Anisman H. Pharmacol. Biochem. Behav., 3, 613—618, 1975.
12. Anisman H. Psychopharmacology, 48, 165—173, 1976.
13. Anisman H., Gygan D. Neuropharmacology, 14, 835—840, 1975.
14. Baran D. J. Comp. Physiol. Psychol., 84, 63—72, 1973.
15. Baumgarten H. G., Bjorklund A., Lachenmayer L., Nobin A., Stenevi U. Acta Physiol. Scand., Suppl., 373, 1971.
16. Becker G. J. Comp. Physiol. Psychol., 69, 438—464, 1969.
17. Bernard B. K., Paolino R. M. Physiol. Behav., 14, 201—206, 1975.
18. Bignami G., Rosic G. In: Advances in neuropsychopharmacology. (Eds Z. Vinar, Z. Votava, P. B. Bradley), Amsterdam, North Holland, 1971, 481—495.
19. Bohus B. Biotelemetry, 1, 193—201, 1974.
20. Broadhurst P. L. Brit. J. Psychol., 48, 1—12, 1957.
21. Broadhurst P. L. In: Experiments in personality. (Eysenck H. J. ed). London, Rattledge and Kegan, 1960.
22. Broadhurst P. L. In: Animal behavior and drug action (ed H. Steinberg), Boston, Little Brown & Co., 1964, 224—237.
23. Broadhurst P. L. Ann. N. Y. Acad. Sci., 159, 806—824, 1969.
24. Campbell B. A., Little L. O., Fibiger H. C. Science, 166, 635—637, 1969.
25. Candland D. K., Nagy M. Z. Ann. N. Y. Acad. Sci., 159, 841—851, 1969.
26. Candland D. K., Pack K. D., Matthews T. J. J. Comp. Physiol. Psychol., 64, 146—150, 1967.
27. Corman C. O., Shafer J. N. Psychol. Sci., 13, 55—56, 1968.
28. Creese J., Iversen S. D. Nature, 238, 245—246, 1972.
29. Cunhu J. M., Masur J. Pharmacology, 16, 251—267, 1978.
30. Dandiya P. C., Patni S. K., Kulkarni S. K. J. Pharmacol., 6, 385—390, 1975.
31. Denenberg V. H. Ann. N. Y. Acad. Sci., 159, 852—859, 1969.
32. Denenberg V. H., Gartner J., Myers M. Physiol. Behav., 15, 505—509, 1975.
33. Denenberg V. H., Halmeyer G. C. J. Comp. Physiol. Psychol., 63, 394—396, 1967.
34. Denenberg V. H., Smith S. A. J. Comp. Physiol. Psychol., 56, 307—312, 1963.
35. Denti A., Negrone J. A. Acta Physiol. Latino Americana, 25, 99—106, 1975.
36. Eichelman B. S. J. J. Comp. Physiol. Psychol., 74, 331—339, 1971.
37. Ellison G. D. Acta Neurobiol. exp., 35, 499—515, 1975.
38. Eile S. E. Pharmacol. Biochem. Behav., 4, 695—701, 1976.
39. Furchtgott E., Weckin S., Pees J. W. J. comp. Physiol. Psychol., 54, 386—388, 1961.
40. Fuxe K., Nystrom M., Tovi M., Smith R., Ogrem S. O. J. Psychiat., 11, 151—161, 1974.
41. Glickman S. E. Canad. J. Psychol., 12, 45—51, 1958.
42. Goodrick C. L. J. Comp. Physiol. Psychol., 84, 73—81, 1973.
43. Gupta B. D., Holland H. C. Neuropharmacology, 11, 31—38, 1972.
44. Hall C. S. J. comp. Psychol., 17, 89—108, 1934.
45. Hall C. S. J. comp. Psychol., 18, 385—403, 1934.
46. Harris A. H., Brady J. V. Rev. Psychol., 25, 108—133, 1974.
47. Huck U. W., Price E. O. J. Comp. Physiol. Psychol., 89, 892—898, 1975.
48. Hugnes R. N. Psychopharmacologia, 24, 462—469, 1972.
49. Hughes R. N., Blampied N. M., Stewart W. S. Pharmac. Biochem. Behav., 3, 731—734, 1975.



50. Ivinskis A. Aust. J. Psychol., 22, 175—183, 1970.

51. Kimble D. P. J. Comp. Physiol. Psychol., 56, 273—283, 1963.

52. Kulkarni S. K., Dandiya P. C. Jap. J. Pharmacol., 24, 810—811, 1974.

53. Levine S., Haltmeyer G. C., Karas G. C., Denenberg V. N. Physiol. Behav., 2, 55—59, 1967.

54. Maj J., Sowinska H., Kapturkiewicz Z., Sarnek J. J. Pharm. Pharmacol., 24, 412—413, 1972.

55. Martin L. K., Pomell B. J., Kamano D. K. Proc. 74th Amer. Psychol. Convention (New York), 1966, 125—126.

56. Masur J. Behav. Biol., 7, 749—754 1972.

57. Meyers B., Wilchin R. C. Psychol. Sci., 17, 174—175, 1969.

58. Mollenauer S., Plotnik R., Snyder E. Pharmac. Biochem., 1, 509—514, 1973.

59. Morrison B. J., Thatcher K. J. Comp. Physiol. Psychol., 69, 658—662, 1962.

60. Nodel L. Physiol. Behav., 3, 891—900, 1968.

61. Pare W. P. Psychol. Rep., 14, 19—22, 1964.

62. Patni S. K., Dandiya P. C. Ind. J. Pharmacol., 7, 38—43, 1975.

63. Pollard J. S., Lysons A. M., Hughes R. N. Aust. J. Psychol., 17, 217—219 1965.

64. Powell B. J., Martin L. K., Kamano D. K. Can. J. Psychol., 21, 294—300, 1967.

65. Puech A. J., Simon P., Chermat R., Boissier J. R. J. Pharmacol., 5, 241—254, 1974.

66. Randrup A., Munkva I. Psychopharmacologia, II, 306—310, 1967.

67. Ray O. S., Barrett R. I. Behav. Biol., 15, 391—417, 1975.

68. Rosecrans J. A. Arch. Int. Pharmacodyn., 187 349—360, 1970.

69. Rosenberg K. M., Denenberg V. H., Zarrov M. X., Frank B. L. Physiol. Behav., 7, 363—368, 1971.

70. Singh D. J. Comp. Physiol. Psychol., 84, 47—52, 1973.

71. Smith D. J., Joffe J. M., Helsetine G. F. D. Physiol. Behav., 15, 461—469, 1975.

72. Smowdon C. T., Bell D. D., Henderson N. D. J. Comp. Physiol. Psychol., 58, 423—426, 1964.

73. Stewart W. J., Blain S. Psychopharmacologia (Berl.) 44, 291—295, 1975.

74. Taylor K. M., Snyder S. H. Brain Res., 28, 295—309, 1971.

75. Thiessen D. D., Lindrey G., Nyby J. J. Horm. Behav., 1, 315—326, 1970.

76. Valle F. P. Amer. J. Psychol., 83, 103—111, 1970.

77. Vergnes M., Kempf E. Pharmacol. Biochem. Behav., 14, 19—23, 1981.

78. Walter G., Block R. G. Psychol. Sci., 17, 3—4, 1969.

79. Warburton D. M. In: Inhibition and learning (eds R. A. Boakes, M. S. Halliday), London, Acad. Press, 1972, 431—400.

80. Whimbey A. E., Denenberg V. H. J. comp. Physiol. Psychol., 63, 500—504, 1967.

81. Wilcock J. Anim. Behav., 16, 294—297, 1968.

82. Williams D. I., Russell P. A. Brit. J. Psychol., 63, 593—596, 1972.

ვირთაგვიგისა და თაგვიგის ემოციურიგის შესწავლა ჭვევირთსა და ფარმაკოლოგიურ ექსპერიმენტებში „ლია ველის“ მეთოდით

3. აბსტრაქტი

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

რეზიუმე

მიმოხილულია იმ მონაცემთა შედეგები, რომლებიც მიღებულია ვირთაგვიგისა და თაგვიგის ემოციურიგის შესასწავლად „ლია ველის“ მეთოდის გამოყენებით. ნა-

შრომში დაწვრილებით არის აღწერილი სხვადასხვა „ლია ველის“ კონსტრუქცია, ქვევითი და ვეგეტატიური გამოვლინებების რეგისტრაციის მეთოდები; განხილუ-



ლია ცხოველთა ემოციური რეაქციები, როცა ცხოველს „ღია ველში“ პირველად ათავსებენ და ამ რეაქციების ჰაბიტუაციის ხასიათი. დასაბუთებულია, რომ ემოციურობის ხასიათი დამოკიდებულია სქესზე, გენეტიკურ ფაქტორებზე და იმაზე, თუ ცხოველს რა ხასიათის სტრესები აქვს გადატანილი.

მიმოხილულია სხვადასხვა ბუნების ნეოროტროპულ საშუალებათა ეფექტები ვე-

გეტატურ და ქცევით გამოვლინებებზე „ღია ველში“ და რამდენად არის ამ ნივთიერებათა მოქმედება დამოკიდებული იმაზე, თუ როგორია ემოციურობის პირველადი დონე.

ნაჩვენებია, რომ „ღია ველის“ მეთოდს მაღალი ინფორმაციულობა გააჩნია, როგორც ფსიქოფიზიოლოგიურ, ასევე თეორიულ და გამოყენებით ფარმაკოლოგიურ გამოკვლევებში.

STUDY OF EMOTIONALITY OF RATS AND MICE IN BEHAVIORAL AND PHARMACOLOGICAL EXPERIMENTS BY OPEN-FIELD METHOD

G. V. ABULADZE

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

Summary

This is a survey of some data about the use of open-field method to study emotionality in rats and mice. Construction of various open fields and order of vegetative and behavioral manifestations are given in detail. Analysis is made of the data of the emotionality of animals during their first location in open-field and the character of habituation of defence and exploratory behaviors.

Emotionality is shown to depend on sex, genetic factors and preliminary stresses. The effects of neurotropic drugs of various nature on vegetative and behavioral manifestations in open field and dependence of this action on the initial level of emotionality are considered. High informative value of open-field method in psychophysiological as well as in theoretical and applied pharmacological studies is described.

УДК 612.822.3

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

СЕГМЕНТАРНОЕ СТРОЕНИЕ ГИППОКАМПА

Т. Б. Гловели

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

Поступила в редакцию 30.07.1982

В статье на основе критического анализа имеющейся научной литературы даются подробные сведения относительно структурной организации гиппокампа. Рассмотрение многочисленных морфологических и электрофизиологических исследований позволяет заключить, что как афферентные и эфферентные, так и внутригиппокампальные связи имеют строго ограниченную, сегментарную организацию. Предпосылкой сегментарной организации является то, что волокна вышеупомянутых путей расположены строго параллельно друг другу и их каждое малое количество иннервирует ограниченную в продольном направлении область гиппокампа. В каждый данный момент в гиппокампе может функционировать лишь определенное количество морфофункциональных сегментов, число которых в зависимости от интенсивности работы мозга может варьировать в широких пределах.

Гиппокамп является одной из основных структур лимбической системы. В разное время эта структура считалась обонятельным центром [42], «висцеральным мозгом» [57], регулятором мотиваций и эмоций [33, 50, 62], структурой, играющей важную роль в процессах памяти и обучения [5, 17, 37] и т. д. Однако единого мнения о роли гиппокампа в интегративной деятельности головного мозга нет и по сей день. Важным этапом в выяснении закономерностей функционирования гиппокампа является изучение его структурной организации.

Относительная простота клеточной архитектоники и ее постоянство у всех млекопитающих способствовали тому, что строение гиппокампа и его связи с другими структурами мозга изучены довольно подробно [34, 35, 55, 61, 63, 64]. Кахаль [35] разделил гиппокамп на две основные области: верхнюю (*regio superior*) и нижнюю (*regio inferior*), что соответствует полям CA₁ и CA₂₋₄, выделенным Лоренте де Но [55]. Эти поля отличаются друг от друга как по гистологическим и анатомическим данным, так и афферентными и эфферентными связями

[34, 35, 55, 65, 66]. Основную массу афферентной импульсации гиппокамп получает по двум анатомически обособленным входам: ретикуло-септальному и кортикальному. Афферентные волокна по этим входам поступают с противоположных сторон. Ретикуло-септальные афференты поступают с дорсомедиальной стороны гиппокампа, в то время как перфорирующий путь, берущий начало в энторинальной области, восходит с вентромедиальной части.

Главным источником афферентации со стороны ретикуло-септального входа является септум, в частности его медиальная группа ядер (*n. septalis medialis, n. of the diagonal band of Broca*) [48, 51, 65, 75, 80]. Волокна медиального септального ядра распределяются на всем дорсовентральном протяжении гиппокампа, заканчиваясь на апикальных (в слое *radiatum*) и базальных (в слое *oriens*) дендритах пирамидных нейронов *regio inferior* гиппокампа и в молекулярном слое зубчатой фасции [48, 66, 80, 82]. *Regio superior* (поле CA₁) по существу не получает этих афферентов, за

исключением зоны, граничащей с полем CA_3 и субикулумом [65, 66, 69, 80, 82]. Другой источник септальной афферентации — диагональный пучок Брока — проецируется главным образом в субикулум и парасубикулум [80]. Хотя септальные афференты, начинающиеся от медиального септального ядра, распределяются на всем дорсовентральном направлении гиппокампа, отмечается их определенная топографическая организация. Выяснилось, что медиальная часть этого ядра иннервирует дорсальный отдел гиппокампа, в то время как более латерально расположенные клетки являются источниками септальных проекций к вентральному отделу гиппокампа [75]. Афферентная импульсация со стороны септума доходит до гиппокампа как через фимбрию, так и через дорсальный форникс [53, 58, 80, 82]. Причем волокна, проходящие через дорсальный форникс, иннервируют дорсальную часть гиппокампальной формации, фимбрия же посылает септальные афференты в вентральную часть гиппокампа [53, 58].

Вторым основным источником афферентных волокон гиппокампа является энторинальная область. Наши сегодняшние знания о ее связях с гиппокампом основываются на классических данных Кахаля [34, 35] и Лоренте де Но [55], которые различали три возможные пути волокон от энторинальной области в гиппокампе: 1. прямой темпоро-аммоновый или перфорирующий путь; 2. темпоро-альвеарный тракт; 3. перекрещенный темпоро-аммоновый тракт. В последующих экспериментальных исследованиях подтвердилось существование всех основных трех путей [30, 45, 47, 66, 76—78, 84]. Главным источником афферентации от энторинальной области является перфорирующий путь. Этот путь, так же как и другие афферентные и внутригиппокампальные пути, заканчивается на ограниченном уровне дендритов пирамидных и гранулярных клеток, а именно в слое *lacunosum-moleculare* зубчатой фасции и в слоях *lacunosum-moleculare* апикальных дендритов пирамид. в основном, поля CA_1 [66]. Подобная топическая — «вертикальная» (по уровню синаптических окончаний на дендритах клеток) организация гиппокампа

дополняется «горизонтальной» (по области окончаний в продольном дорсовентральном направлении) организацией. Предпосылкой «горизонтальной» организации является то, что волокна вышеупомянутых путей расположены строго параллельно друг другу и каждое малое количество волокон иннервирует ограниченную в продольном направлении область в гиппокампе.

Большая часть волокон перфорирующего пути, пересекая гиппокампальную фиссуру, раздваивается и их ветви иннервируют оба уровня подковообразно изогнутого слоя гранулярных клеток (внешний и внутренний) зубчатой фасции. Аксоны перфорирующего пути, начинающиеся в энторинальной области, создают синапсы типа *en passage* на средней трети дендритного дерева гранулярных клеток [60]. Топографическая организация этого пути исследовалась многими авторами [20, 26, 30, 35, 54, 55, 66]. Из классической работы Лоренте де Но [55] известно, что волокна перфорирующего пути, заканчивающиеся в гиппокампе и зубчатой фасции, проходят параллельно друг другу, имея перпендикулярное направление по отношению к продольной оси гиппокампа. Распределение волокон перфорирующего пути изучалось и с помощью электрофизиологических методов исследования. Так, Ломо [54], локально стимулируя волокна перфорирующего пути и регистрируя популяционный спайк (величина которого определяется количеством синхронно возбужденных нейронов [22]) гранулярных клеток зубчатой фасции кроликов, показал, что гранулярные клетки, возбужденные стимуляцией отдельных точек перфорирующего пути, локализованы внутри строго ограниченной области. При этом ответ захватывал оба уровня подковообразно изогнутого слоя гранулярных клеток, лежащего в одной вертикальной плоскости [32, 54], без латерального распространения возбуждения. Следует отметить, что в ориентации волокон перфорирующего пути в системе перфорирующего пути — зубчатая фасция в дорсовентральном направлении наблюдается некоторая дифференциация: в дорсальном гиппокампе волокна ориентированы менее параллельно и имеют несколько ростродиадально

направление по отношению к продольной оси гиппокампа, т. е. наблюдается отклонение (скос) по ходу перфорирующего пути [54].

Ламинарная организация характерна и для основных ассоциативных связей гиппокампа (мшистые волокна и коллатерали Шаффера). Мшистые волокна начинаются от гранулярных клеток зубчатой фасции и заканчиваются на проксимальной части апикальных дендритов пирамидных нейронов в слое *lucidum regio inferior* гиппокампа [66]. Блэкстед с сотрудниками [31], используя метод терминальной дегенерации на крысах, наблюдали, что эти волокна распределяются так же, как и волокна перфорирующего пути, т. е. проходят строго параллельно друг другу, имея почти перпендикулярное направление по отношению к продольной оси гиппокампа. При прослеживании дегенерации мшистых волокон, после локальных разрушений гранулярных клеток зубчатой фасции, выяснилось, что в каждом случае перерождается лишь очень узкий пучок этих волокон. Это особенно наглядно в темпоральной (задней) части зубчатой фасции, где область дегенерации мшистых волокон не является более широкой, чем само повреждение и составляет примерно 200—300 мкм [31]. Линч с сотрудниками [56], используя метод введения пероксидазы хрена, подтвердили, что эти волокна проецируются на строго ограниченном септотемпоральном уровне под прямым углом к продольной оси гиппокампа. Ширина проекции мшистых волокон к *regio inferior*, определяемая этим методом, не является более широкой, чем область инъекции данного вещества в зубчатой фасции. При малых дозах инъекции она составляет 250—300 мкм, т. е. примерно совпадает с размером области окончаний, наблюдаемой Блэкстедом с сотрудниками [31].

Гистологические наблюдения ограниченного распределения мшистых волокон подтверждаются результатами, полученными с использованием физиологических методов исследования [3, 4, 14, 22, 54, 68]. Так, Ломо [54], стимулируя отдельные точки поля CA_3 гиппокампа кроликов, наблюдал антидромную активацию гранулярных клеток в ограниченной области зубчатой фасции, ширина кото-

рой составляла примерно 1,0 мм. Андерсен с сотрудниками [22] для установления распределения мшистых волокон использовали метод сочетания антидромной (раздражалось поле CA_3) и ортодромной (раздражалась зубчатая фасция) стимуляций. Выяснилось, что мшистые волокна от зубчатой фасции направляются к полю CA_3 гиппокампа перпендикулярно его продольной оси, и их окончания характеризуются ламинарной организацией. Эти данные указывают на то, что в системе зубчатая фасция — поле CA_3 наблюдается принцип локализации связей уровень к уровню, иначе говоря, каждая ограниченная область зубчатой фасции проецируется на очень узкую область *regio inferior* гиппокампа. Регистрация активности отдельных клеток гиппокампа показала, что зона оптимума реакций (типа стимул-спайк) в поле CA_3 , возникающая в ответ на стимуляцию отдельных точек зубчатой фасции, составляет 700 мкм [4]. При этом фокус максимальной активности обнаруживается в зоне поля CA_3 , смещенной на 0,7—1,0 мм рострально от точки стимуляции. При стимуляции зубчатой фасции на расстоянии 2 мм впереди или сзади от первоначальной точки раздражения в зоне отведения в поле CA_3 ответ или не возникает или же наблюдается начальное угнетение спайковой активности [4, 14]. Подобный эффект обусловлен тем, что зоны поля CA_3 , где наблюдаются максимальные ответы, при стимуляции определенных точек зубчатой фасции ограничиваются с обеих сторон преимущественно зоной тормозных ответов клеток [4]. Наблюдаемый Брагиним и сотрудниками [4] факт смещения зоны оптимума ответа в поле CA_3 рострально от точки стимуляции в зубчатой фасции соответствует некоторым гистологическим наблюдениям, где отмечается отклонение (скос) по ходу мшистых волокон [31, 39].

