

34-ბ/2  
185/2



ISSN—0321—1665

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

784/2

**ბიოლოგიის**  
**სერია**  
**СЕРИЯ**  
**БИОЛОГИЧЕСКАЯ**

1985 N 4 · თბილისი · თბილი  
· ТБИЛИСИ · · Т О М  
· Т В И Л И ს ი · · V O L .

**11**

СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ,  
ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

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

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე  
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР



# ბიოლოგიის სერია СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 11, № 4  
Том

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

გამომცემლობა „მეცნიერება“  
ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕЦНИЕРЕБА»

თბილისი  
ТБИЛИСИ

1985

სარედაქციო კოლეგია:

მთავარი რედაქტორი ვ. ოკუჯავა

მთავარი რედაქტორის მოადგილე თ. ონიანი

სწავლული მდივანი გ. ბეკია

ლ. გაბუნია, ს. ღურმიშიძე, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, გ. კანდელაკი,

კ. ნადარეიშვილი, გ. ნახუცრიშვილი, გ. სანაძე, ბ. ყურაშვილი, ნ. ძიძიშვილი,

თ. ქვანიშვილი, შ. ქვანიშვილი, ნ. ჯავახიშვილი

პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

#### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Главный редактор В. М. Окуджава

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, Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили,

Г. Ш. Нахуцришвили, Г. А. Санадзе, Г. Д. Туманишвили, Т. Г. Чанишвили,

Ш. Ф. Чанишвили

Ответственный секретарь С. Р. Лабაдзе

#### 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, B. E. Kurashvili,

K. Sh. Nadareishvili, G. Sh. Nakhutsrishvili, G. A. Sanadze, G. D. Tumanishvili,

M. M. Zaalishvili

Executive Secretary S. R. Labadze

Известия АН ГССР

© Серия биологическая, 1985

Корректор Д. Р. Арчвадзе

Сдано в набор 28.03.1985; Подписано к печати 12.07.1985; Формат бумаги

10×108<sup>2</sup>/<sub>16</sub>; Бумага № 1; Печатных л. 6.7; Уч.-издат. л. 5.5

УЭ 01615

Тираж 1000

Заказ 911

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 ГССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

СОДЕРЖАНИЕ — შიგნაარსი — CONTENTS

T. A. Шатилова, Т. Т. Габашвили. Некоторые аспекты регуляции внутриглазного давления при экспериментальной гипотонии глаза	221
ტ. შათილოვა, თ. გაბაშვილი. თვალშიდა წნევის რეგულაციის ზოგიერთი ასპექტი ექსპერიმენტული ჰიპოტონიის დროს	
T. A. Shatilova, T. T. Gabashvili. Some aspects of intraocular pressure regulation during experimental eye hypotony	
M. Ш. Пирцхалайшвили. Топическая организация прямых связей дорсального ядра наружного коленчатого тела в таламических и средне-мозговых образованиях у кошек	228
მ. შირცხალაიშვილი. კატის გარეთა დამუხლული სხეულის დორსალური ბირთვის პირლამბირი კავშირების ტოპიკური ორგანიზაცია თალამუსისა და შუა ტვინის წარმონაქმნებში	
M. Sh. Pirtskhalaishvili Topical organization of direct connections of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body in the thalamus and midbrain	
П. В. Челидзе, Р. Г. Пухаева. Ультраструктура ядрышка некоторых дифференцированных клеток	235
პ. ველიძე, რ. ფუხაევა. ზოგიერთი დიფერენცირებული ბირთვის ულტრასტრუქტურა	
P. V. Chelidze, R. G. Pukhaeva. Ultrastructure of nucleolus of some differentiated cells	
M. Н. Яшвили. Сравнительное изучение ультраструктуры клеток нуцеллуса кукурузы с цитоплазматической мужской стерильностью	242
მ. იაშვილი. სტერილური სიმინდის ნუცელუსის ულტრასტრუქტურის შედარებითი შესწავლა	
M. N. Iashvili. Comparative study of nucellus cell ultrastructure in zea mays with CMS	
И. Г. Берая. Влияние высоких доз фолицина на состояние обмена аскорбиновой кислоты	248
ი. ბერაია. ფოლატინის დიდი დოზების გავლენა ასკორბინის მცვლელზე	
I. G. Beraia. Influence of high doses of folic acid on the state of exchange of ascorbic acid	
Г. Ш. Ткемаладзе. Сравнительное изучение влияния различных соединений на активность малат- и глутаматдегидрогеназ чайного растения и виноградной лозы	253
გ. ტყემალაძე. სხვადასხვა ნაერთის გავლენის შედარებითი შესწავლა ჩაის მცენარისა და ვაზის მალატ- და გლუტამატდეჰიდროგენაზების აქტივობაზე	
G. Sh. Tke maldze. The comparative study of the influence of different compounds on tea and grapevine malate and glutamate dehydrogenase activities	
И. М. Сакварелидзе. Влияние смены условий освещения на индивидуальное развитие пшеницы <i>Triticum palaeocolchicum</i> Men. . . . .	260
ი. საკვარელიძე. განათების პირობების ცვლის გავლენა <i>Triticum palaeocolchicum</i> Men-ის ინდივიდუალურ განვითარებაზე	
I. M. Sakvarelidze. Influence of change of lighting conditions on the individual development of wheat <i>Triticum palaeocolchicum</i> Men.	
M. Н. Самадашвили, М. Н. Бехтерева. Влияние условий культивирования на липогенез гриба рода <i>Entomophthora</i>	268