Второй основной ассоциативный путь гиппокампа — коллатерали Шаффера — являются аксонными коллатералами пирамидных нейронов полей CA_3 и CA_4 . Они заканчиваются на апикальных дендритах пирамидных нейронов полей CA_1 и CA_2 в слое *lacunosum*, близко от дендритных триггерных зон [66]. Распределение коллатералей Шаффера в *regio supe-*

rior электрофизиологически исследовали Андерсен и сотрудники [22]. При регистрации ортодромного (раздражалось поле CA_3) и антидромного (раздражалось поле CA_1) ответов выяснилось, что волокна этих ассоциативных путей, подобно мшистым волокнам, проходят строго параллельно друг другу и ориентированы перпендикулярно продольной оси гиппокампа.

Относительно распределения комиссуральных волокон гиппокампа, проходящих через вентральную гиппокампальную комиссуру (вентральный псалтерниум), существуют, главным образом, морфологические исследования [29, 40, 44, 46, 52, 66, 81]. В этих исследованиях было показано, что комиссуральные волокна начинаются от *regio inferior* (CA_2/CA_3) и хилуса зубчатой фасции. Волокна из этих двух источников комиссуральных связей заканчиваются в разных областях гиппокампа. Хилус зубчатой фасции проецируется на контралатеральную зубчатую фасцию [46], заканчиваясь на внутренней трети слоя *moleculare*. Пирамидные нейроны *regio inferior* посылают комиссуральные волокна как хилусу зубчатой фасции, так и *regio superior* (CA_1) и *regio inferior* контралатерального гиппокампа [52]. Место окончаний этих связей — слои *oriens* и *radialum*. Поле CA_1 , так же как и зубчатая фасция, не образует комиссуральную систему. Это поле комиссуральные волокна получает, как уже отмечалось, от *regio inferior* противоположного гиппокампа. После перехода средней полосы вентральной гиппокампальной комиссуры эти волокна принимают внутригиппокампальное направление, параллельное системе коллатералей Шаффера [40]. Следовательно, можно заключить, что после перехода средней полосы вентрального псалтерниума они проходят параллельно друг другу и каждое ограниченное количество волокон проецируется на определенную — узкую область гиппокампа.

Недавние микроэлектрофизиологические исследования [9, 10] подтвердили, что комиссуральные волокна, подобно афферентным и внутригиппокампальным связям, распределяются не диффузно, а имеют строго ограниченную, ламинарную организацию. Выяснилось [9], что электриче-

ская стимуляция разных точек контралатерального гиппокампа (одна из которых является симметричной регистрируемой областью, а остальные находятся на расстоянии 1—2 мм от нее) вызывает противоположный эффект. Если раздражение симметричной точки вызывает, как правило, начальное (моносинаптическое) возбуждение пирамидных нейронов, то в ответ на стимуляцию соседней точки обычно отмечается начальное торможение импульсной активности. Подобный эффект можно считать электрофизиологическим доказательством сегментарного распределения комиссуральных волокон гиппокампа. Следовательно, есть основания полагать, что в транскомиссуральной системе наблюдается принцип локализации связей у уровня: каждая ограниченная область гиппокампа проецируется на узкую область противоположной стороны.

Упорядоченное распределение характерно и для эфферентных проекций пирамидных нейронов гиппокампа. Эфферентные пути гиппокампальной формации создаются аксонами пирамидных нейронов, выходящими в основном посредством двух систем: фимбрии и дорсального форникса [35, 65, 67]. Через фимбрию выходят аксоны пирамид поля CA_3 , которые создают систему прекомиссурального форникса [65]. Аксоны пирамидных нейронов поля CA_4 (часть хилуса зубчатой фасции), видимо, не принимают участия в создании прекомиссурального форникса, так как они, так же как и зубчатая фасция, не имеют субкортикальных (т. е. выходящих от гиппокампальной формации) проекций [40, 79, 81, 83]. Выяснилось [21], что аксоны пирамид поля CA_3 внутри фимбрии распределяются строго параллельно друг другу.

Согласно сравнительно ранним морфологическим исследованиям [34, 65], аксоны пирамид *regio superior* выходят в составе дорсального форникса и образуют систему посткомиссурального форникса. Однако в более поздних исследованиях [21, 28, 43, 81] было показано, что аксоны нейронов поля CA_1 не создают посткомиссуральный форникс, а проецируются лишь в каудальном направлении, заканчиваясь в субкикуле. Посткомиссуральный форникс создают волокна, начинаю-



щиеся в «субикулярном комплексе» (включает про-, пре-, парасубикулум и субикулум) [58, 79]. Из этого же комплекса начинается основная часть волокон, создающая и прекомиссуральный форникс [58]. Следовательно, гиппокамп на другие структуры головного мозга воздействует в основном не прямо, а через «субикулярный комплекс». Эфферентные волокна поля CA₁, идущие в сторону субикулула, тоже характеризуются ламинарной организацией: они проходят параллельно друг другу и ориентированы почти перпендикулярно по отношению к продольной оси гиппокампа [21, 22].

Суммируя все вышесказанное, можно заключить, что рассмотренные афферентные и эфферентные, а также внутригиппокампальные пути характеризуются определенным, строго упорядоченным распределением. Волокна этих путей проходят параллельно друг другу и вместе с тем ориентированы почти перпендикулярно по отношению к продольной оси гиппокампа. В литературе имеются сведения относительно того, что афферентные волокна, идущие от некоторых ядер ствола мозга, оканчиваясь на корзинчатых клетках [1, 2, 15, 41, 59] или непосредственно на гиппокампальных пирамидах [70—74], могут вызывать их прямое торможение (без предварительного возбуждения). Однако количество подобных афферентных волокон составляет незначительную часть всего афферентного входа гиппокампа. Большинство волокон афферентного пути по своей природе являются возбуждающими [18, 20, 26, 38, 54, 66]. Следовательно, каждая афферентная импульсация, достигая гиппокампа посредством ограниченного количества афферентных волокон, должна вызывать активацию внутригиппокампальных связей, лежащих в одной «горизонтальной» плоскости. Андерсен и сотрудники [21, 22], детально исследуя электрофизиологическим методом распределение афферентных и эфферентных, а также внутригиппокампальных связей, рассматривают гиппокамп как набор морфофункциональных сегментов, работающих относительно независимо друг от друга. Ширина каждого функционального сегмента, определяемая этими авторами, составляла примерно 0,7 мм. Благо-

даря подобной организации, в каждый данный момент в гиппокампе может функционировать лишь определенное количество сегментов, число которых, в зависимости от интенсивности работы мозга, может варьировать в широких пределах. Принцип сегментарности удалось демонстрировать в организации эффектов, вызываемых не только электрической, но и сенсорной стимуляцией [12, 13, 49]. С применением метода одновременной регистрации двумя микроэлектродами некоторых типов реакций было показано, что нейроны одной и той же функциональной группы, расположенные в одном и том же гиппокампальном сегменте, в ответ на сенсорную стимуляцию обычно ведут себя сходным образом, в то время как нейроны соседних сегментов как бы реципрокно взаимосвязаны друг с другом [12, 13]. Характерно, что даже кровоснабжение гиппокампа имеет сегментарную организацию. Оказалось, что основная артерия, проходя вдоль гиппокампальной борозды в интервалами в 0,7 мм, отдает перпендикулярные ветви, снабжающие гиппокамп кровью посегментно [22].

Выделение функциональных сегментов, видимо, происходит с помощью латерального торможения нейронов, столь характерного для гиппокампа. Это торможение осуществляется с помощью тормозных корзинчатых клеток, которые идентифицированы анатомически и физиологически. В физиологических исследованиях выяснилось, что тормозные клетки гиппокампа генерируют высокочастотный разряд (500—1000/с), подобно клеткам Реншоу спинного мозга, вызывая в пирамидных нейронах большие и длительные гиперполяризационные сдвиги мембранного потенциала [19, 23, 25]. Согласно модели Андерсена и сотрудников [24, 25] аксонные коллатерали пирамидных нейронов оканчиваются возбуждающими синапсами на корзинчатых клетках, которые, в свою очередь, по системе обратной отрицательной связи, вызывают возвратное торможение гиппокампальных пирамид. Благодаря широкому разветвлению, аксонные коллатерали корзинчатых клеток заканчиваются и на многочисленных соседних пирамидных нейронах (примерно на 200—500 клетках), осуществляя тем самым лате-



ральное торможение. В выделении отдельных функциональных сегментов тормозные корзинчатые клетки могут сыграть важную роль, поскольку их функциональные поля являются более широкими (аксоны этих интернейронов протягиваются на расстоянии 1 мм и более [27]), чем отдельные сегменты (0,7 мм [22]). Вызывая латеральное торможение гиппокампальных пирамид, эти клетки могут ограничивать очаг возбуждения в пространстве, препятствуя его распространению. Иначе говоря, при помощи тормозных корзинчатых клеток происходит выделение активного — рабочего — сегмента от соседних сегментов, испытывающих латеральное торможение. На правомочность подобного суждения указывают электрофизиологические работы ряда авторов [3, 4, 6, 9, 10, 36].

Взаимодействие между функциональными сегментами не ограничивается лишь латеральным торможением. В этом процессе определенную роль могут играть продольные ассо-

циативные волокна гиппокампа, эти волокна, идентифицированные морфологически, являются коллатеральными аксонам пирамидных нейронов *regio inferior* гиппокампа [55, 81]. Беря начало в отдельных частях гиппокампа, они проходят рострально или каудально вдоль продольной оси гиппокампа и контактируют с другими пирамидными нейронами того же *regio inferior* [44, 55, 81], соединяя тем самым разные сегменты гиппокампа.

По общему плану строения и афферентными и эфферентными связями гиппокамп в дорсовентральном направлении (в пределах одного поля) является однородной структурой [45, 48, 66, 80, 82]. Следовательно, гиппокампальные функциональные сегменты не претерпевают существенных изменений во всем гиппокампе. Это, видимо, является структурной основой того факта, что на всем продольном протяжении, т. е. в дорсовентральном направлении, гиппокамп является функционально однородным [5, 7—9, 16].

ЛИТЕРАТУРА

1. Андерсен П., Ломо Т. В кн.: Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы, «Наука», М., 1967, 5—13.
2. Артеменко Д. П. Нейрофизиология, 4, 531—539, 1972.
3. Брагин А. Г. В сб.: Лимбическая система мозга, Пушино-на-Оке, 1973, 141—160.
4. Брагин А. Г., Виноградова О. С., Емельянов В. В. Журн. высш. нерв. деят., 26, 605—611, 1976.
5. Виноградова О. С. Гиппокамп и память, «Наука», М., 1975.
6. Виноградова О. С., Брагин А. Г. Журн. высш. нерв. деят., 25, 410—420, 1975.
7. Виноградова О. С., Дудаева К. И. Журн. высш. нерв. деят., 21, 577—585, 1971.
8. Виноградова О. С., Бражник Е. С., Кичигина В. Ф., Стафехина В. С. В сб.: Гагские беседы, VII, «Мецниереба», Тбилиси, 1979, 288—307.
9. Гловели Т. Б. Роль афферентных систем в формировании нейронной активности гиппокампа, Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1981.
10. Гловели Т. Б. Мат. Всес. конф. «Взаимоотношения полушарий мозга», Тбилиси, 1982, 21.
11. Гловели Т. Б., Ахметелашвили О. К. Мат. V респ. науч. конф. физиол. вузов Грузии, Батуми, 1981, 122—126.
12. Иоселиани Т. К., Гловели Т. Б. Сообщения АН СССР, 97, 425—428, 1980.
13. Иоселиани Т. К., Гловели Т. Б. Нейрофизиология, 13, 556—558, 1981.
14. Кичигина В. Ф., Брагин А. Г. Нейрофизиология, 8, 259—266, 1976.
15. Культас К. Н. В сб.: Лимбическая система мозга, Пушино-на-Оке, 1973, 61—78.
16. Семенова Т. П., Виноградова О. С. Журн. высш. нерв. деят., 20, 1031—1042, 1970.
17. Adey W. R., Dunlop C. W., Hendrix C. E. Arch. Neurol., 13, 74—90, 1960.
18. Andersen P., Lomo T. Exp. Brain Res., 2, 247—260, 1966.
19. Andersen P., Lomo T. In: The Neuronal Control of Behavior, R. E. Whalen et al. (Ed), N. Y., Acad. Press, 1970, 3—26.
20. Andersen P., Loynning Y. In: Physiologie de l'hippocampe, Paris, Montpellier 1962, 23—45.
21. Andersen P., Bland V. H., Dudar J. D. Exp. Brain Res., 17, 152—168, 1973.
22. Andersen P., Bliss T. V. P., Skrede K. K. Exp. Brain Res., 13, 222—238, 1971.

23. Andersen P., Eccles J. C., Loynning Y. *Nature*, 198, 540—542, 1963.
24. Andersen P., Eccles J. C., Loynning Y. *J. Neurophysiol.*, 27, 592—607, 1964a.
25. Andersen P., Eccles J. C., Loynning Y. *J. Neurophysiol.*, 27, 608—619, 1964b.
26. Andersen P., Holmquist B., Voorhoeve P. E. *Acta Physiol. Scand.*, 66, 461—471, 1966.
27. Andersen P., Gross G. N., Lomo T., Sveen O. In: *The interneurons*, M. A. B. Brazier (Ed), Univ. Calif. Press, Los Angeles, 1969, 415—432.
28. Berger T. W., Swanson G. W., Milner T. A., Lynch G. S., Thompson R. F. *Brain Res.*, 183, 265—276, 1980.
29. Blackstad T. W. *J. Comp. Neurol.*, 105, 417—522, 1956.
30. Blackstad T. W. *Acta anat. (Basel)*, 35, 202—214, 1958.
31. Blackstad T. W., Brink K., Hem J., Jeune B. *J. Comp. Neurol.*, 138, 433—450, 1970.
32. Bliss T. V. P., Richards C. D. *J. Physiol. (Lond.)*, 214, 7, 1971.
33. Braidy I. V. In: *Biological and Biochemical Bases of Behavior* (Eds H. F. Harlow, C. N. Woolsey), Madison, The University of Wisconsin Press, 1958, 193—234.
34. Cajal R. S. *Studies on the Cerebral Cortex (Limbic Structures)*, London, Lloyd-Luke, 1955, 179.
35. Cajal R. S. *The Structure of Ammon's Horn*. Springfield, Charles C. Thomas, 1968.
36. Dichter M., Spenser W. A. *J. Neurophysiol.*, 32, 649—662, 1969.
37. Elazar Z., Adey W. R. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 23, 225—240, 1967.
38. Fujita Y., Sakata H. *J. Neurophysiol.*, 25, 208—222, 1962.
39. Gaarskjaer F. B. *J. comp. Neurol.*, 178, 73—88, 1978.
40. Gottlieb D. I., Cowan W. M. *J. comp. Neurol.*, 149, 303—422, 1973.
41. Grantyn A., Grantyn R. *Brain Res.*, 45, 87—100, 1972.
42. Herrick C. J. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 19, 7, 1933.
43. Hjorth-Simonsen A. *J. comp. Neurol.*, 147, 145—162, 1973.
44. Hjorth-Simonsen A. *J. comp. Neurol.*, 176, 495—514, 1977.
45. Hjorth-Simonsen A., Jeune B. *J. comp. Neurol.*, 144, 215—232, 1972.
46. Hjorth-Simonsen A., Laurberg S. *J. comp. Neurol.*, 174, 591—606, 1977.
47. Hjorth-Simonsen A., Zimmert J. *J. comp. Neurol.*, 161, 57—70, 1977.
48. Ibata Y., Desiraju T., Pappes G. D. *Exp. Neurol.*, 33, 103—122, 1971.
49. Ioseliani T. K., Glovelit B. XXVIII Intern. Congr. Physiol. Sci., 14, Abstr. of Lect. Symp. and Volunteer Papers, Budapest, 1980, abstr. N 1857, 485.
50. Isaacson R. L. *The Limbic System*, New York, London, Plenum Press, 1974, 279.
51. Krayniak P. F., Weiner S., Siegel A. *Brain Res.*, 189, 15—29, 1980.
52. Laurberg S. *J. Comp. Neurol.*, 184, 685—708, 1979.
53. Lewis P. R., Shute C. C. D. *Brain*, 90, 521—540, 1967.
54. Lomo T. *Exp. Brain Res.*, 12, 18—45, 1971.
55. Lorente de No R. *J. Psychol. Neurol. (Leipzig)*, 46, 113—177, 1934.
56. Lynch G., Smith R. L., Mensen P., Gotman C. *Exp. Neurol.*, 40, 516—524, 1973.
57. MacLean P. D. *Psychosom. Med.*, 11, 338—353, 1949.
58. Meibach R. C., Seigel A. *Brain Res.*, 134, 197—224, 1977.
59. Mosko S., Lynch G., Cotman C. W. *J. comp. Neurol.*, 152, 163—174, 1973.
60. Naistad P. H. *J. Z. Zellforsch.*, 76, 532, 1967.
61. Nauta W. J. H. *Brain*, 81, 319—340, 1958.
62. Paper J. W. *Arch. Neurol. Psychiat.*, Chicago, 38, 725—743, 1937.
63. Powell T. P. S. *Recent Progress in Psychiatry*, 1, 54—74, 1958.
64. Powell T. P. S., Cowan W. M. *Brain*, 78, 115—132, 1955.
65. Raisman G. *Brain*, 89, 317—398, 1966.
66. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. *Brain*, 88, 963—996, 1965.
67. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. *Brain*, 89, 93—108, 1966.
68. Rawlins J. N. P., Green K. F. *Exp. Brain Res.*, 28, 335—344, 1977.
69. Rose A. M., Hatterit T., Fibiger H. C. *Brain Res.*, 108, 170—174, 1976.
70. Segal M. *Brain Res.*, 94, 115—131, 1975.
71. Segal M., Bloom F. E. *Brain Res.*, 72, 79—97, 1974a.
72. Segal M., Bloom F. E. *Brain Res.*, 72, 99—114, 1974b.
73. Segal M., Bloom F. E. *Brain Res.*, 107, 499—511, 1976a.
74. Segal M., Bloom F. E. *Brain Res.*, 107, 513—525, 1976b.
75. Segal M., Landis S. *Brain Res.*, 78, 1—15, 1974.

76. Steward O. J. comp. Neurol., 167, 285—314, 1976.
77. Steward O. Brain Res., 183, 277—289, 1980.
78. Steward O., Scoville S. A. J. comp. Neurol., 169, 347—370, 1976.
79. Swanson L. W., Cowan W. M. J. comp. Neurol., 172, 49—84, 1977.
80. Swanson L. W., Cowan W. M. J. comp. Neurol., 186, 621—656, 1979.
81. Swanson L. W., Wyss J. M., Cowan W. M. J. comp. Neurol., 181, 681—716, 1978.
82. Vijayan V. K. Neuroscience, 4, 121—137, 1979.
83. Zimmer J. J. comp. Neurol., 142, 393—416, 1971.
84. Zimmer J., Hjorth-Simonsen A. J. comp. Neurol., 161, 71—102, 1975.

ჰიპოკამპის სემინტური აგებულება

თ. გლოველი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

არსებული სამეცნიერო ლიტერატურის კრიტიკული ანალიზის საფუძველზე ნაშრომში მოცემულია დაწვრილებითი მონაცემები ჰიპოკამპის სტრუქტურული ორგანიზაციის შესახებ. მრავალრიცხოვან მორფოლოგიურ და ელექტროფიზიოლოგიურ გამოკვლევათა განხილვა საშუალებას იძლევა დავასკვნათ, რომ როგორც აფერენტულ და ეფერენტულ, ისე შიდა ჰიპოკამპალურ კავშირებს მკაცრად შემოსაზღვრული, სემენტური ორგანიზაცია გააჩნიათ. სემენტური ორგანიზაცია გააბ-

რობებულია იმით, რომ ამ ნერვული გზების ბოჭკოები ზუსტად ერთმანეთის პარალელურად არიან განლაგებულნი და ამრიგად ხდება მათ მიერ ჰიპოკამპის მთელ სიგრძეზე ყოველი, ზუსტად შემოსაზღვრული უბნის ინერვაცია. მოცემულ მონაცემებში ჰიპოკამპში უნდა ფუნქციონირებდეს სემენტების მხოლოდ განსაზღვრული რაოდენობა, ამ სემენტთა რიცხვი კი დამოკიდებული უნდა იყოს იმაზე, თუ როგორია ტვინის მუშაობის ინტენსიობა.

THE LAMELLAR ORGANIZATION OF THE HIPPOCAMPUS

T. B. GLOVELI

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

S u m m a r y

An attempt has been made to survey the data available in the literature concerning the structural organization of the hippocampus. A number of morphological and electrophysiological studies has been considered and we have come to a conclusion that the afferent and efferent, as well as intrahippocampal connections have strictly lamellar organization. The premise of this latter is

that the fibres of the above-mentioned pathways run parallel to each other and consequently, innervate a definite, restricted area in the hippocampus in the longitudinal direction. At a given moment, only a definite amount of the hippocampal lamelli is functioning, the number of which, in dependence with the intensity of the cerebral activity, may vary within wide limits.

УДК 611.815

ГИСТОЛОГИЯ

О ПРЯМЫХ ПРОЕКЦИЯХ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЯДРА ЗАДНИХ БУГРОВ ЧЕТВЕРОХОЛМИЯ КОШКИ НА КОРУ КОНТРАЛАТЕРАЛЬНОГО ПОЛУШАРИЯ

Р. А. Канделаки, Н. К. Тотибадзе

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

Поступила в редакцию 20.07.1982

Методом терминальной дегенерации Наута-Гигаке в модификации Замбрицкого выявлены прямые связи задних бугров четверохолмия (ЗБЧ) с контралатеральной корой. Наряду с известными комиссурами (межбугровая и задняя комиссуры) в переходе этих волокон на контралатеральную сторону участвует также корковая комиссура — мозолистое тело (МТ), в основном его валик и ствол.

Хорошо выраженная прямая связь центрального ядра ЗБЧ отмечается в ассоциативной (поля 5, 7, 21), слуховой (поля 50, 52, 22) и зрительных (поля 17, 18) участках коры контралатерального полушария, что соответствует распределению прямых проекций на кору ипсилатеральной стороны, однако в количественном отношении на изучаемой стороне оно выражено слабее.

Известно, что ЗБЧ представляют собой важный подкорковый слуховой центр и обуславливают ряд сложных рефлекторных реакций. Скудные морфологические сведения о прямых проекциях тектума как на ипсилатеральную [1, 2, 5, 7], так и на контралатеральную кору больших полушарий [4, 6] дают повод к более подробному изучению этого вопроса. Наряду с другими комиссуральными волокна-

ми (межбугровая и задняя комиссуры) прямые связи тектума с корой противоположного полушария большого мозга отмечены также через корковую комиссуру — МТ [4, 6]. Целью данного исследования являлось изучение роли МТ в переходе прямых волокон от центрального ядра ЗБЧ на кору противоположного полушария.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

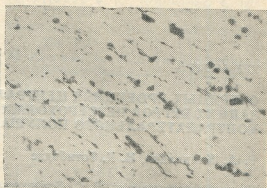
Исследование проведено на десяти половозрелых кошках. У трех из них на одной стороне стереотаксически повреждены дорсо-медиальная часть периферического и центрального ядер электродом, проведенным вертикально через кору большого мозга. У пяти кошек повреждена дорсо-медиальная часть центрального ядра ЗБЧ электродом, вставленным горизонтально через мозжечок, соответственно координатам стереотаксического атласа [8] (постоянный ток 0,7 мА в течение 40—60 с).

Контролем служили две кошки; одной из них электрод проводили вертикально через кору большого мозга, в другом случае электрод вводили горизонтально через мозжечок по тем же координатам без пропускающего тока. Операции проводили под нембуталовым наркозом в асептических условиях.

Постоперационный период длился 8 дней. Животных умерщвляли под эфирным наркозом. Мозг перфузировали и сохраняли в 10%-ном раство-

ре нейтрального формалина. Материал обрабатывали методом Наута-Гигаке в модификации И. А. Замбрижского [3]. На замораживающем микротоме со всего контралатераль-

препаратов наносили на схематический рисунок мозга кошки с обозначением



а

б

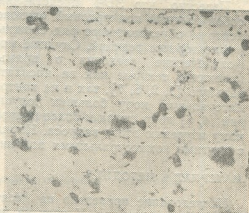
Рис. 1. Перерожденные волокна в валике (а) и в стволе (б) МТ при повреждении центрального ядра ЗБЧ. Импрегнация по Наута-Гигаке в модификации Замбрижского. $\times 200$

ного полушария брали каждый пятый срез в 25 мк. Результаты изучения

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первых трех случаях повреждение охватывало медиальную часть периферического и центральный участок дорсо-медиальной части центрального ядра ЗБЧ (диаметр повреждения $d_1=1,2$ мм, $d_2=1,4$ мм, $d_3=1,2$ мм). В остальных пяти случаях

Исследование материала с повреждением ЗБЧ как вертикально, через кору большого мозга, так и горизон-



б

Рис. 2. Перерожденные волокна в IV слое краевой извилины контралатерального полушария большого мозга (поле 17) — а и в IV слое супрасильвиевой извилины контралатерального полушария большого мозга (поле 5) — б при повреждении центрального ядра ЗБЧ. Импрегнация по Наута-Гигаке в модификации Замбрижского. $\times 200$

поврежден только центральный участок дорсо-медиальной части центрального ядра ЗБЧ (диаметр повреждения $d_4=1,2$ мм, $d_5, d_6=1,3$ мм, $d_7=1,4$ мм, $d_8=1,2$ мм).

тально, через мозжечок вставленным электродом, показало, что перерожденные волокна переходят в кору противоположного полушария в основном через валик и ствол МТ и в

меньшей мере через колено (рис. 1 а, б).

Перерожденные волокна, перешедшие через валик и ствол МТ, проходят в лучистый венец и распределяются до средних слоев коры (включая IV слой) в задней краевой (поля 17, 18) и в средней супрасильвиевой (передняя часть поля 7 и задняя часть поля 5) извилин (рис. 2 а, б).

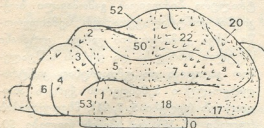


Рис. 3. Схематический рисунок дорсальной поверхности полушария и мозолистого тела. Точки — участки коры, в которых дегенерированные волокна достигают средних и верхних слоев; галочки — нижних слоев. Точки в МТ — участки основного перехода дегенерированных волокон — валик и ствол — при повреждении ЗБЧ

Сравнительно невелико количество волокон, доходящих до средних слоев коры передней супрасильвиевой (поле 5), передней эктосильвиевой (поле 50) и передней сильвиевой (поле 52) извилин. Хорошо выраженная дегене-

рация, доходящая только до нижних слоев коры, отмечается в задней супрасильвиевой (поле 21), средней супрасильвиевой (задняя часть поля 7) и задней эктосильвиевой (поле 22) извилинах.

Небольшое число перерожденных волокон, перешедших через колено МТ, распространяются в передних частях полушария до VI слоев задней сигмовидной (поля 3,4) и коронарной (поля 3,2,4В) извилин.

На медиальной поверхности коры больших полушарий дегенерированные волокна встречаются в верхне-сплениальной (поля 17,18), прямой (поле 12), поясной (поле 24), надсплениальной (поле 30) извилинах. Из них только в полях 17,18 дегенерированные волокна доходят до IV слоя. В остальных полях — только до VI слоя.

Таким образом, можно заключить, что волокна центрального ядра ЗБЧ в основном проходят в стволе и валике МТ и распространяются на слуховые, зрительные и ассоциативные области контралатеральной коры больших полушарий (рис. 3). Эти проекции соответствуют проекциям центрального ядра ЗБЧ на ипсилатеральную сторону коры, однако количественно выражены слабее.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бехтерев В. М. Проводящие пути спинного и головного мозга, I, СПб, 1896.
2. Бирючков Ю. В. Структура и функция нервной системы, «Медицина», М., 1965.
3. Замбрицкий И. А. Биол. эксп. биол. и мед., 14, 119—121, 1963.
4. Любимов Н. Н. Многоканальная организация афферентного проведения в анализаторных системах головного мозга, Автореф. докт. дисс., М., 1969.
5. Тотибадзе Н. К., Канделаки Р. А. Изв. АН ГССР, 3, 5, 430—434, 1977.
6. Тотибадзе Н. К., Канделаки Р. А. Сообщения АН ГССР, 88, 2, 461—464, 1977.
7. Тотибадзе Н. К., Канделаки Р. А. Сообщения ГССР, 97, 2, 457—460, 1980.
8. Reinoso-Suarez F. Topographycher Hirnatlas der Katze für experimentale physiologische Untersuchungen. Herausgegeben von E. Marek, A. G. Darmstadt, 1961.

რ. კანდელაკი, ნ. თოთიბაძე

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

რ ე ზ ი უ მ ე

კატის ოთხგორაკის უკანა ბორცვების ცენტრალური ბირთვის ცალმხრივი ელექტროლიზური დაზიანების შემდეგ ნაუტაგიგაქსის ტერმინალური დეგენერაციის მეთოდით (ზამბრჰიტსკის მოდიფიკაცია) გამოვლენილია მისი ტრანსკალოზალური კავშირები კონტრალატერალური ჰემისფეროს ქერქთან.

დადგინდა, რომ უკანა ბორცვების ცენ-

ტრალური ბირთვიდან გამომავალი ბოჭკოები კონტრალატერალურ ჰემისფეროში, სხვა კომისურების გარდა, კორძიანი სხეულის მორგვისა და ღეროს საშუალებით გადადიან და უმთავრესად კონტრალატერალური ჰემისფეროს ქერქის ასოციაციურ (ველები 5, 7, 21), მხედველობის (ველები 17, 18) და სმენის (ველები 50, 52, 22) უბნებში ბოლოვდებიან.

ON THE DIRECT PROJECTIONS OF THE INFERIOR COLLICULAR CENTRAL NUCLEUS TO THE CORTEX OF THE CONTRALATERAL HEMISPHERE IN CATS

R. A. KANDELAKI, N. K. TOTIBADZE

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

Summary

Using the terminal degeneration method of Nauta—Gygax as modified by Zambrzhitski direct connections of the inferior colliculus with the contralateral cortex were revealed. The degenerated fibres were found to cross the contralateral side, except for the known commissures (intercollicular and posterior) via such a cortical commissure as the corpus callosum, mainly via the splenium and truncus.

A prominent direct connection of central nucleus of the inferior colliculus was found in the association (areas 5, 7, 21), auditory (areas 50, 52, 22) and visual (areas 17, 18) cortices of the contralateral hemisphere that is comparable with the distribution of direct projection over the cortex of the ipsilateral side. However, degeneration is less pronounced on the studied side than on the ipsilateral.

УДК 577.159

БИОХИМИЯ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КАЛЬМОДУЛИНА С Mg, Ca-АТФазой СИНАПТИЧЕСКИХ МЕМБРАН

Д. Г. Микеладзе, Д. Т. Дзnelадзе, Н. В. Козаева

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

Поступила в редакцию 03.09.1982

Исследовали действие кальмодулина и норадреналина на Mg Ca-АТФазу синаптических мембран. Было найдено, что ингибирующий эффект норадреналина на Mg, Ca-АТФазу обусловлен транслокацией мембранного кальмодулина в цитозоль. Показано, что после транслокаций кальмодулина понижалась активность Mg, Ca-АТФазы. Ингибирующий эффект норадреналина полностью восстанавливался добавлением кальмодулина. Процессу транслокации кальмодулина сопутствовало фосфорилирование низкомолекулярных белков. Предполагается, что транслокация кальмодулина в ответ на действие нейротрансмиттеров является одним из механизмов, осуществляющих регуляцию концентрации ионов кальция.

В функциональной активности нервной ткани ионам кальция принадлежит ведущая роль. Они принимают участие в регуляции синтеза и высвобождения нейротрансмиттеров, в работе сократительных элементов и аксоплазматического транспорта, в чувствительности рецепторных белков и во многих других процессах нервной клетки [7]. Большинство из них осуществляется после иммобилизации ионов кальция с мультифункциональным белком — кальмодулином [3].

Концентрация кальмодулина в нервной ткани довольно высока и составляет 10^{-5} М [7]. Основная часть этого белка представлена в цитозоле [11]. Учитывая низкое содержание ионов кальция в цитоплазме нервных окончаний (примерно — 10^{-7} М [5]) и принимая во внимание высокое сродство Ca^{2+} к кальмодулину ($K_d = 10^{-6}$), следует заключить, что этот

белок выполняет роль основного акцептора ионов кальция и опосредует физиологическое действие последних.

Перераспределение кальмодулина между субклеточными структурами имеет важное функциональное значение. В частности, показано, что при нагрузке животных психотропными веществами происходит транслокация кальмодулина из мембраны в цитозоль. Этот процесс изменяется также при разных функциональных состояниях животного [6]. Однако, несмотря на большую значимость этого факта, механизм транслокации кальмодулина все еще остается невыясненным.

В данном сообщении обсуждается возможность освобождения кальмодулина из синаптических мембран и приводятся доказательства того, что этот процесс регулируется норадреналином.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Синаптические мембраны получали по Де Робертису и др. [4]. Препарат кальмодулина выделяли и очищали по Лин и др. [9]. Определение Mg,

Ca-АТФазной активности проводили по методу, описанному ранее [1]. В соответствующих опытах вносили в конечной концентрации: норадрена-

лин — 5×10^{-5} М; цАМР — 10^{-6} М; кальмодулин — 5×10^{-7} М; трифторфеназин — 10^{-6} М.

Освобождение кальмодулина из синаптических мембран изучали после их инкубирования с норадреналином (5×10^{-4} М). В этих опытах инкубационная среда содержала: 400 мкг/мл белков синаптических мембран; $MgCl_2$ — 3×10^{-3} М; АТФ — $1,5 \times 10^{-3}$ М; $CaCl_2$ — 10^{-6} М. Инкубирование проводили в течение 10 мин при $37^\circ C$, после чего смесь охлаждали и центрифугировали при 24000 xg 90 мин. Надосадочную жидкость нагревали в течение 5 мин при $90^\circ C$, центрифугировали при 5000 xg 10 мин и диализировали против 50 мМ трис-НСl, рН 7,4. В диализате определяли количество кальмодулина по способности этого белка активировать Mg, Ca-АТФазу.

Обработанные вышеописанным методом синаптические мембраны после удаления супернатанта пересаждали в 50 мМ трис-НСl, рН 7,4, повторным

центрифугированием и в полученных мембранах определяли Mg, Ca-АТФазную активность.

В тех опытах, где определяли величину фосфорилирования освобожденных из синаптических мембран белков, в инкубационную среду вносили γ - ^{32}P -АТФ (5 мкКи). После кипячения, центрифугирования и диализа надосадочной жидкости проводили электрофорез в блоке 12,5% полиакриламидного геля по методу Леммли [8]. После окраски и промывания гель сушили, помещали между слоями целлофана и рентгеновской пленкой РМ-1. Радиоавтографирование проводили в течение 5—7 дней, пленку проявляли и денситометрировали.

Белок определяли по методу Лоури и др. [10].

В работе были использованы: норадреналин фирмы «Koch-Light» (Англия), цАМФ и АТФ фирмы «Reanal» (Венгрия), трифторфеназин фирмы ВУК (ФРГ).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования, проведенные с целью изучения действия кальмодулина на Mg, Ca-АТФазу, привели к заключению, что этот белок, в зависимости от его концентрации, увеличивает активность фермента (рис. 1). Полуак-

специфически блокирующее действие кальмодулина, снимало активирующий эффект последнего.

Нами ранее было показано, что норадреналин ингибирует Mg, Ca-АТФазную активность синаптических мембран [1]. Добавление кальмодулина в инкубационную среду, содержащую норадреналин, уменьшало ингибирующее действие амина. При непрерывной регистрации накопления АДФ было найдено, что заторможенная норадреналином АТФазная реакция возвращается к исходному уровню после добавления кальмодулина (рис. 2). И, наоборот, активирующее действие кальмодулина полностью снимается при последующем внесении норадреналина в инкубационную среду. При одновременном присутствии кальмодулина и норадреналина в реакционной среде Mg, Ca-АТФазная активность не изменяется, но стимулируется при увеличении концентрации кальмодулина. Ингибирующий эффект 50 мкМ норадреналина полностью снимается 150 нМ кальмодулина.

Вышеизложенная зависимость АТФазной активности от концентрации но-

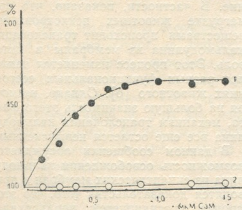


Рис. 1. Действие кальмодулина на Mg, Ca-АТФазную активность синаптических мембран. Черные кружки — контроль; белые — в присутствии трифторфеназина

симальная активация Mg, Ca-АТФазы происходила при концентрации кальмодулина, равной 450 нМ. Антипсихотическое соединение трифторфеназин,

радреналина и кальмодулина дает право предположить, что кальмодулин удаляется из мембран при действии норадреналина, вследствие чего происходит снижение ферментативной активности АТФазы. Для проверки этого предположения мы изучили переход кальмодулина в растворимую фракцию после инкубирования синаптических мембран с норадреналином. С этой целью кальмодулин после соответствующей инкубации мембран выделяли из надосадочной фракции и испытывали его активность в отношении Mg, Ca-АТФазы. Специфичность действия этого белка определяли с помощью трифторфеназина.

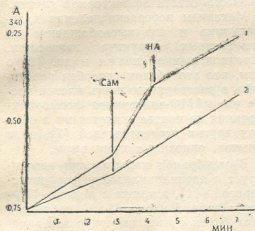


Рис. 2. Кривая накопления продукта Mg, Ca-АТФазной реакции в присутствии норадреналина и кальмодулина: 1—контрольные мембраны; 2—мембраны, пересаженные после обработки 10^{-5} М норадреналина

Определение содержания кальмодулина в надосадочной фракции показало, что после инкубирования синаптических мембран с норадреналином его содержание в растворимой части увеличивается. Из табл. 1 видно, что мембраны, пересаженные после инкубации с норадреналином, имеют меньшую удельную Mg, Ca-АТФазную активность, чем контрольные препараты. Однако активность этой АТФазы восстанавливалась после добавления кальмодулина, выделенного из супернатанта обработанных норадреналином мембран, и достигала контрольного уровня. Причем добавление трифторфеназина снимало активирующий эффект кальмодулина. Надосадочная жидкость пересаженных

контрольных мембран не увеличивала Mg, Ca-АТФазную активность ни тех же контрольных мембран, ни мембран, полученных после обработки норадреналином. Подобное изменение Mg, Ca-АТФазной активности синаптических мембран после действия норадреналина и ее способность восстанавливаться в присутствии добавленного кальмодулина свидетельствует о мобильности этого белка и его способности к транслокации в ответ на действие нейротрансмиттера.

Для выяснения механизмов освобождения кальмодулина из мембран было предпринято изучение степени фосфорилирования растворимых белков в вышеописанных условиях. Радиоавтографический анализ электрофореграммы белков надосадочной жидкости после инкубирования синаптических мембран с норадреналином показал, что кальмодулин в этих условиях не фосфорилируется (рис. 3). Фосфорилирование освобожденного кальмодулина не происходило также и после обработки синаптических мембран цАМФ. Радиоактивность в этом случае повышалась лишь в белковых фракциях, имеющих молекуляр-

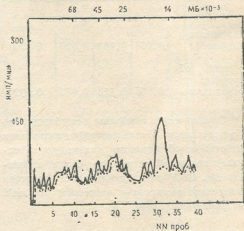


Рис. 3. Радиоавтография фосфорилированных белков надосадочной жидкости после пересаживания синаптических мембран. Прерывистая линия — надосадочная жидкость контрольных мембран; сплошная линия — пересаженных после инкубирования с норадреналином синаптических мембран

ные веса в пределах 13000—15000. Указанные белки освобождались с синаптических мембран совместно с кальмодулином. Полученные данные

свидетельствуют о том, что транслокация кальмодулина из мембран не является следствием его фосфорилирования протеинкиназами.

Таким образом, при инкубировании синаптических мембран с норадреналином происходит освобождение каль-

модулина из мембран и его переход в растворимую фракцию. Транслокация кальмодулина сопровождается понижением Mg, Ca-АТФазной активности синаптических мембран, и этот процесс зависит от концентрации нейротрансмиттера.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Mg, Ca-АТФаза синаптических мембран является одной из ведущих ферментных систем, регулирующих внутриклеточный уровень ионов кальция. В силу своего высокого сродства к этим ионам и большой реакционной скорости этот фермент способен кон-

центрацию ионизированного кальция [2, 3]. Поэтому перераспределение кальмодулина между субклеточными фракциями и малейшие изменения его содержания в цитозоле приводят к сдвигам во внутриклеточных превращениях в результате изменения «кальциевого» ответа эффекторной клетки.

Таблица 1

Действие норадреналина на освобождение кальмодулина из синаптических мембран*

Условия инкубирования мембран	Mg, Ca-АТФазная активность			
	Контроль	Добавленная растворимая фракция		
		из обработанных норадреналином мембран	из необработанных норадреналином мембран	—ТФФ

мкмоль Фн в мин

Контрольные мембраны	0,120	0,180	0,120	0,120
Мембраны, обработанные норадреналином	0,065	0,110	0,065	0,072

* Синаптические мембраны инкубировались с норадреналином. После центрифугирования количество освобожденного кальмодулина определяли по способности этого белка активировать Mg, Ca-АТФазу. Специфичность действия кальмодулина тестировали внесением 10 мкМ трифторфеназина (ТФФ)

тролировать клеточные процессы как в пост-, так и в пресинаптических мембранах [2]. Поэтому регуляция активности Mg, Ca-АТФазы нейротрансмиттерами приобретает важное значение в биохимических реакциях, опосредуемых ионами кальция.

Действие на внутриклеточные процессы ионы кальция в основном оказывают посредством многофункционального белка — кальмодулина. Основная часть этого белка находится в цитозоле, в которой он регулирует кон-

центрацию ионизированного кальция [2, 3]. Поэтому перераспределение кальмодулина между субклеточными фракциями и малейшие изменения его содержания в цитозоле приводят к сдвигам во внутриклеточных превращениях в результате изменения «кальциевого» ответа эффекторной клетки. Механизм перераспределения кальмодулина и его высвобождение из мембранных структур неизвестен. Предположение Гнеджи и др. [6] о том, что этот белок способен переходить в растворимую часть клетки после его цАМФ-зависимого фосфорилирования не подтверждается ни в опытах других исследователей [7], ни в опытах, описанных нами выше.

В мембранах кальмодулин ассоциирует с аденилциклазой и фосфоэстеразой [11], а также с Mg, Ca-АТФазой (табл. 1 и рис. 1). С последней этот белок связан прочно и в определенных условиях, в частности при действии норадреналина, может транслоцироваться в цитозоль (табл. 1). Диссоциация кальмодулина с мембраны может привести к понижению активности Mg, Ca-АТФазы, что объясняет ингибирующий эффект многих нейротрансмиттеров, полученных нами ранее при исследовании этой ферментной системы [1].

Полученные данные позволяют предположить, что кальмодулин в нервной ткани, кроме «обычной» функции регуляции активности ряда ферментных систем, принадлежит и другая, более характерная роль. По-видимому, такой функцией кальмодулина является его быстрое перераспределение между субклеточными структурами в ответ на действие нейротрансмиттеров. Сопряженное с входом кальция освобождение кальмодулина и переход его в пре- и постсинаптические области могли бы быть теми факторами, которые регулируют внутриклеточное действие этих ионов.

1. Козаева Н. В., Микеладзе Д. Г. Изв. АН ГССР, сер. биол., 8, 42—46, 1982.
2. Blaustein M. P., Ratzlaff R. W., Kendrick N. K. Ann. N. Y. Acad. Sci., 2, 195—212, 1978.
3. Cheung W. Y. Science, 4420, 207, 19—27, 1980.
4. De Robertis E., Rodrigues de Liores Arnaiz G. Handbook of Neurochem. (Laithe A. ed), Plenum Press, N. Y.—London, 1965, 365—392.
5. Di Polo R., Beauge L. Nature, 278, 273—281, 1979.
6. Gnegy M. E., Costa E. Ess. Neurochem. Neuropharmacol., 4, 250—282, 1980.
7. Alee C. B., Crouch T. H., Richman P. C. Ann. Rev. Biochem., 49, 489—515, 1980.
8. Laemmli U. K. Nature, 227, 680—685, 1975.
9. Lin Y. M., Liu Y. P., Cheung M. Y. J. Biol. Chem., 249, 4943—4954, 1974.
10. Lowry O. H., Rosenraugh N. J., Farr A. L., Rundell R. S. J. Biol. Chem., 193, 265—275, 1951.
11. Teshima Y., Kakiuchi S. J. Cycl. Nucl. Res., 4, 219—231, 1978.

კალმოდულინის ურთიერთქმედება სინაფსური მემბრანების Mg, Ca-ატფაზასთან

დ. მიქელაძე, დ. ძნელაძე, ნ. კოზაევა

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

რეზიუმე

შესწავლილ იქნა კალმოდულინისა და ნორადრენალინის მოქმედება სინაფსური მემბრანების Mg, Ca-ატფაზაზე. აღმოჩნდა, რომ Mg, Ca-ატფაზაზე ნორადრენალინის შემკავებელი ეფექტი გამოწვეულია მემბრანული კალმოდულინის გადასვლით ხსნად ფრაქციაში. ნაჩვენებია, რომ კალმოდულინის ტრანსლოკაციას თან სდევს Mg, Ca-ატფაზური აქტივობის დაქვეითება, ნორადრენალინის შემკა-

ვებელი ეფექტი მთლიანად იხსნება კალმოდულინის დამატებით. კალმოდულინის ხსნად ფრაქციაში გადასვლა იწვევს დაბალმოლეკულური ცილების ფოსფორილირებას. შესაძლოა, რომ ნეიროგადამცემების მოქმედების საპასუხოდ კალმოდულინის ხსნად ფრაქციაში გადასვლა წარმოადგენს კალციუმის იონების კონცენტრაციის ერთ-ერთ მარეგულირებელ მექანიზმს.

INTERACTION OF CALMODULINE WITH THE SYNAPTIC MEMBRANE Mg, Ca-ATPase

D. G. MIKELADZE, D. T. DZNELADZE, N. V. KOZAEVA

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

Summary

The study of the effect of noradrenaline on the synaptic membrane Mg, Ca-ATPase activity shows that these substances can inhibit this enzyme. This effect of noradrenaline is abolished by calmoduline.

incubation of synaptic membranes with noradrenaline calmoduline is released from the synaptic membrane. The process of translocation is accompanied by the decrease of the Mg, Ca-ATPase activity.

It has been shown that during the

УДК 581.16:581.8

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТА ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ПОЛОВОСТЬЮ

Е. И. Чхубианишвили, Т. А. Кезели, Д. В. Котаева

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 05.05.1982

Анатомическому исследованию подвергалась большая группа растений, принадлежащая к различным таксонам. Выяснилось, что наибольшее выражение диморфности сказывается в различном числе устьиц, их площади и устьичном индексе листьев двудомных растений. Указанные показатели выше у женских представителей, что, по-видимому, можно объяснить известным фактом о более интенсивном процессе водоснабжения и транспирации женских растений, по сравнению с мужскими.

Изучение процессов, связанных с полом и половым размножением, а также исследование различных типов половости является одной из важнейших проблем современной биологии. Так как половость накладывает отпечаток на всю организацию живого существа и обычно даже определяет эту организацию, то половые признаки тем самым вовлекаются в выполнение многих функций организма, помимо половой сферы. Наиболее совершенное развитие полового диморфизма нужно, очевидно, искать у двудомных растений.

Многочисленные исследования [8], [8, 17, 18] растительных организмов дали возможность вскрыть разницу между полами у растений, в особенности в начальной стадии развития целого растения и отдельных органов. Установление закономерностей нуклеинового обмена диморфных растений сыграло большую роль в прогнозировании направления сексуализации [2, 3, 11, 12, 13, 16]. М. Х. Чайлахяном с сотрудниками разработаны вопросы гормональной регуляции и влияние регуляторов роста на проявление пола у растений [22, 23]. Исследование мембранных белков хлоропластов подтвердило различие в их фракционном составе у раздельнополых особей [14, 15].

Наряду с поисками размежевания полов по биохимическим показателям, установлены различия физиологических функций у женских и мужских растений. Показана большая фотосинтетическая активность и ее продуктивность в листьях женских особей [20, 21]. В многочисленных исследованиях показано резкое различие окислительно-восстановительного метаболизма двудомных растений: так, активность пероксидазы и оксидазы в сезонной динамике больше в тканях женских растений [10].

Обнаружена закономерность в содержании воды в зависимости от пола как в вегетативных, так и генеративных органах. В женских растениях, по сравнению с мужскими, наблюдается большее содержание воды. Транспирационная функция совершается на более высоком уровне у женских растений [8]. Несомненно, что процесс транспирации во многом зависит от структурных особенностей тканей и устьичного аппарата. Изучение эпидермы листа в связи с половостью представляет большой интерес, что и явилось целью данной работы.

Материалом для исследования по-

служили одновозрастные двудомные растения, произрастающие в одинаковых условиях в Тбилиском, Батумском и Сухумском ботанических садах. Была подобрана группа: травянистых — *Smilax excelsa* L., *Dioscorea caucasica* L., *Tamus communis* L., древесных вечнозеленых — *Laurus nobilis* L., *Ilex aquifolium* L., *Eurya Japonica* Thunb., *Ternstroemia japonica* Thunb., *Phoenix Roebelinii*., *Trachycarpus excelsa* Wendl. и листопадных растений — *Ginkgo biloba* L., *Salix alba* L., *Morus alba* L., *Ailantnus altissima* Swingl., *Pistacia mutica* Fisch et Mey., *Diospyros lotus* L.

Анатомический анализ эпидермы листа производился на живом материале. Поверхностные срезы эпидермы производились ручной бритвой или на микротоме. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата, всегда в одинаковых для обоих полов увеличении. Для определения типов устьиц была использована классификация Меткалфа и Чока [25], а также А. Я. Штрюмберг [24]. Описание проекции побочных клеток и их

семенные растения с папоротникообразными. Расцвет гинкговых падает на мезозойскую эру. Гинкго широко культивируется в Китае и Японии, как священное дерево. У гинкго лист широкий у верхушки и узкий в основании. Он имеет многочисленные дихотомически ветвящиеся жилки. Листья женских растений крупнее и шире листьев мужских особей. Верхняя эпидерма тонкостенная, однослойная. Проекция клеток верхней эпидермы — вытянутая, антиклинальные стенки — волнистые. У мужских особей волнистость более выражена. Листья гинкго гипостоматические, устьица погруженные, округлые. Число устьиц на 1 мм² у женских особей больше, чем у мужских; больше у них также площадь устьиц и устьичный индекс. Устьица окружены неопределенным числом клеток, неотличимых по размерам и форме от остальных клеток эпидермы. Тип устьичного аппарата — ранукулоидный.

Финиковая пальма (*Phoenix Roebelinii* L.) распространена в поясе тропиков и прилежащем к ним поясе субтропиков Африки и Азии. Ствол оди-

Таблица
Некоторые анатомические показатели эпидермы листа двудомных растений

Растения	Число устьиц		Площадь устьиц (мкм)		Устьичный индекс	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
<i>Ginkgo biloba</i> L.	261 ± 10	251 ± 12	126,9 ± 30	980,0 ± 25	17	15
<i>Phoenix Roebelinii</i>	238 ± 15	222 ± 9	816,2 ± 41	636,2 ± 35	5	4
<i>Trachycarpus coccelsa</i> Wendl.	288 ± 21	272 ± 25	386,4 ± 20	358,5 ± 28	6	6
<i>Smilax excelsa</i> L.	72 ± 5	47 ± 4	502,8 ± 25	442,2 ± 20	9	6
<i>Dioscorea caucasica</i> L.	195 ± 21	91 ± 20	335,3 ± 21	263,2 ± 28	17	9
<i>Tamus communis</i> L.	341 ± 30	147 ± 20	299,6 ± 30	306,2 ± 25	16	13
<i>Salix alba</i> L.	240 ± 25	157 ± 31	355,5 ± 10	340,8 ± 6	11	7
<i>Morus alba</i> L.	565 ± 31	429 ± 10	170,7 ± 10	169,7 ± 10	11	10
<i>Ailantnus altissima</i> Swingl.	206 ± 12	192 ± 10	656,3 ± 20	429,6 ± 30	9	8
<i>Pistacia mutica</i> Fisch. et Mey	370 ± 20	303 ± 15	311,6 ± 13	286,1 ± 10	8	7
<i>Ilex aquifolium</i> L.	198 ± 15	178 ± 5	805,4 ± 15	712,2 ± 10	7	6
<i>Eurya japonica</i> Thunb.	363 ± 10	285 ± 12	852,2 ± 15	466,1 ± 20	18	13
<i>Ternstroemia japonica</i> Thunb.	224 ± 18	125 ± 20	687,2 ± 20	570,2 ± 25	10	7
<i>Diospyros lotus</i> L.	242 ± 15	146 ± 10	275,6 ± 15	258,8 ± 20	10	7
<i>Laurus nobilis</i> L.	298 ± 10	266 ± 12	620,6 ± 15	586,0 ± 10	13	13

очертания производились по терминологии Захаревича [4]. Для характеристики эпидермы листа хвойных использовали исследования И. М. Свешниковой [19]. Все цифровые данные обработаны статистически и приводятся в таблице.

Гинкго (*Ginkgo biloba* L.) представляет собой звено, связывающее

ночный, на верхушке увенчанный коронной непарноперисто-расщепленных листьев. Верхняя и нижняя эпидерма листьев покрыта толстой кутикулой. Верхняя эпидерма представлена несколькими рядами клеток. Первый — ряд более мелких, толстостенных клеток. Клетки эпидермы листьев женских растений несколько крупнее. К



адаксиальной стороне листа примыкают клетки гиподермальной склеренхимы, расположенные группами. Проекция клеток верхней эпидермы прямоугольная с прямолинейными антиклинальными стенками. Нижняя эпидерма однослойная, клетки вытянутые, толстостенные, несколько крупнее у женских особей. Устьица располагаются параллельными рядами. Тип устьичного аппарата — тетрацитный; замыкающие клетки окружены четырьмя побочными клетками, из которых две латеральные и две полярные. Число устьиц на 1 мм^2 у женских особей несколько больше, чем у мужских. Устьичные клетки вместе с побочными намного крупнее остальных клеток эпидермы. Площадь устьиц у женских представителей больше, чем у мужских особей, выше у них также устьичный индекс.

Трахикарпус (*Trachycarpus excelsa* Wendl.) — растение с высоким стройным стволом (до 10 м), имеет широкое распространение в культуре субтропических областей всего земного шара. В ископаемом состоянии остатки пальм известны в СССР с палеогена и до олигоцена.

Пластинка листа веерообразная, рассеченная, сверху — темнозеленая, снизу — сизоватая. Верхняя эпидерма листьев состоит из двух рядов клеток. Наружный ряд мелкоклетный, толстостенный, нижний — состоит из крупных толстостенных клеток. Лист амфистоматический. Устьица располагаются с обеих сторон листа. На верхней эпидерме устьица малочисленны. Тип устьиц — тетрацитный. Они располагаются параллельными рядами. Число устьиц на 1 мм^2 и их площадь у женских особей больше. Устьица погруженные.

Сассапариль высокий (*Smilax excelsa* L.) — кустарниковые лианы с вьющимися или лазящими стеблями. Листорасположение — очередное, листья кожистые с дугообразными основными жилками. Верхняя эпидерма без устьиц. Клетки верхней эпидермы распланные, крупно-волнистые, форма извилистости покровных клеток — У-образная. Число клеток верхней эпидермы на 1 мм^2 у женских особей больше, чем у мужских. Лист гипостоматический. Устьица аномоцитные. Замыкающие клетки округлые. Число устьиц, площадь их и

устьичный индекс выше у женских особей.

Диоскорея кавказская (*Dioscorea caucasica* L.) — растение с голыми побегами. Листья очередные или почти супротивные, нижние — мутовчатые, заостренные, сверху голые, снизу по жилкам покрыты короткими волосками.

Верхняя эпидерма листьев с крупными клетками. Проекция клеток распланированная с извилистыми антиклинальными стенками. Кутикула гладкая. Лист с обеих сторон покрыт волосками, расположенными в одиночку и пучками. Встречаются также многоклеточные железистые волоски. Лист гипостоматический. Устьица аномоцитные, чуть удлиненные. Число устьиц у растений женского пола на 1 мм^2 намного больше, чем у мужских. Устьица располагаются на одном уровне с основными клетками эпидермы или выдвигаются над ними. Женские особи намного превосходят мужские экземпляры по площади устьиц и устьичному индексу.

Тамус обыкновенный (*Tamus communis* L.) — травянистое растение, растет на Кавказе, в Крыму. Листья глубоко сердцевидные. Верхняя эпидерма листьев с крупными распланными клетками, их антиклинальные стенки извилистые. Лист тамуса гипостоматический. Устьица округлые, аномоцитные с тремя-четырьмя околоустьичными клетками. Число устьиц на 1 мм^2 у листьев женских растений почти вдвое больше, чем у мужских. Покровные клетки нижней эпидермы распланные, с извилистыми стенками. На нижней эпидерме железистые многоклеточные волоски.

Ива белая (*Salix alba* L.) — листопадное дерево, растет по берегам рек, ручьев, в поймах. Листья ивы белой простые, ланцетовидные, расположены спирально. Верхняя эпидерма однослойная. Устьица располагаются в основном на нижней стороне листа. В небольшом количестве встречаются на верхней эпидерме. Лист амфистоматический. Проекция клеток верхней эпидермы многоугольная, антиклинальные стенки прямолинейные. Тип устьица — парацитный, на нижней эпидерме встречаются также аномоцитные устьица.

Листовая пластинка — с нижней гиподермой, обнаруживающей тенден-

цию перехода к хлоренхиме. В клетках нижней гиподермы иногда можно наблюдать некоторое количество хлоропластов [5]. Клетки нижней эпидермы многоугольные с прямолинейными стенками. Основной признак эпидермальной ткани ив, как отмечают В. Г. Александров и Е. А. Мирославов [1] — табличатость клеток.

Устьица округлые, расположены диффузно. Число устьиц у женских особей больше, чем у мужских. Устьица располагаются на одном уровне с остальными эпидермальными клетками. Женские особи имеют по сравнению с мужскими большую площадь устьиц; выше у них и устьичный индекс.

Тута белая (*Morus alba L.*) с древних времен разводится ради листьев, которыми выкармливают шелковичного червя, и как плодовое дерево. Листья туты гладкие, широкоовальные или яйцевидные. Листья мужских особей — цельные, женских — рассеченные на лопасти. Эпидермальные клетки женских особей крупнее мужских. В проекции клетки многоугольные с прямолинейными стенками.

С адаксиальной стороны видны основания цистолитов. Устьица только на нижней стороне листа, мелкие аномоцитные и актиноцитные. Околоустьичных клеток 4—7. Число устьиц на 1 мм^2 , устьичный индекс и площадь устьиц у женских особей больше по сравнению с мужскими.

Айлант высочайший (*Ailanthus altissima Swinkl.*) является довольно ценной декоративной породой, благодаря красивым, крупным листьям, быстрому росту, устойчивости к дыму, вредителям. Листья сложные, непарноперистые. Гипостоматический лист имеет однослойную верхнюю эпидерму. Клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней, многоугольные с прямолинейными антиклинальными стенками. На эпидерме встречаются одноклеточные волоски. Нижняя эпидерма покрыта складчатой кутикулой. Эпидермальные клетки абаксиальной стороны листа многоугольные с прямыми стенками. Устьица округлые аномоцитные и актиноцитные. Площадь устьиц, устьичный индекс, число устьиц больше у женских особей.

Фисташка (*Pistacia mutica Fisch. et Mey.*) — листопадное дерево. Жен-

ские растения выше мужских; кроны их более густая. Листья мужских особей имеют 5—9 мелких листочков, женских — 3—5 более крупных листка. Верхняя эпидерма листьев однослойная. Клетки со слегка извилистыми антиклинальными стенками. Лист гипостоматический. Устьица располагаются на нижней стороне листа. Замыкающие клетки окружены 5—7 обкладочными клетками. Число устьиц на 1 мм^2 , площадь их и устьичный индекс выше у женских особей.

Покровные клетки нижней эпидермы — распластанные в проекции, стенки их редко-извилистые. Размеры клеток нижней эпидермы женских и мужских особей не отличаются.

Хурма обыкновенная (*Diospiros lotus L.*) — плодовое, декоративное дерево. Листья настолько богаты витамином С, что могут быть использованы в витаминной промышленности. Женские растения с более густой и раскидистой кроной, мужские мелколистны. Листопад у мужских особей начинается намного раньше. Листья плотно-перепончатые. Сверху ярко-зеленые с рассеянными волосками, снизу более светлые и опушенные. Верхняя эпидерма листьев однослойная с толстой кутикулой. Эпидермальные клетки многоугольные с прямолинейными антиклинальными стенками. Лист гипостоматического типа. Проекция клеток нижней эпидермы распластанная, очертания стенок — извилистые. Устьица аномоцитные с 4—6 побочными клетками. Число устьиц на 1 мм^2 и площадь их больше у представителей женского пола; выше также и их устьичный индекс.

Лавр благородный (*Laurus nobilis L.*) — вечнозеленое дерево или кустарник. Разводят как эфиромасличное и пряное растение, широко используется в пищевой промышленности и медицине. В третичном периоде лавровые были распространены в областях ныне умеренного и даже холодного климата. Отпечатки листьев обнаружены в отложениях неогена и палеогена в северном полушарии. Листья простые, кожистые с перистым жилкованием. Диморфизм сказывается в габитусе самого растения. Женские экземпляры имеют более густую крону и крупные листья.

Верхняя эпидерма листа однослойная, клетки слегка вытянутые с глубо-

ко амевовидно-извилистыми стенками. Устьиц верхняя эпидерма не содержит.

Клетки нижней эпидермы походят по форме на клетки верхней, стенки их извилисто-волнистые. Характер расположения устьиц — диффузный. Тип устьичного аппарата аномоцитный. Устьица окружены 4—5 клетками, не отличающимися от обычных клеток эпидермы. Число устьиц на 1 мм^2 у женских особей несколько больше, чем у мужских. Устьица овально-ромбические. Площадь устьичных клеток больше у женских представителей.

Падуб остролистный (*Ilex aquifolium* L.) имеет кожистые листья, блестящие сверху и более светлые и матовые снизу. Верхняя эпидерма листьев двухслойная, покрыта толстой кутикулой. Клетки наружного слоя намного мельче, прямоугольные, местами распластанные у женских растений. Стенки прямые или слегка волнистые. Клетки мужских особей многоугольные, антиклинальные стенки их прямолинейные. Лист гипостоматический. Устьица энциклоцитные, число и площадь их больше у женских особей, выше также их устьичный индекс.

Эврия японская (*Eurya japonica* Thunb.) имеет эллиптические, блестящие листья с однослойной верхней эпидермой. Клетки в проекции округло-извилистые. Устьица только на нижней стороне листа. Форма устьиц округлая; располагаются они группами. Клетки нижней эпидермы женских особей несколько крупнее, округлые, со слабо извилистыми стенками. Тип устьиц аномоцитный. Число устьиц на 1 мм^2 у женских особей больше, чем у мужских представителей. Устьица слегка заглублены, кутикула образует выступы над устьичными стенками. На эпидерме листьев женских особей площадь устьиц значительно больше, чем у мужских, выше их устьичный индекс.

Тернстроения *Ternstroemia japonica* Thunb.) — растение, родиной которого является Япония, Китай, Индия. В Советском Союзе разводится на Черноморском побережье. Деревья 5—15 м высоты с овально-продолговатыми листьями. Верхняя эпидерма листьев с плотной кутикулой. Часть кле-

ток с прямыми, часть с извилистыми стенками. Устьица располагаются только на нижней стороне листа. Запирающие клетки округлые, крупные. Тип устьиц аномоцитный, аномоцитный. Число устьиц и их площадь на эпидерме листьев женских растений почти вдвое больше. Выше у них также и устьичный индекс.

Как выяснилось из анатомического анализа, закономерность сказывается в числе устьиц, их площади и устьичном индексе. Эти показатели выше у женских представителей. Данные по анатомии коррелируют с физиологическими исследованиями о водоснабжении и транспирации. Исследование многообразных растительных организмов [6, 7, 8] обнаруживает закономерность в содержании воды в зависимости от пола. Во всех органах мужских растений наблюдается меньшее, по сравнению с женскими, содержание воды. Учитывая огромную роль воды в жизнедеятельности организма, мы вправе полагать, что ее большее содержание у женских растений будет небезразличным для течения их жизненных процессов, обмена веществ, ассимиляции и диссимиляции.

Известно, что в лист углекислота проникает, главным образом, через устьица. Поэтому решающим препятствием для свободного поступления углекислоты в лист часто служит устьичное сопротивление диффузии. Можно предполагать, что растения, имеющие большее число устьиц и их большую площадь, будут характеризоваться меньшим устьичным сопротивлением, а это, в первую очередь, определяет увеличение диффузии углекислоты, что особенно важно для процесса фотосинтеза, для продуктивности растения.

С другой стороны, наличие меньшего устьичного сопротивления у женских растений объясняет также факт более интенсивного процесса транспирации и убеждает нас в том, что расходная сторона водного хозяйства двудомных растений с полной очевидностью обнаруживает половые различия как в водном балансе, так и в содержании веществ, обеспечивающих жизненный цикл каждого пола с сохранением индивидуальных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г., Мирославов Е. А. Бот. жур., 47, 6, 852—856, 1962.
2. Власенко В. Г. III научн. конф. по НК растений, УФА, 196, 55—56.
3. Власенко В. С. Цитология и генетика, 4, 3, 211—216, 1970.
4. Захаревич С. Ф. Вестн. ЛГУ, 4 (биол., геогр., геол.), 2, 65—75, 1954.
5. Голышева М. Д. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXXVIII, 4, 93—106, 1973.
6. Джапаридзе Л. И. Сообщения АН ГССР, 3, 4, 331—336, 1944.
7. Джапаридзе Л. И. Сообщения АН ГССР, 5, 5, 557—566, 1944.
8. Джапаридзе Л. И. Пол у растений, 2, «Мецნიერება», Тбилиси, 1965.
9. Джапаридзе Л. И., Котაева Д. В., Чхუბიანიшვილი Е. И. Сообщения АН ГССР, XLIV, 1, 207—210, 1966.
10. Кезели Т. А. Сообщения АН ГССР, 5, 3, 279—284, 1944.
11. Котаева Д. В. Сообщения АН ГССР, 63, 2, 421—424, 1971.
12. Котаева Д. В. Сообщения АН ГССР, 70, 3, 693—696, 1973.
13. Котаева Д. В., Чхუბიანიшვილი Е. И. Сообщения АН ГССР, 100, 2, 421—424, 1980.
14. Котаева Д. В., Чхუბიანიшვილი Е. И., Кезели Т. А. Сообщения АН ГССР, 101, 2, 413—415, 1981.
15. Котаева Д. В., Чхუბიანიшვილი Е. И. Изв. АН ГССР, сер. биол., 7, 3, 249—253, 1981.
16. Кубарев П. И. Физиол. раст., 12, 6, 968—970, 1965.
17. Минина Е. Г. Тр. Ин-та леса, Ленинград, 47, 1960, 76—163.
18. Минина Е. Г. Определение пола у деревьев, Автореф. докт. дисс., М., 1962.
19. Свешникова И. Н. Бот. журн., 55, 4, 510—524, 1970.
20. Сидорская Э. А. Физиолого-биохимическая характеристика процесса половой дифференциации растений в онтогенезе, Автореф. канд. дисс., Арзамас, 1973.
21. Такаишвили Т. В. Фотосинтез двудомных растений, Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1968.
22. Хрянин В. Г., Чайлахян М. Х. Физиол. раст., 27, 2, 424—428, 1980.
23. Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. Бот. журн., 65, 2, 153—171, 1980.
24. Штримберг А. Я. Тр. научно-исслед.-химико-фармац. ин-та, 8, 1956, 51—67.
25. Metcalf C. R., Chalk L. A. Anatomy of the dicotyledons, I, II, Oxford, 1950.

ორსახლიანი მცენარეების ფოთლის ეპიდემიის გამოკვლევა სპისის მიხედვით

0. ჩხუბიანიშვილი, თ. კიჭელი, დ. კობახია

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ანატომიურად იქნა გამოკვლეული მცენარეთა დიდი ჯგუფი, რომელიც სხვადასხვა ტაქსონებს მიეკუთვნება. გამოირკვა, რომ დიმორფიზმი ყველაზე მეტად ვლინდება ორსახლიანი მცენარეების ფოთლების ბაგეთა სხვადასხვა რიცხვში, მათ ფართში და ბაგეთა ინდექსში. ეს მაჩვენებლები უფრო მაღალია მდედრობით ინდივიდებში, რაც, როგორც ჩანს, უნდა აიხსნას იმ ცნობილი ფაქტით, რომ მდედრობით მცენარეებში, მამრობითთან შედარებით, უფრო ინტენსიურად მიმდინა-

რეობს წყლით მომარაგებისა და ტრანსპირაციის პროცესი.

გამოთქმულია მოსაზრება, რომ ის მცენარეები, რომლებსაც ბაგეთა დიდი რიცხვი და ფართობი აქვთ, ბაგეთა ნაკლები წინააღმდეგობით ხასიათდებიან, ეს კი, პირველ რიგში, ადიდებს ნახშირორჟანგის დიფუზიას, რაც განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ფოტოსინთეზის პროცესისათვის, მთელი მცენარის პროდუქტიულობისათვის.

STUDY OF LEAF EPIDERMIS OF DIOECIOUS PLANTS IN RELATION
TO THEIR SEX



E. I. CHKHUBIANISHVILI, T. A. KEZELI, D. V. KOTAEVA

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

Summary

Dioecious plants, pertaining to different systematic groups, were subjected to anatomical analysis. A larger number of stomata per unit area, their greater surface area and a higher stomatal index were found in the leaves of female plants

as compared with the same indices of male species. This fact can be explained with the known factor of more intensive processes of water supply and transpiration of female plants.

УДК 561

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

К ВОПРОСУ ФОРМИРОВАНИЯ ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

(ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)

И. И. Шатилова

Институт палеобиологии им. Л. Ш. Давиташвили АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 07.06.1982

Темнохвойные леса, близкие по структуре к современным, на территории Западного Закавказья как зональный тип растительности сформировались к концу плиоцена. Толчком к их становлению послужили, по-видимому, орогенетические процессы, в результате которых на относительно высоких гипсометрических уровнях появились климатические пояса, оптимальные для роста и возобновления темнохвойных деревьев. В течение четвертичного времени флористический состав темнохвойных лесов постепенно обеднялся, и к концу среднего плейстоцена они приняли современный облик.

О происхождении горных темнохвойных лесов было высказано несколько предположений, которые в целом можно свести к двум основным гипотезам. Согласно одной из них, сторонниками которой являются Е. Н. Синская, А. И. Лесков и В. Б. Сочава, современные хвойные и лиственные формации возникли путем выделения консоциаций (сегрегации) из смешанного третичного леса, в котором постепенно вырабатывались основные фитоценологические свойства нынешних эдификаторов [8, 18]. По мнению В. Б. Сочава [19, 20], развитие тайги (на равнине и в горах) происходило за счет дифференциации имеющих сложную структуру аркто-третичных лесов, постепенного отсева более теплолюбивых древесных пород и образования простых олиго-монодоминантных ценозов на фоне общего прогрессивного развития растительного покрова в целом. Как отмечает А. И. Толмачев [21], все эти преобразования В. Б. Сочава приурочивает к весьма позднему времени и отвергает возможность существования в дочетвертичное время бок о бок с аркто-третичными смешанными лесами тайги, утверждая тем самым молодость последней как ландшафтного, так и фитоценотического явления.

Автором второй гипотезы является А. И. Толмачев [21]. По его мнению горная темнохвойная тайга является древним образованием, сложившимся в поясе умеренного климата. В течение длительного времени она развивалась наряду со смешанными биоценозом, занимавшими в той же области нижние части горных склонов.

Аналогичная точка зрения была высказана А. Г. Долухановым [4] относительно формирования темнохвойных лесов Кавказа, где значительную часть времени они развивались наряду с весьма богатой и разнообразной третичной растительностью, в том числе и по соседству с типичными субтропическими лесами предгорий.

Взгляды А. И. Толмачева и А. Г. Долуханова нашли отражение в палеоботанических материалах, подтверждающих также и некоторые положения, высказанные В. Б. Сочава [19].

При рассмотрении истории развития растительных формаций данные палинологических исследований приобретают особенно важное значение. Основанные на количественном подсчете пыльцевых зерен растений, палинокомплексы отражают не только систематический состав флоры, но и соотношения между ее компонентами,

что необходимо для реконструкции структуры растительных сообществ. В свою очередь, возможность послышного изучения состава спор и пыльцевых зерен растений в отложениях различных стратиграфических подразделений позволяет проследить эволюцию отдельных ценозов и изменение их ареала на протяжении длительных и почти непрерывных отрезков геологического времени.

Обзор исторического развития хвойных лесов Западного Закавказья мы начнем с раннего куйальника. Группировки хвойных лесов, заселявшие в это время территорию Колхиды, по структуре были близки к таковым раннего и среднего плейстоцена, хотя последние отличались более богатым систематическим составом [14, 15, 16]. В палинокомплексах понта и киммерия пыльца кедра, кетелеерии и темнохвойных растений встречается значительно в большем количестве, чем в слоях скурдумского горизонта (нижний куйальник), где наблюдается увеличение роли сосны. Образовывали ли в раннем куйальнике темнохвойные породы отдельные олигодоминантные группировки или же являлись компонентами смешанных хвойных сообществ — сказать трудно. Но если таковые существовали, то площадь их была ограниченной и они занимали наиболее высокие участки ареалов горных лесов, где климатические условия более или менее соответствовали их экологическим требованиям.

Обеднение флоры Западной Грузии субтропическими вечнозелеными растениями, а также изменения в облике растительных сообществ и, в частности, хвойных лесов на грани среднего и позднего плейстоцена, вероятно, было связано с понижением к этому времени уровня горных сооружений — планация Большого и Малого Кавказа [12, 23]. Это могло вызвать, с одной стороны, изменения климатических условий, а с другой — сильное сокращение верхнего горного пояса, условия которого были оптимальными для произрастания темнохвойных группировок.

В средние отрезки куйальника роль темнохвойных растений постепенно увеличилась и к концу этого века их сообщества уже занимали обширные территории. На это указывает обилие

пыльцы темнохвойных растений в слоях среднего и верхнего горизонта всех исследованных разрезов куйальнического яруса. Существование темнохвойных лесов указывает на определенные климатические условия. Таковыми являются: нежаркое лето, умеренно-холодная зима, значительное количество осадков, высокая влажность воздуха [21]. Принимая во внимание эти данные, одной из причин широкого распространения темнохвойных группировок в средние и, особенно, в поздние отрезки куйальника мы считаем постепенное изменение климата и установление условий, благоприятных для их произрастания (термический режим и режим влажности). Характерной чертой природного процесса позднего плейстоцена, непосредственно предшествовавшего ледниковому периоду, являются колебательные изменения климата [2, 17]. Исследователи четвертичных отложений Кавказа отмечают следы горных оледенений в акчагыл-апшеронское время [6, 10, 11]. Не отрицая возможности существования таких, К. К. Марков [9] и Д. В. Церетели [24, 25] рассматривали верхнеплейстоценовые оледенения как локальное явление. Гораздо большее влияние на природу Кавказа имело общее ухудшение климата, а также усиление вулканической деятельности и тектонических движений, что, по мнению этих авторов, способствовало установлению в Грузии и в примыкающих к ней районах пльвиального режима.

Исходя из состава спорово-пыльцевых спектров, в ранние отрезки гурийского века площадь темнохвойных лесов несколько сократилась. В это время в состав хвойных сообществ входили, главным образом, сосны, пихты, тсуги, ели, сциадопитис, таксодиевые и кипарисовые. Возможно, по своей структуре они напоминали современные леса юго-западного Китая, где слабо выявляется обособленность темнохвойной формации от сообществ, образованных более теплолюбивыми породами [21].

Судя по палинологическим данным, на территории Западного Закавказья формирование близких к современному олигодоминантных темнохвойных группировок из пихты, ели и тсуги началось в конце гурийского века. Усилившиеся к этому времени орогенети-

ческие процессы превратили Большой и Малый Кавказ в мощные горные сооружения [1, 7, 13, 23], что послужило толчком к широкой экогенетической экспансии хвойных ценозов на более высокие ступени гор и постепенному формированию олигодоминантных сообществ. Экогенетическая экспансия, согласно Л. Ш. Давиташвили, есть процесс распространения живых существ ко всем доступным им биотопам, освоение новых местобитаний, а также переход популяции из одного биотопа в другой [3]. Экогенетическая экспансия, пишет Л. Ш. Давиташвили, не всегда связана с ароморфозом. Последний имеет место лишь в том случае, если расширение ареала сопровождается какими-либо эволюционными процессами. На основании имеющихся у нас материалов трудно судить — претерпели какие-либо изменения морфологического и физиологического характера отдельные компоненты хвойных лесов или нет. Но если подходить с точки зрения всего сообщества, которое не только расширило ареал, но изменило и свою структуру, формирование олигодоминантных ценозов в условиях высокогорного рельефа Кавказа можно рассматривать как прогрессивное явление в эволюции темнохвойных лесов этого региона.

Полидоминантные хвойные леса плиоцена к концу этого времени разделились на две группировки. Выделились олигодоминантные темнохвойные фитоценозы, занимавшие верхние зоны гор и смешанные хвойные леса, приуроченные к нижним вертикальным поясам. Между этими двумя формациями произрастали, вероятно, буковые древостои, монодоминантная структура которых сформировалась приблизительно к этому же времени. Естественно, говоря о хвойных группировках, мы не исключаем возможность существования одновременно и фитоценозов с различными сочетаниями хвойных и широколиственных по-

род, особенно если принять во внимание разнообразие орографических условий Западного Закавказья и богатство плиоценовой флоры этой области.

В состав темнохвойных лесов позднего плиоцена входили различные виды тсуг, пихт и елей. Однако насаждения такого типа не оказались устойчивыми, чем, по-видимому, можно объяснить относительную «кратковременность» господства тсуги в хвойных лесах Кавказа, развитие которых шло путем отбора наиболее жизнеспособных фитоценозов. В данном случае таковыми оказались пихтово-еловые и пихтово-буковые древостои. Сочетанию двух последних пород благоприятствовали, по всей вероятности, как их флористическая и фитоценологическая близость, так и способность молодняка хорошо развиваться под чужим пологом [4, 5, 22]. После того как сформировались пихтово-еловые и пихтово-буковые ценозы, тсуга, становление которой, как эдификатора, произошло в лесах верхней горной зоны, оказалась, по-видимому, отесненной в нижние пояса, условия которых были для нее менее благоприятные. Первое сокращение ареала тсуговых сообществ отмечается на границе ранней и поздней чауды, а в конце узунлара они полностью исчезают на территории Западного Закавказья.

Таким образом, темнохвойные леса, близкие по структуре к современным, на территории Западного Закавказья, как зональный тип растительности, сформировались к концу позднего плиоцена. Толчком к их становлению послужили, по-видимому, орогенетические процессы, в результате которых на относительно высокие гипсометрических уровнях появились климатические пояса, оптимальные для роста и возобновления темнохвойных древостоев. В течение четвертичного времени флористический состав темнохвойных лесов постепенно обеднялся, и к концу среднего плейстоцена они приняли современный облик.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонов Б. А., Астахов В. Н., Бальян С. П., Будагов Б. А., Думетрашко И. В., Милановский Е. Е., Мусеилов М. А., Сафронов

И. И., Церетели Д. В., Ширшов И. Ш. В сб.: Геология четвертичного периода, Ереван, 1977, 50—61.



2. Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене, «Наука», М., 1973.
3. Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение, «Мецниереба», Тбилиси, 1978.
4. Долуханов А. Г. Темнохвойные леса Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1964.
5. Долуханов А. Г. Бюлл. МОИП, отд. биол., 82(4), 78—88, 1977.
6. Думетрашко Н. В., Милановский Е. Е., Бальян С. П. В сб.: Геология четвертичного периода, Ереван, 1977, 26—35.
7. Когошвили Л. В. О развитии неотектонического рельефа Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1975.
8. Лесков А. И. Бот. журн. СССР, XXVIII, 2, 37—53, 1943.
9. Марков К. К. Четвертичный период, Изд-во МГУ, М., 1965.
10. Милановский Е. Е. ДАН СССР, 130, I, 158—161, 1960.
11. Милановский Е. Е. В сб.: Проблемы геологии и палеогеографии антропогена, Изд-во МГУ, М., 1966, 5—50.
12. Милановский Е. Е. Новейшая тектоника Кавказа, «Недра», 1968.
13. Милановский Е. Е. В сб.: Геология четвертичного периода, Ереван, 1977, 26—35.
14. Мchedlishvili N. D. Flora и растительность киммерийского века, «Мецниереба», Тбилиси, 1963.
15. Пурцеладзе Х. Н. В сб.: Палинологические исследования в Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1971, 78—94.
16. Рамишвили И. Ш. Поитическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа, «Мецниереба», Тбилиси, 1969.
17. Синицин В. М. Древние климаты Евразии, Изд-во ЛГУ, Л., 1965.
18. Синская Е. Н. Бот. журн. СССР, XVIII, 5—6, 370—406, 1933.
19. Сочава В. Б. Сов. ботаника, I, 1944, 1—18.
20. Сочава В. Б. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, «Наука», М.—Л., 1946, 283—321.
21. Голмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги, «Наука», М.—Л., 1954.
22. Тумаджанов И. И. Бот. журн., XIII, 9, 1315—1325, 1957.
23. Цагарели А. Л. В сб.: Дистанционное зондирование. Докл. сов. геол. на XXVI сессии Межд. геол. конгресса, «Наука», 1980, 91—94.
24. Церетели Д. В. Плейстоценовые отложения Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1966.
25. Церетели Д. В. В сб.: Геология четвертичного периода, Ереван, 1977, 17—26.

დასავლეთ ამიერკავკასიის მუქწიფვიანი ტყეების ფორმირების საკითხისათვის

(პალინოლოგიური მონაცემების მიხედვით)

ი. ვატილოვა

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ლ. დავითაშვილის სახელობის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

მუქწიფვიანი ტყეები, როგორც მცენარეულობის ზონალური ტიპი, დასავლეთ ამიერკავკასიის ტერიტორიაზე ჩამოყალიბდა პლიოცენის დასასრულისათვის. უნდა ვივარაუდოთ, რომ მათი ფორმირება დაკავშირებული იყო მთათაწარმოშობის პროცესებთან, რომელთა შედეგად (შეღებებით მაღალ ჰიფრომეტრიულ დონეებზე) წარმოიშვა ისეთი კლიმატური სარტყ-

ლები, სადაც მუქწიფვიანი ტყეების ზრდისა და განვითარებისათვის ოპტიმალური პირობები შეიქმნა. მეოთხეული პერიოდის განმავლობაში მიმდინარეობდა მუქწიფვიანი ტყეების ფლორისტული შემადგენლობის თანდათან გაღარიბება; შუა პლეისტოცენის დასასრულისათვის მათ თანამედროვე სახე მიიღეს.

ON THE QUESTION OF THE FORMATION OF THE DARK-CONIFER FORESTS OF THE WESTERN TRANSCAUCASUS



(By the palynological data)

I. I. SHATILOVA

L. Sh. Davitashvili Institute of Paleobiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

The dark-conifers forests, as a zonal type of the vegetation, on the territory of the West Transcaucasus were formed at the end of the Pliocene. The incitement to their formation were the orogenic processes and the origin of the climatic belts which was optimum for the growing and development of the dark-conifer forests. During the Quaternary time the gradual impoverishment of the floristic composition of these forests occurred and they assumed the recent appearance to the end of the Middle Pleistocene.

УДК 578.858.9.084:576.851.51

МИКРОБИОЛОГИЯ

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИИ НАИБОЛЕЕ РАСПРОСТРАНЕННЫХ В ПОЧВЕ БАКТЕРИОФАГОВ

Ж. С. Капанадзе, М. А. Дарсавелидзе, Т. Г. Чанишвили,
Д. Д. Георхелидзе, Н. К. Сакварелидзе, Т. Л. Чолокашвили,
Д. А. Матоян

Тбилисский НИИ вакцин и сывороток МЗ СССР

Поступила в редакцию 30.09.1982

Представлен материал об ультраструктуре вирусов спорообразующих бактерий, обнаруженных в образцах почв на территории Грузинской ССР.

15 бактериофагов были отнесены к трем различным морфологическим типам, отличающимся от описанных ранее размерами отростков и головок. Два клона имели редкую для фагов *Bacillus* структурную организацию. Опыты подтвердили мнение целого ряда ученых о большом разнообразии морфологических форм бактериофагов, встречающихся в природе.

Полученные данные указывают на необходимость подбора фагов для трассирования по морфологическим признакам.

Как в советской, так и зарубежной литературе увеличилось число сообщений о загрязнении окружающей нас внешней среды, что, несомненно, способствует распространению инфекционных заболеваний.

Одним из резервуаров инфекции в окружающей среде являются почвы, куда часто в недоочищенном виде удаляются сбросы.

В практике здравоохранения для исследования путей распространения загрязняющих веществ применяются различные трассеры, в том числе и биологические, которыми могут служить бактерии, споры, дрожжи и бактериофаги.

В последнее время в эпидемиологической практике в качестве трассера

чаще всего используются бактериофаги, обладающие простотой методики приготовления и высокой разрешающей способностью обнаружения.

Известно, что в почве, наряду с микроорганизмами, можно обнаружить большое количество соответствующих бактериофагов. В случае наличия среди них идентичных с трассером по ультраструктуре частиц обнаружение последних будет затруднено. Поэтому сравнительное с трассерами уточнение вопроса структуры и спектра литической активности фаговых клонов, встречающихся в почве, может иметь немаловажное практическое значение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы: 15 клонов фагов *Bacillus*, изолированных из проб почв, взятых в разных районах Грузинской ССР на постоянно встречающемся в этих образцах штамме *Bac. Natans*, 3 фага-трассера — СД

[13], FM-17 [4], Ri-3, выделенный нами в 1981 году, и бактериальные штаммы *E. coli* — 78, *Bacillus* — 64.

Лабораторные штаммы *E. coli* получены из ВНИИ генетики и селек-

ции промышленных штаммов, *Bacillus* — из НИИ санитарии и гигиены им. Г. М. Натадзе, остальные штаммы — из разных лабораторий Тбилисского НИИВС.

Препараты для электронного микроскопирования готовили чашечным методом [17].

После суточного диализа дистиллированной водой [17] материал наносили на коллодиевые пленки. Препараты фага подвергались контрастированию 2%-ным водным раствором

уриилацетата, либо 2%-ным раствором фосфорно-вольфрамовой кислоты. Высушенные препараты фагов исследовались в электронном микроскопе типа IEM-7A.

Исследования литического спектра фагов осуществляли на твердых питательных средах путем нанесения капель фагов в исходном титре на подсушенную полоску 18-часовой бульонной культуры. Результаты учитывали через 4 и 18 ч.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение морфологии взятых в опыт фагов показало, что все они имеют бинальный тип строения, т. е. обладают головкой и отростком. Вместе с тем они различаются между собой по форме головки и ее размерам,



Рис. 1. Частицы фага *Bacillus* № 2, фосфорно-вольфрамовая кислота. $\times 200\ 000$

а также по архитектонике отростка и его параметрам. На основании полученных результатов фаги *Bac. Natans* были разбиты на 5 морфологических групп.

К первой группе отнесены фаги (4 клона), головки которых представляют собой изометрический многогранник. Величина головки $550 \times$

$\times 550 \text{ \AA}$. От одной из вершин головки отходит короткий конусовидный отросток без базальной пластинки (рис. 1).

Для фагов второй морфологической группы (3 клона) характерна изометрическая головка икосаэдрической формы, которая соединена с длинным, тонким, несокращающимся отростком. Величина головки составляет $475 \times 475 \text{ \AA}$, длина периодически исчерченного отростка — 1425 \AA (рис. 2).

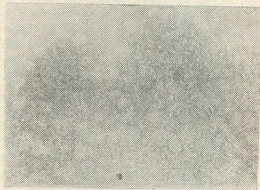


Рис. 2. Частица фага *Bacillus* № 5, фосфорно-вольфрамовая кислота. $\times 400\ 000$

К третьей морфологической группе (5 клонов) относятся фаги, имеющие многогранную изометрическую головку величиной $600-750 \text{ \AA}$, связанную с длинным несокращающимся, несколько изогнутым отростком. Длина отростка 2750 \AA ; из-за периодической исчерченности он имеет вид гофрированной трубки (рис. 3).

Частицы фагов четвертой морфологической группы (3 клона) имеют бипирамидальную гексогональную го-

ловку длиной 625 Å, шириной 575 Å, связанную с мощным хвостом, способным к сокращению (рис. 5). Длина отростка в несокращенном состоянии — 1075 Å. Наружный чехол отростка при сокращении укорачивается,

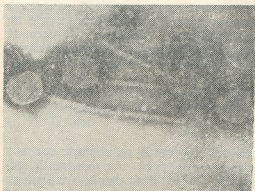


Рис. 3. Частицы фага *Bacillus* № 10, уранил-ацетат. $\times 200\,000$

обнажая внутренний стержень. Наружный чехол отростка неравномерен по ширине, несколько сужаясь к головке. Чехол имеет вид цилиндра,

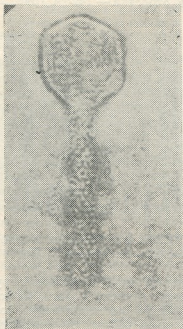


Рис. 4. Частица фага *Bacillus* № 13, фосфорно-вольфрамовая кислота. $\times 400\,000$

образованного спирально скрученным тяжем, состоящим из отдельных субъединиц. Витки спирали чехла видны на микрофотографиях в виде поперечных полос (рис. 4,5).

К пятой морфологической группе относится фаг со сравнительно маленькой удлиненной головкой (300×500 Å), непосредственно к которой

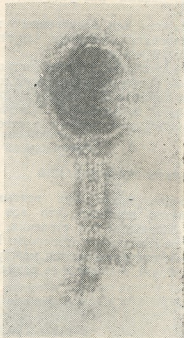


Рис. 5. Частица фага *Bacillus* № 13, фосфорно-вольфрамовая кислота. $\times 400\,000$

прикреплена базальная пластинка с заостренными выступами длиной около 70 Å. Через базальную пластинку

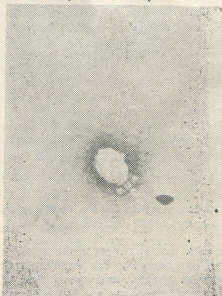


Рис. 6. Частицы фага *Bacillus* № 15, уранил-ацетат. $\times 201\,000$

проходит отросток длиной 300 ± 50 Å и диаметром 50 ± 10 Å (рис. 6).

Морфологическое строение фагов—трассеров СД и FM-17 было описано авторами [5, 3]. Фаг Ri-3 представляет собой икосаэдр размером 230—230 Å и имеет гексогональную форму на плоскости (рис. 7).

Исследование спектра литической активности фагов *Bac. Natans*, клонов СД, FM-17 и Ri-3 проводилось на

64 штаммах рода *Bacillus* (*subtilis*, *cereus* — 18, *mesentericus* — 21, *Natans* — 1) и *E. coli* — 78 (4 — лабораторных штамма, остальные — разных серотипов).

Исходя из полученных данных, представленных в таблице, все фаги проявляли высокую специфичность.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании вышеизложенного материала можно заключить, что взятые в опыт фаги *Bac. Natans* характеризовались большим разнообразием ультраструктуры.

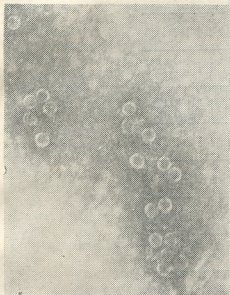


Рис. 7. Частицы фага Ri-3, уранил-ацетат.
× 175 000

Путем анализа полученных электрограмм, с учетом классификационной схемы А. С. Тихоненко [12], фаги были разбиты следующим образом.

Фаги первой группы	— III ₁	морфологический тип
Фаги второй, третьей групп	— IV	морфологический тип
Фаги четвертой, пятой групп	— V	морфологический тип
Фаги - трассеры: СД	— III ₂	морфологический тип
FM-17	— IV	морфологический тип
Ri - 3	— II	морфологический тип

Очень долго в литературе отсутствовали сведения о существовании среди фагов, активных в отношении спорообразующих бактерий, вирионов, относящихся к III типу. Первое

сообщение о таких бактериальных вирусах появилось только в 1980 г. [6].

В нашей коллекции имеется 4 клона с подобной ультраструктурой частиц.

Фаги с длинным несокращающимся отростком наиболее распространены среди вирусов бактерий. Они обнаружены почти у всех представителей микробного мира, в том числе и среди спороспособных бактерий.

В эту группу объединены фаги различных форм и размеров головки. Формы головки фагов могут быть как в виде изометрического, так и удлиненного многогранника. Фаги данного типа имеют сравнительно длинный и тонкий несокращающийся отросток.

Электронномикроскопическое изучение большого количества бактериофагов, анализ данных целого ряда исследователей позволил А. С. Тихоненко [12] установить, что у фагов IV морфологического типа разнообразие также проявляется и в строении базальной пластинки. Однако установить строение и дать общую форму базальной пластинки довольно трудно, так как эта структура сравнительно мала и ее детали легко маскируются. К тому же структура на конце отростка, по-видимому, очень нежна

и ее целостность легко нарушается в процессе приготовления препаратов.

8 из 15 фагов, активных в отношении штамма *Bac. Natans*, относились к данному морфологическому типу.

Таблица

Диапазон антического действия фагов

Штамм	Количество	Фаги <i>Vacc. Nafana</i> разных морфологических групп															Фаз-трассер			
		I				II			III					IV		V	СД	FM-17	RI-3	
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13	№ 14	№ 15				
<i>Bacillus</i>	<i>Subtilis</i>	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Cereus</i>	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Mesentericus</i>	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Nafana</i>	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>E. coli</i>	СК	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
	М-17	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
	K ₁₂ SP+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	K ₄₁₁	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	Разных серотипов	74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: — Лизис
 — отсутствие лизиса

Они имели типичное строение вирионов. На основании измерения величины головки и хвоста фаги были разбиты на две группы. К сожалению, исследовать структуру базальной пластинки этих клонов нам не удалось.

Фаги V морфологического типа сильно отличались от всех других фагов строением отростка. Головка у фагов может иметь различные размеры и формы. Отросток, как правило, заканчивается хорошо выраженной базальной пластинкой сложного строения, от которой отходят тонкие длинные нити. Отросток состоит из наружного чехла и внутреннего полого стержня. Чехол, как правило, покрывает не весь стержень — часть у головки остается оголенной. Верхний конец его закреплен сверху на стержне, нижний — заканчивается базальной пластинкой. Внутренний стержень отростка представляет собой полую трубку жесткой конструкции. Структурная сложность фагов, входящих в данный морфологический тип, не исчерпывается перечисленными составными элементами.

По форме головки фаги с сокращающимся чехлом отростка можно разделить на две группы: с равносторонней головкой в виде изометрического многогранника и с головкой удлиненной формы в виде растянутого многогранника.

Отросток интактных частиц этих фагов может быть несколько изогнутым, либо прямым. Чехол отростка может быть неравномерный по ширине, либо иметь цилиндрическую форму.

Три фага *Bac. Natans* относились к данному морфологическому типу.

Два из них имели бипирамидальную гексогональную головку, соединенную с мощным хвостом. Фаг *Bac. Natans* № 15 относится к фагам с редкой морфологической организацией (рис. 6). Фаги подобной морфологии были описаны только среди аэробных спорообразующих бактерий [14, 16, 10, 6].

Примерно аналогичные данные при изучении морфологии фагов *Bacillus* были получены и другими авторами [8, 9, 10, 1, 2, 6], которые также отмечали для фагов споровых бактерий три основные формы головки, различия в деталях строения отростков и в размерах. Вместе с тем выделенные нами фаги имели размеры, неидентичные тем, которые были описаны раньше. Это еще раз подтверждает мнение о большом разнообразии природных форм близких по строению бактериофагов обширной группы споровых бактерий.

Исследованием диапазона литического действия фагов *Bac. Natans* и фагов-трассеров в отношении 64 штаммов *Bacillus* разных видов и 78 штаммов *E. coli* разных серотипов установлено, что все они проявляли высокую специфичность только в отношении 1 штамма-хозяина.

Учитывая широкое распространение фагов разной структуры в почве, во избежание ошибок при анализе распространения инфекции из почв, имея на вооружении фаги-трассеры разной морфологической организации, правильно было бы рекомендовать клоны, морфологически отличные от встречающихся в образцах почв, например, фаг Ri-3.

ЛИТЕРАТУРА

1. Азизбекия Р. Р. В сб.: Успехи современной генетики, «Наука», М., 4, 1972, 3—46.
2. Азизбекия Р. Р., Богданова Т. Л., Миненкова И. Б., Михайлов А. А., Смирнов В. Б., Якубова Р. М. Микробиол., 46, 3, 554—559, 1977.
3. Алавидзе З. И. Изв. АН ГССР, сер. биол., 4, 2, 153—157, 1978.
4. Алавидзе З. И. Изучение особенностей взаимодействия производственного штамма М-17 и его фагоустойчивого мутанта с гомологичными бактериофагами, Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1978.
5. Киселев Н. А., Тихоненко Т. И., Кафтанова А. С., Киселев Ф. Л. Биохимия, 28, 1065—1069, 1963.
6. Кишко Я. Г., Полховский В. А., Самойленко В. И. Микробиол. журн., 42, 1, 278—282, 1980.
7. Крисс А. Е., Бирюзова В. И., Золковер А. М. Микробиол., 17, 484—488, 1948.
8. Москаленко Л. Н., Раутенштейн Я. И. Микробиол., 38, 3, 489—491, 1969.
9. Полховский В. А. Микробиол., 40, 2, 355—363, 1971.

10. Раутенштейн Я. И., Москаленко Л. Н., Беспалова И. А., Тихоненко А. С. Микробиол., 45, 4, 690—694, 1976.

11. Стефанов С. Б., Смирнова Е. И. Микробиол., 32, 5, 819—825, 1963.

12. Тихоненко А. С. Ультраструктура вирусов бактерий, «Наука», М., 1968.

13. Церцвадзе Н. С. Применение бактериофага СД с целью маркирования объектов охраны среды, Методическое указание, Тбилиси, 1981.

14. Bradley D. J. Roy. Microscop. Soc., 113, 1965.

15. Delbruck M. Biol. Rev. Canibr. Philosoph. Soc., 21, 30, 1946.

16. Colasito D. J., Rogoff M. N. J. Gen. Virol., 5, 3, 1969.

17. Herchey A., Kalmanson G., Bronfenbrenner S. J. Immunol., 46, 267, 1943.

18. Seto S., Kaesbeing P., Wilson J. J. Bacteriol., 72, 6, 1956.

ნიადაგში ფართოდ გავრცელებული ბაქტერიოფაგების მორფოლოგიის შესწავლა

შ. კაპანაძე, მ. დარსაველიძე, თ. ხანიშვილი, დ. გორკხელიძე,
 ნ. საკვარელიძე, თ. ჩოლოკაშვილი, დ. მათოიანი

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

რ ე ზ ი უ მ ე

ნაშრომში წარმოდგენილია საქართველოს სხვადასხვა ტერიტორიის ნიადაგიდან გამოყოფილი სპოროვანი ბაქტერიოფაგების ულტრასტრუქტურა.

15 ბაქტერიოფაგი დაყოფილ იქნა სამ სხვადასხვა მორფოლოგიურ ტიპად, რომლებიც წინათ აღწერილი ფაგებისაგან განსხვავდებიან თავისა და კუდის ზომებით. ამთგან ორ კლონს განსაკუთრებული სტრუქტურული ორგანიზაცია აქვს.

ცდიესულად დადასტურდა მრავალი მეცნიერის მოსაზრება იმის თაობაზე, რომ ბუნებაში გავრცელებული ბაქტერიოფაგების მორფოლოგია მრავალფეროვანია.

მიღებული მონაცემებით დავასკვნით, რომ ბაქტერიოფაგით ტრასირების დროს მათი შერჩევა უნდა მოხდეს აუცილებლად მორფოლოგიური ნიშნის მიხედვით.

COMPARATIVE STUDY ON THE MORPHOLOGY OF THE MOST DISTRIBUTED IN SOIL BACTERIOPHAGES

Zh. S. KAPANADZE, M. A. DARSAVELIDZE, T. G. CHANISHVILI,
 D. D. GEORKHELIDZE, N. K. SAKVARELIDZE, T. L. CHOLKASHVILI,
 D. A. MATOYAN

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

Summary

The data on the virion ultrastructure of the sporulating bacteria, revealed in the different soil patterns on the territory of the Georgian SSR, are presented.

15 bacteriophages were referred to three different morphological types, differing from those described earlier, by the sizes of tails and heads. Two clones

had structural organization rare for the Bacillus phages. The data have confirmed the view of a number of researchers about a great variety of bacteriophage morphological forms.

The obtained results have shown the necessity of phage selection before their tracing according to morphological features.

УДК 576.8

ИММУНОЛОГИЯ

АНТИГЕННЫЕ СВОЙСТВА ОБРАБОТАННОЙ ГЛЮТАРАЛЬДЕГИДОМ ПУПОВОЙ ВЕНЫ НОВОРОЖДЕННЫХ ДЕТЕЙ

Э. Я. Нациашвили, Н. К. Бохуа, Н. Г. Гогиашвили,
Е. Н. Ахвледзиани, М. Ф. Зардиашвили, Н. Г. Самхарадзе

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

Поступила в редакцию 23.12.1981

Обработка пупочной вены новорожденных глютаральдегидом приводила к достоверному снижению уровня белка в ткани и падению степени ее антигенной активности. Подобный биологический протез проявлял пролонгированные антибактериальные свойства.

Изыскание пригодного пластического материала составляет одну из актуальных проблем современной восстановительной хирургии. Причем полноценный пластический материал, наряду с высоким и упруго-деформативными свойствами, должен обладать минимальной антигенной активностью.

В литературе последних лет имеются единичные, но обнадеживающие сообщения о возможном использовании в целях реконструкции сосудов пупочной вены человека, обработан-

ной глютаральдегидом [5, 14, 18, 19, 25, 27, 28]. При этом предполагается, что обработка глютаральдегидом способствует укреплению ткани пуповины и снижению ее антигенной активности. Однако ни в одной из доступных нам работ мы не нашли сведений о детальном изучении антигенных свойств подобных биологических протезов.

Настоящая работа обобщает результаты наших исследований антигенных свойств пупочной вены человека, обработанной глютаральдегидом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пуповину забирали после нормальных родов в нестерильных условиях, отмывали от крови в физиологическом растворе, обрабатывали глютаральдегидом по выработанной нами методике и хранили в 70°-ном спирте. Перед употреблением пуповину тщательно отмывали стерильным физиологическим раствором с гепарином (результаты бактериологического контроля постоянно свидетельствовали о стерильности подобных препаратов).

Обработанная глютаральдегидом пуповина человека проявляла умеренные антибактериальные свойства в отношении 1-миллиардной суспензии

18-часовой культуры эталонного штамма стафилококка (*Staph. aureus* № 206) в сроки 3—5 дней*.

Антигенные свойства пуповины человека изучали в экспериментах на крысах линии *Wistar*. Подопытных животных разделили на 3 группы. Первая группа была представлена интактными животными. Крысам второй группы производили подкожную имплантацию сегмента нативной пуповины; крысам третьей группы — сегмента пуповины, обработанной глюта-

* Антибактериальные свойства пуповины изучали методом диффузии в агар [8].

ральдегидом. Всего в экспериментах было использовано 280 крыс. Для получения необходимого материала (кровь, сыворотка) использовали 2—4-х крыс.

В нативных и обработанных глютаральдегидом пупочных венах человека содержание белка определяли по Лоури [15].

У подопытных животных изучали уровень специфических противотканевых антител различной функциональной активности (микропреципитины, геммагглютинины, гемолизины) в сыворотке и количество Т- и В-клеток в периферической крови. Использовали реакции Уанье [23], Бойдена [16] и локального гемолиза [17, 20]. В указанных реакциях антигеном служил водно-солевой экстракт из нативной и обработанной глютаральдегидом

пуповины человека [2]. Количество Т- и В-клеток подсчитывали на каждую 1000 лимфоцитов в тестах спонтанного и комплементарного розеткообразования [12, 13, 24, 31]. Комплемент и лизоцим в сыворотке определяли стандартными методами [10, 11].

Кроме того, проводили гистологическое изучение ткани, окружающей трансплантат, регионарных лимфатических узлов и селезенки. Из фиксированного в растворе Карнуа материала готовили срезы толщиной 5—7 мкм, которые окрашивали гематоксилин-эозином.

Иммунологические исследования проводили на 5, 9 и 12-е сутки, гистологические — на 4, 7 и 15-е сутки после имплантации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как видно из табл. 1, содержание белка в ткани нативной пуповины человека в среднем составляло $1,6 \pm 0,1$ г/л и колебалось в пределах 1,25—1,95 г/л.

увеличения числа Т- и В-клеток в периферической крови и изменения активности систем комплемента и лизоцима зависели от сроков операции. Например, на 5-е сутки после имплан-

Таблица 1
Содержание белка в тканях пуповины до и после обработки

Пуповина	Число измерений	Содержание белка в г/л		P
		$\bar{X} \pm m$	$\pm s$	
Нативная	10	$1,6 \pm 0,1$	$\pm 0,35$	$< 0,001$
Обработанная	10	$0,62 \pm 0,06$	$\pm 0,20$	$< 0,001$

Обработка пуповины глютаральдегидом в соответствии с использованной нами методикой приводила к резкому снижению уровня белка в ткани (почти на $61,0 \pm 0,06\%$). Содержание белка в ткани пуповины в этих случаях в среднем составляло $0,62 \pm 0,06$ г/л при доверительном интервале $0,42—0,82$ г/л.

У животных второй группы после имплантации сегмента нативной пуповины отмечалось накопление противотканевых антител в сыворотке и увеличение количества Т- и В-клеток в единице объема периферической крови. Одновременно у животных имели место падение титра комплемента и повышение лизоцимной активности сыворотки (табл. 2).

Интенсивность накопления антител,

тации сегмента нативной пуповины регистрировались слабо положительные (одноплюсовые) реакции Уанье, титр геммагглютининов составлял 1:16, а индекс гемолизинов в среднем равнялся $2,86 \pm 0,3$ и колебался в пределах 2,74—2,98. В эти же сроки количество спонтанно образующихся розетки клеток в периферической крови равнялось в среднем $150,4 \pm 4,9$ и варьировало в интервале 134,8—165,2; число клеток, образующих комплементарные розетки, — $92,0 \pm 3,7$ и 80,4—103,6 соответственно. На поверхности каждой Т- и В-клетки насчитывалось 3—4 рецептора. Отмечалось также незначительное падение титра комплемента и повышение активности лизоцима.

На 9-е сутки после имплантации у крыс регистрировались уже резко по-

Таблица 2

Антигенная активность нативных и обработанных глутаральдегидом пупочных вен новорожденных

Группа животных	Сроки наблюдения (в днях)	Число наблюдений	Концентрация антител				К-во РОК на 1000 лимфоцитов				Активность сыворотки			
			микро-преципитат, в зрестах	геммагглютинин, титр	гемолитический индекс		Т- РОК		В- РОК		комплементарная, мл		лизоцимная, %	
					$\bar{X} \pm m$	$\pm S$	$\bar{X} \pm m$	$\pm S$	$\bar{X} \pm m$	$\pm S$	$\bar{X} \pm m$	$\pm S$	$\bar{X} \pm m$	$\pm S$
Первая n=80	—	10	—	1:2—1:4	0,89±0,3	±0,1	59±1,4	±4,4	49±1,2	±3,7	0,027±0,004	±0,013	61±0,5	±1,6
Вторая n=100	5	10	1	1:16	2,86±0,3	±1,2	150±4,9	±15,2	92±3,7	±11,6	0,06±0,003	±0,01	63±1,0	±3,4
	9	10	3	1:32—1:64	1,70±0,08	±0,25	189±3,0	±9,0	109±4,5	±14,2	0,09±0,013	±0,01	73±0,3	±1,1
	12	10	±	1:64—1:128	1,15±0,04	±0,13	121±2,3	±7,3	134±3,6	±11,2	0,055±0,004	±0,015	58±0,3	±1,2
Третья n=100	5	10	—	1:4—1:8	0,91±0,2	±0,9	65±2,3	±7,3	53±2,0	±6,3	0,035±0,003	±0,01	62±0,5	±1,8
	9	10	1	1:16—1:32	0,42±0,06	±0,21	73±2,6	±8,1	70±1,6	±5,2	0,06±0,008	±0,025	68±0,3	±1,0
	12	10	—	1:16	0,45±0,04	±0,15	58±1,6	±5,2	50±1,2	±3,8	0,045±0,003	±0,01	61±0,3	±1,2

ложительные (трехплюсовые) реакции Уанье, титр гемагглютининов повышался до 1:32—1:64, а индекс несколько снижался и составлял в этих случаях в среднем $1,70 \pm 0,08$ при доверительном интервале 1,45—1,95. Количество Т-клеток в среднем равнялось

$189 \pm 3,0$, а В-клеток — $160,0 \pm 4,5$. Плотность рецепторов на каждой Т- и В-клетке достигала 4—6. Комплементарная активность сыворотки достоверно ($p < 0,001$) падала и варьировала в пределах 0,08—0,10, тогда как лизоцимная активность достоверно ($p < 0,001$) повышалась и изменялась от 71,9 до 74,1%.

На 12-е сутки послеоперационного периода уровень микропреципитинов падал, о чем свидетельствует регистрация слабо положительных или отрицательных реакций Уанье. Еще больше снижалась концентрация гемолизинов. Однако титр гемагглютининов продолжал расти и достигал 1:64—1:128. В эти же сроки несколько уменьшалось и количество Т- и В-клеток, хотя число их все еще значительно превышало исходное. Активность комплементарной и лизоцимной систем в сыворотке крови животных практически восстанавливалась.

У крыс третьей группы, которым имплантировали сегменты обработанной глютаральдегидом пуповины, на 5-е сутки концентрация микропреципитинов, гемагглютининов и гемолизинов, количество Т- и В-клеток, комплементарная и лизоцимная активности сыворотки практически не отличались от показателей аналогичных систем интактных крыс. На 9-е сутки после имплантации наметилась тенденция к накоплению противотканевых микропреципитинов и гемагглютининов. При этом у животных регистрировались чаще слабо положительные, реже — отрицательные реакции Уанье; титр гемагглютининов составлял 1:16—1:32. Уровень гемолизинов в эти же сроки достоверно снижался: индекс гемолизинов составлял в среднем $0,42 \pm 0,06$ и колебался в небольшом интервале (0,21—0,63). Несколько повышалось число Т- и В-клеток в периферической крови, хотя плотность рецепторов на их поверхности не изменялась. Повышение активности лизоцима и падение активности системы комплемента не носило достоверный характер ($0,5 > p > 0,1$). На 12-е сутки после имплантации показатели исследуемых нами параметров возвращались к исходному уровню (рис.). У подопытных животных ни в одном случае не наблюдали инфицирования ран.

Подкожная имплантация сегмента нативной и обработанной пупочной ве-

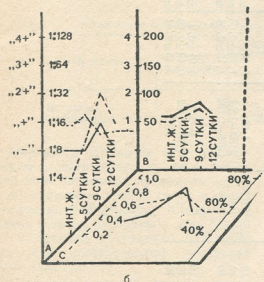
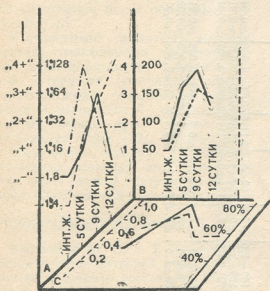


Рис. 1. Некоторые иммунологические показатели у крыс на фоне имплантации нативной и обработанной глютаральдегидом пуповины. Плоскость А: — уровень микропреципитино в; — — — титр гемагглютининов, — — — индекс гемолизинов; Плоскость В: — количество Т-клеток, — — — количество В-клеток; Плоскость С: — комплементарная активность сыворотки, — — — лизоцимная активность сыворотки; инт. ж. — интактные животные

ны человека приводила к развитию асептического воспаления окружающих трансплантат тканей, к лизису, резорбции имплантата и постепенному замещению его соединительной тканью, а также к становлению в регионарных лимфатических узлах и селезенке специфической плазмоцитарной реакции, характерной для всасывания в организм чужеродного белка.

Гистологические изменения не были однозначны. Особенности, выраженность и динамика (кинетика) гистологических изменений также зависели от вида имплантата и сроков наблюдений. Так, резорбция нативного и обработанного глутаральдегидом имплантата носила клеточный характер. Однако в то время как в процессе резорбции нативной пуповины, в основном, принимали участие полиморфноядерные лейкоциты, пуповина, обработанная глутаральдегидом, резорбировалась прежде всего за счет макрофагов, гигантских многоядерных клеток и тучных клеток. Резорбция нативного имплантата проходила несколько активнее, чем резорбция имплантата, обработанного глутаральдегидом. Специфическая плазмоцитарная реакция была четко выражена в экспериментах с имплантацией нативной пуповины. В этих случаях интенсивность плазмоцитарной реакции, формирующейся к 7 суткам после операции, продолжала нарастать до конца срока наблюдения. При имплантации обработанной глутаральдегидом пуповины имела место лишь тенденция к развитию плазмноклеточной реакции, выраженность которой к концу срока наблюдения несколько снижалась.

Подытоживая представленные данные, необходимо подчеркнуть ряд основных положений.

Изучение возможности использования вены пупочного канатика в целях реконструктивных операций на сосудах интересно не только по целому ряду присущих данному пластическо-

му материалу положительных характеристик (отсутствие ветвей, клапанов, наличие гладкой интимы, почти нелимитированная длина, возможность выбора сосуда различного диаметра), но и в связи с имеющимися в литературе сведениями о низкой антигенной активности тканей новорожденных [3, 4, 6, 21, 26]. И действительно, в наших случаях в ткани пупочного канатика количество общего белка в 1,5—2 раза ниже такового в ткани бычьих сонных артерий [1, 9]. Однако и это количество белка оказалось достаточным для индукции иммунологического ответа у реципиента. Поэтому имплантация сегмента нативного пупочного канатика приводила к sensibilization организма подопытных животных, о чем и свидетельствуют показатели исследуемых нами параметров.

Обработка пуповины глутаральдегидом обеспечивала не только достоверное снижение уровня белка в ткани (почти на $61,0 \pm 0,06\%$), но и падение степени антигенной активности. Дело в том, что в результате обработки глутаральдегидом происходит максимальное удаление водорастворимых белков, денатурация структурных гликопротеидов и мукополисахаридов. Под влиянием глутаральдегида молекула коллагена стабилизируется. Основу стабилизации составляют дополнительные поперечные необратимые связи в аминоклуппах за счет альдегидных «мостиков» [22, 29, 30].

Имплантация сегмента пуповины, как нативной, так и обработанной глутаральдегидом, обуславливает становление однотипных неспецифических сдвигов, являющихся, видимо, выражением общей реакции организма подопытных животных на оперативное вмешательство.

Биологический протез, представленный обработанной глутаральдегидом пупочной веной человека, прошел экспериментальную апробацию на собаках и в настоящее время используется в клинических условиях [7].

ЛИТЕРАТУРА

1. Абзанидзе Г. А., Татаришвили Н. А. Тр. Ин-та экспер. и клин. хирургии, Тбилиси, 1978, 175—177.
2. Аверкина Р. Ф. В кн.: Руководство по

иммунологии, «Медицина», М., 1973, 165—172.

3. Азарова М. А. Один из путей получения толерантности у реципиента к гомо-

трансплантату и роль возраста донора в этом процессе, Автореф. канд. дисс., Рязань, 1968.

4. Азарова М. А. В кн.: Очерки по гомопластике и регенерации у млекопитающих, Рязань, 1970, 38—62.
5. Беличенко И. А., Кунгурцев В. В., Шиманко А. И. Хирургия, 8, 8—11, 1980.
6. Бекаури М. А., Кандалаки И. Н. Тр. конф. молодых ученых Первомайского р-на г. Тбилиси, посвящ. 110-й годовщине со дня рождения В. И. Ленина, Тбилиси, «Мецниереба», 1979, 7—8.
7. Бохуа Н. К. Биологические трансплантаты и микрохирургическая техника в хирургии артерий, Автореф. докт. дисс., М., 1979.
8. Гогинашвили Н. Г., Нацнашвили Э. Я. Изв. АН ГССР, сер. биол., 6, 5, 456—461, 1980.
9. Гогинашвили Н. Г., Мгалоблишвили О. В., Нацнашвили Э. Я., Ахвледиани Е. Н., Зардиашвили М. Ф. Изв. АН ГССР, сер. биол., 6, 6, 456—461, 1980.
10. Дорофейчук В. Г. Лаб. дело, I, 28—30, 1968.
11. Клемпарская Н. Н., Алексеева О. Г. Мед. радиол., 3, 70—75, 1959.
12. Мгалоблишвили О. В., Нацнашвили Э. Я., Хирсели А. И. Изв. АН ГССР, сер. биол., 6, 4, 334—339, 1980.
13. Петрова И. В., Васильева Л. Л., Серебрякова Н. Г., Новицкая С. Л., Баева Л. Б. В. сб.: Трансплантация почки и искусственные органы, «Советское радио», М., 1976, 17—22.
14. Покровский А. В., Казанчян П. О., Крейншлин Ю. З., Дудкин Б. П.,

Буяновский В. Л. Хирургия, 8, 3—7, 1980.

15. Тодоров И. В. кн.: Клинические лабораторные исследования в педиатрии, «Медицина и физкультура», София, 1968.
16. Boyden S. V. J. Exp. Med., 93, 107—112, 1951.
17. Cunningham A. J. Nature, 207, 1106—1107, 1965.
18. Dardik H., Dardik J. J. Med. Primat., 2, 296—301, 1973.
19. Dardik H., Ibrahim J. M., Dardik J. J. Surg. Forum, 26, 286—288, 1975.
20. Erne N., Nordin A. Science, 140, 3563. 5, 1963.
21. Haskova V., Haskova E. Folia biol. (CSR), 12, 1, 29—35, 1966.
22. Hopwood D. Histochemie, 17, 151—154, 1969.
23. Hougne R. Schweiz. Med. Wschr., 24, 578—581, 1955.
24. Jondal M., Holm I., Wigzell H. J. exp. Med., 136, 2, 207—215, 1972.
25. Lee B., Trainor F. Surg. Gynec., 147, 721—726, 1978.
26. Mariani T., Martinez C., Smith J. M., Good R. A. Ann. N. Y. Acad. Sci., 87, 93—103, 1960.
27. Mindich B. P., Silberman M. J., Elquezabel A. Surg. Forum, 26, 282—285, 1975.
28. Mindich B. P., Silberman M. J., Elquezabel A. Surgery, 81, 152—157, 1977.
29. Quicke F., Richards F. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 52, 833—836, 1964.
30. Quicke F. Biochemistry, 5, 4062—4064, 1966.
31. Revillard J. P. Cahiers médicaux Journal., 46, 6, 423—439, 1970.

გლუტარალდეჰიდიტ დამუშავებულ ახალზოგილთა ზიკლარის ანტიგენური თვისებები

1. ნაციაშვილი, 6. ბოხუა, 6. გობინაშვილი, 11. ახვლედიანი,
8. ზარდიაშვილი, 6. სახარაძე

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

რეზიუმე

ცდისეულად დადასტურდა, რომ ახალ-ზოგილთა ჰიპლარის ვენის გლუტარალდეჰიდიტ დამუშავება იწვევს ქსოვილებ-

ში ცილების დონის სტატისტიკურად სარწმუნო დაქვეითებას, ქსოვილების ანტიგენური აქტივობის ხარისხის შემცირებას

და ანტიბაქტერიული თვისებების გახანგრძლივებას.

მსგავსი ბიოლოგიური პროთეზის იმპლანტაცია საცდელი ცხოველების (ვისტარის ხაზის ვირთაგვების) ორგანიზმში

იწვევდა მხოლოდ სენსიბილიზაციის აღმადრეკილებას.

კრილოზის ინფიცირება არც ერთ შემთხვევაში არ მომხდარა.



ANTIGENIC PROPERTIES OF UMBILICAL VEIN TREATED BY GLUTARALDEHYDE IN NEWBORNS

E. J. NATSIASHVILI, N. K. BOKHUA, N. G. GOGINASHVILI,
E. N. AKHVLEDIANI, M. F. ZARDIASHVILI, N. G. SAMKHARADZE

K. D. Eristavi Institute of Experimental and Clinical Surgery, Tbilisi, USSR

Summary

The results of experiments performed *in vitro* and *in vivo* showed that the treatment of umbilical vein by glutaraldehyde in newborns resulted in reliable decrease of protein level in tissue, fall of its antigenic activity and in prologation of antibacterial properties. Implantation of such biological prosthesis only caused tendency to organism sensitization of experimental animals (Wistar inbred rats). Wound infection was not observed in any cases.

УДК 576.312.231

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

О СРАВНИТЕЛЬНОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЯДЕРНЫХ И ХЛОРОПЛАСТНЫХ ТРАНСКРИПТОВ ЛИСТЬЕВ ГОРОХА МЕТОДОМ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

М. И. Балашвили, Г. Г. Гиголашвили

Институт биохимии растений АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 15.03.1982

Методом молекулярной гибридизации охарактеризованы транскрипты клеточных ядер и хлоропластов листьев гороха. При гибридизации ядерных и хлоропластных транскриптов с гомологичным и негомологичным ДНК установлено, что в геномах ядер и хлоропластов, а также в транскриптах этих органелл встречаются гомологичные последовательности, причем хлоропластный транскрипт содержит больше сходных последовательностей, чем ядерный.

Гомологии нуклеотидных последовательностей хпДНК высших растений посвящено несколько работ: данные Каримова и соавторов [2] каса-

дич [8] исследовали степень гомологии хпДНК некоторых растений непосредственным путем на уровне тотальных препаратов ДНК; Бисаро и Зигель

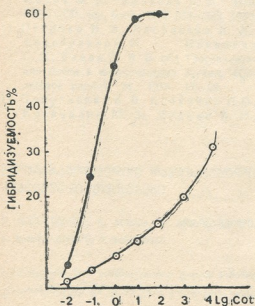


Рис. 1. Кинетическая кривая ДНК-РНК гибридизации: —●—●— хлоропластная, —○—○— ядерная

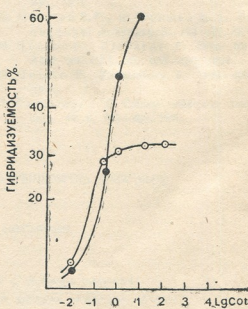


Рис. 2. Кинетическая кривая реакции гибридизации хпДНК с гомологичной (—●—●—) и негомологичной (—○—○—) РНК

ются гомологии хпДНК в пределах лишь одного семейства; Лампа и Бен-

[5] показали, что степень гомологии хпДНК четырех видов высших растений варьирует в пределах 15—85%.

Опыты ДНК-ДНК гибридизации [10—13] показали некоторые сходства в нуклеотидных последовательностях между ядерной и хлоропластной ДНК. Целью нашей работы являлось установление степени сходства между ядерными и хлоропластными транскриптами листьев гороха методом ДНК-РНК гибридизации.

Ядра и хлоропласты получали по методу Боттомлея и др. [6], модифицированному в нашей лаборатории [1].

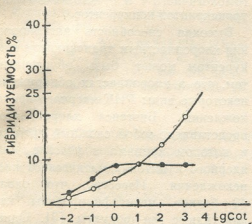


Рис. 3 Кинетическая кривая реакции гибридизации яДНК с гомологичной (—●—●) и негомологичной (—○—○) РНК

Ядра и хлоропласты инкубировали в РНК-полимеразной системе со всеми четырьмя нуклеозидтрифосфатами, одним из которых является H^3 -УТФ. Для получения достаточного количества H^3 -РНК с высокой удельной активностью как ядра и хлоропласты, так и другие компоненты РНК-полимеразной системы брали в 5 раз большем количестве, чем в обычной инкубационной смеси. Ядра и хлоропласты инкубировали при 35 и 25°C, соответственно, в течение 1 ч; использовали пробы в конечном объеме 3 мл, содержащие 250 мкмоль трис-НСI, рН 8,3; 37,5 мкмоль $MgCl_2$; по 0,5 мкмоль АТФ, ГТФ, ЦТФ; 0,0065 мкмоль H^3 УТФ (удельная активность 6,7 Ки/ммоль); 20 мкмоль β-меркаптоэтанола. Синтезированную РНК выделяли по методу Лолера и Розие [9]. Медленно движущиеся компоненты (короткие олигонуклеотиды и мононуклеотиды) отделяли от

РНК на колонке сефадекс G-50 (1,2 × 30 см).

Аналогичным путем получали чистую РНК, с той разницей, что в инкубационную смесь не добавляли меченого нуклеотида.

ДНК ядер и хлоропластов получали по методу Сулимовой и др. [4], дробили в ультразвуковом генераторе УЗДН-1 в следующем режиме: 22 кГц, 0,6 А, 1500 В, 2 раза по 10 мин, охлаждая раствор в ледяной бане. После дробления ДНК осаждали этанолом с добавлением 0,2 М ацетата натрия, растворяли в 0,005М ЭДТА — 0,005М трис буфере, рН 7,0, осветляли центрифугированием 30 мин при 5000 об/мин и дважды переосаждали этанолом. Осадок ДНК растворяли в бидистиллированной воде и денатурировали.

ДНК-РНК гибридизацию проводили в растворе 70%-ного формамида, содержащего 0,2М фосфатный буфер, рН 6,8 по методу Вогельштейна и Джилеспи [14]. В ядерную и хлоропластную пробу вносили по 83 мкг дробленной денатурированной ДНК и 1 мкг H^3 -РНК (2000 имп/мин для ядер; 6000 имп/мин — для хлоропластов). При этом достигалось соотношение ДНК/РНК ~ 10². Гибридизацию проводили в широком диапазоне C₀t. Различные величины C₀t достигались варьированием объема проб и времени инкубации.

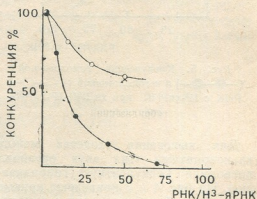


Рис. 4 Конкуренция гомологичной (—●—●) и негомологичной (—○—○) РНК с H^3 -яРНК при яДНК- H^3 -яРНК гибридизации

Для установления характера гибридизации H^3 -РНК обеих органелл с гомологичной ДНК получали кинетическую кривую реакции гибридизации

яДНК-Н³яРНК и хпДНК-Н³хпРНК, которая приведена на рис. 1.

Из рисунка отчетливо видно различие в сложности геномов между этими двумя органеллами. Так как геном ядер гораздо сложнее, чем геном хлоропластов, скорость реакции гибридизации яДНК-Н³яРНК несколько ниже скорости гибридизации хпДНК-Н³хпРНК. При гибридизации хпДНК-Н³хпРНК реакция завершена при 5 С₀t, в то время как при яДНК-Н³яРНК гибридизации реакция не завершена даже при 10 000 С₀t.

«Гетерологичная гибридизация» (яДНК-Н³хпРНК и хпДНК-Н³яРНК) показала некоторые сходства транскриптов с негомологичной ДНК (рис. 2 и 3). При этом скорость гибридизации хпДНК-Н³яРНК более близка к скорости гибридизации хпДНК с гомологичным транскриптом (рис. 2). Это указывает на большее сходство Н³-яРНК с хпДНК, чем Н³-хпРНК с негомологичной ДНК.

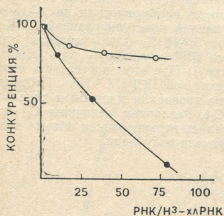


Рис. 5. Конкуренция гомологичной (—●—) и негомологичной (—○—) РНК с Н³-хпРНК при хпДНК-Н³-хпРНК гибридизации

Для выяснения сходства между транскриптами этих двух органелл проводили конкурентную гибридизацию. На рис. 4 и 5 приведены кривые конкурентной гибридизации с гомологичной ДНК. Конкурентами являются как гомологичные, так и негомологичные транскрипты в различных концентрациях. Из рис. 4 видно, что хпРНК заметно конкурирует с Н³-яРНК при гибридизации с яДНК.

Для равной степени ингибирования яДНК-Н³яРНК гибридизации нужно добавить ~3 раза больше хлоропластного, чем гомологичного транскрипта-конкурента. Поэтому можно предположить, что хпРНК содержит ~33% последовательностей, гомологичных с яРНК. При конкуренции Н³-хпРНК с хпДНК показано, что ядерный транскрипт-конкурент менее эффективно конкурирует с Н³-хпРНК. При этом для подавления реакции с одной и той же степенью непропорционально меняются нужные количества гомологичного и негомологичного транскриптов-конкурентов.

Высокая способность ингибирования хлоропластным транскриптом-конкурентом может быть обусловлена тем, что в хлоропластах обнаружены некоторые виды РНК ядерного происхождения. Биогенез хлоропластов представляет собой сложный процесс, в котором принимают участие гены ядерного и цитоплазматического происхождения. Известно, что около 40 белков идентифицированы как пластидные ген-продукты [3]. Однако размер генома пластид недостаточен для кодирования огромного числа структурных и функциональных белков, обеспечивающих многообразие реакции фотосинтеза. Значительная часть генетической информации, необходимой для развития и функционирования хлоропластов, локализована в ядре.

Таким образом, мы постарались установить степень сходства хлоропластных и ядерных геномов с помощью их транскриптов.

Исследованием транскриптов ядер и хлоропластов листьев гороха, методом гибридизации с гомологичными и негомологичными ДНК, установлено, что в геномах ядер и хлоропластов встречаются сходные нуклеотидные последовательности. При этом в хлоропластных транскриптах содержится больше таких последовательностей, чем в ядерных.

1. Джохадзе Д. И., Балашвили М. И. Биохимия, 41, 161—166, 1976.
2. Каримов М., Насыров Ю., Винецкий Ю. ДАН Тадж. ССР, 22, 204—207, 1979.
3. Насыров Ю., Алиев К. А., Абдулаев Х. А. В сб.: Генетические функции органоидов цитоплазмы, «Наука», Л., 1974.
4. Сулимова Г. Е., Дрожденюк А. П., Ванюшин Б. Ф. Биоорганическая химия, 2, 1182—1188, 1976.
5. Bisaro D., Siegel A. Plant Physiology, 65, 234—237, 1980.
6. Bottomley W., Spencer D., Wheeler A. M., Whitfield P. R. Arch. Biochem. Biophys., 143, 269—275, 1971.
7. Kung S. Ann. Rev. Plant Physiology, 28, 401—426, 1977.
8. Lampra G., Bendich A. Plant Physiology, 63, 660—668, 1979.
9. Louihere J. P., Rozier C. Plant Science Letters, 6, 237—242, 1976.
10. Richards O. C. Proc. Natl. Acad. Sci., 57, 156—163, 1967.
11. Siegel A. In: Modification of the Information Content of Plant Cells (eds R. Markham, D. R. Davies, D.A. Hopwood, R. W. Horne), Amsterdam, North-Holland, 1975, 15.
12. Tewari K. K., Wildman S. G. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 59, 569—576, 1968.
13. Tewari K. K., Wildman S. G. Biochim. Biophys. Acta, 186, 358—372, 1969.
14. Vogelstein B., Gillespie D. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 76, 615—619, 1979.

ბარდის ფოთლების ბირთვული და ქლოროპლასტური ტრანსკრიპტების შედარებითი დახასიათება მოლეკულური ჰიბრიდიზაციის მეთოდით

ა. ბალაშვილი, ბ. გიგოლაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მცენარეთა ბიოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ბარდის ფოთლების უჯრედთა ბირთვებისა და ქლოროპლასტების ტრანსკრიპტები დახასიათებულია მოლეკულური ჰიბრიდიზაციის მეთოდით. ბირთვებისა და ქლოროპლასტების ტრანსკრიპტების ჰიბრიდიზაციით ჰომოლოგიურ და არაჰომოლოგიურ დნმ-ებთან დადგენილ იქნა, რომ

ბირთვებისა და ქლოროპლასტების გენომებში და ამ ორგანელების ტრანსკრიპტებში გვხვდება ჰომოლოგიური ნუკლეოტიდური მიმდევრობები, ქლოროპლასტულ ტრანსკრიპტში უფრო მეტი, ვიდრე ბირთვულში.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF NUCLEAR AND CHLOROPLAST TRANSCRIPTS OF PEA LEAVES BY THE METHOD OF MOLECULAR HYBRIDIZATION

M. I. BALASHVILI, G. G. GIGOLASHVILI

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

Summary

The transcripts of pea leaves cell nuclei and chloroplasts have been characterized by the method of molecular hybridization. By hybridization of nuclear and chloroplast transcripts with homologous and nonhomologous DNA it has been establish-

ed that there are similar nucleotide sequences in nuclear and chloroplast genomes. In transcripts of these organelles similar sequences are also encountered though they are more in chloroplast transcripts than in nuclear.

УДК 577.153.35

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ИНГИБИТОРНЫЕ КАТИОННЫЕ УЧАСТКИ Na, K-АТФазной СИСТЕМЫ

З. П. Кометиани, М. Г. Векуа, З. Я. Киквидзе

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

Поступила в редакцию 30.06.1982

Ранее нами было получено, что в системе Na, K-АТФазы существуют четыре Na⁺-участка с полным эффектом активации при любых соотношениях АТФ и MgCl₂ в реакционной среде. Также было показано, что при избытке свободного АТФ и независимо от концентрации комплекса Mg АТФ являются два K⁺-участка с полным эффектом активации. Однако при эквимольных концентрациях АТФ и

MgCl₂ в системе обнаруживается один K⁺-участок с неполным эффектом активации; в отсутствии K⁺-АТФазная активность не равна нулю.

Для полной характеристики катионных участков Na, K-АТФазы необходимо изучить тормозящие катионные участки, существование которых в настоящее время находится вне сомнения [4].

МЕТОДИКА

Na, K-АТФазную активность образцов NaI препаратов мембранных фракций головного мозга крыс определяли по ранее описанной методике как оубаинчувствительную часть

суммарной АТФазы [2]. Количество катионных участков связывания определяли по методу анализа формы кинетических кривых [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сложность изучения тормозящих катионных участков связывания заключается в том, что приходится работать при больших концентрациях ионов, что не исключает влияния ионной силы на активность (наблюдают-

ся структурные изменения компонентов Na, K-АТФазной системы [3].

Проблема ставится поэтому следующим образом: получить косвенную информацию о величине скорости реакции при бесконечном увеличении

Таблица 1
Оценка достоверности линейности кривых при различных значениях параметра g

К рис. 2			К рис. 3		
g	Q	СС	g	Q	СС
0,6667	0,0242	0,9952	1	0,0317	0,9963
1	0,00114	0,9991	2	0,0113	0,9996
2	0,0125	0,9990	3	0,0074	0,9998
			4	0,0086	0,9998
			5	0,0102	0,9997

концентрации катионов и исключить при этом влияние ионной силы.

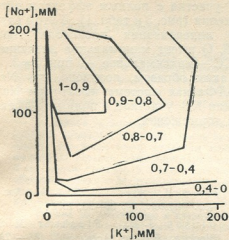


Рис. 1. Топограмма распределения Na, К-АТФазной активности при варьировании концентрации ионов Na и K, $[ATФ]/[MgCl_2]=3 \text{ мМ}/3 \text{ мМ}$, $pH=7,8$

С этой целью, при эквимоллярных концентрациях АТФ и $MgCl_2$ были

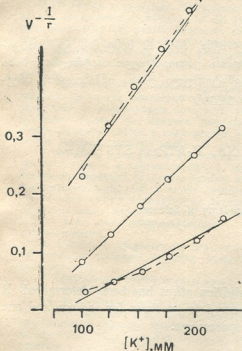


Рис. 2. Зависимость обратной величины Na, К-АТФазной активности от концентрации K^+ при различных γ , $v^{-1/\gamma} \sim [K^+]$. $[N^+]=10 \text{ мМ}$, $[ATФ]/[MgCl_2]=3 \text{ мМ}/3 \text{ мМ}$, $[ouaб]=0,2 \text{ мМ}$, $pH=7,8$

измерены активности при 441 различных значениях концентрации $NaCl$ и KCl — в интервале 0—200 мМ, шагом 10 мМ (рис. 1). Из этой топограммы ясно видно, что при любом сечении (постоянстве $[K^+]$, $[Na^+]$, их

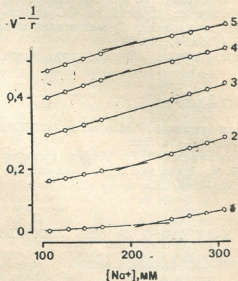


Рис. 3. Зависимость обратной величины Na, К-АТФазной активности от концентрации Na^+ при различных γ , $v^{-1/\gamma} \sim [Na^+]$. $[K^+]=1 \text{ мМ}$, $[ATФ]/[MgCl_2]=3 \text{ мМ}/3 \text{ мМ}$, $pH=7,8$

отношения или суммы) скорость имеет колоколообразную форму с одним максимумом. Кроме того, хорошо известно, что в отсутствии ионов натрия оубабинчувствительная АТФазная активность всегда равна нулю: в отсутствии ионов калия, с увеличением концентрации ионов натрия (до 1 мМ), активность быстро нарастает, а с 150 мМ начинает уменьшаться до нуля. Следовательно, с большой вероятностью можно заключить, что при бесконечном увеличении концентрации ионов натрия и калия скорость становится равной нулю. Следует добавить, что в специально проведенных экспериментах при различных фиксированных отношениях концентраций $[Na^+]/[K^+]$ (0,25, 1, 4, 9, 10) изменение суммарной концентрации этих ионов в пределах 100—250 мМ практически не изменяло Na, К-АТФазную активность. Следовательно, в приведенных ниже экспериментах мы можем пренебречь влиянием ионной силы и отнести уменьшение активности только за счет существования тормозящих катионных участков.

Анализируя зависимость Na, K-АТФазной активности от концентрации ионов калия можно заключить, что в Na, K-АТФазной системе существует один K⁺-участок с полным эффектом торможения, поскольку кривая линеаризуется при значении $g=1$, коэффициент корреляции CC максимален, а параметр Q минимален при $g=1$ (табл. 1, рис. 2).

Аналогичным образом для ионов

Na можно заключить, что в Na, K-АТФазной системе существует три Na⁺-участка с полным эффектом торможения (рис. 3 и табл. 1). В этом случае линеаризация происходит при $g=3$, Q имеет минимальное значение, а CC — максимальное — при $g=3$.

Таким образом, получено, что Na, K-АТФазная система имеет три Na⁺ и один K⁺-участок с полным эффектом торможения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кометиани З. П. Сообщения АН ГССР, 105, 411—414, 1982.
2. Кометиани З. П., Джариашвили Т. Я., Цакадзе Л. Г. Биохимия, 40, 1039—1046, 1975.
3. Glynn I. M., Karlisch S. J. D. Ann. Rev. Physiol., 37, 13—55, 1975.
4. Robinson J. D., Flashner M. S. Biochim. Biophys. Acta, 549, 145—176, 1979.

Na, K-АТФაზური სისტემის კატიონთა ინჰიბიტორული უბნები

ზ. კომეტიანი, ა. ვეკუა, ზ. კიკვიძე

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

რ ე ზ ი უ მ ე

კინეტიკური მრუდების ფორმის ანალიზის მეთოდით შესწავლილ იქნა Na, K-АТФაზური სისტემის ნატრიუმისა და კალიუმის ინჰიბიტორული უბნები. დადგე-

ნილ იქნა, რომ ამ სისტემას გააჩნია კალიუმის ერთი, ხოლო ნატრიუმის სამი ინჰიბიტორული უბანი ინჰიბირების სრული ეფექტით.

INHIBITORY CATION BINDING SITES OF NA, K-ATPase SYSTEM

Z. P. KOMETIANI, M. G. VEKUA, Z. J. KIKVIDZE

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

Summary

Using the method of kinetic curve shape analysis a number of sodium and potassium binding sites with a complete

inhibition effect has been determined. It appeared to be three for sodium and one for potassium.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

2. **Объем 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. **Объем 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 фамилии 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 кальке или белой чертёжной бумаге — следует представлять в двух экземплярах (в надписанном конверте). Надписи на иллюстрациях должны быть выполнены тушью. На обороте иллюстрации следует обозначить карандашом ее номер, фамилию автора и сокращенное название статьи, а в случае необходимости отметить верхний и нижний край.

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

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

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

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

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

12. Авторы получают бесплатно 12 отдельных оттисков.

682/130



Цена 85 коп.

Индекс 76204