მ. სამადაშვილი, მ. ბებტერევა. კულტივირების პირობების გავლენა გვარ Entomophthora -ს სპორის ლიპოგენეზზე

M. N. Samadashvili, M. N. Bekhtereva. Influence of cultivation condition lipogeneous fungus by Entomophthora generis

A. D. Горгидзе, И. И. Майсая. Межвидовая гибридизация в роде Setaria (P. B.)

ა. გორგიძე, ი. მაისაია. გვარ Setaria (P. B.)-ში სახეობათაშორისი ჰიბრიდიზაცია

A. D. Gorgidze, I. I. Maisaia. Hybridization among species in the genus Setaria (P. B.)

M. G. Тугуши, В. А. Мглинец. Гинандроморфный анализ двух гомеозисных мутантов у Drosophila melanogaster

მ. ტუღუში, ვ. მგლინეცი Drosophila melanogaster -ის ორი ჰომეოზოური მუტანტის გინანდრომორფული ანალიზი

M. G. Tugushi, V. A. Mglinets. Gynandromorphic analysis of two homeotic mutants in Drosophila melanogaster

Краткие сообщения

მოკლე ცნობებზე

Short communication

Л. Н. Гогиберидзе, Ш. Д. Чиквашвили, И. Ш. Квавилашвили, М. М. Заалишвили. Некоторые электрические характеристики мембраны зародыша лягушки до первого деления

ლ. გოგიბერიძე, შ. ჩიკვაშვილი, ი. ყვავილაშვილი, მ. ჯაალიშვილი. ბუყის ჩანასახის მემბრანის ზოგიერთი ელექტრული მახასიათებელი პირველ გაყოფამდე

L. N. Gogiberidze, Sh. D. Chikvashvili, I. Sh. Kvavilashvili, M. M. Zaalishvili. Some electrical characteristics of the membrane of the frog embryo before the first division

274

282

286

УДК 617.725—008.818

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕГУЛЯЦИИ ВНУТРИГЛАЗНОГО ДАВЛЕНИЯ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГИПОТОНИИ ГЛАЗА

Т. А. Шатилова, Т. Т. Габашвили

*Тбилисский государственный медицинский институт*

Поступила в редакцию 25.01.1984

Методами офтальмографии, тонографии и электроцилиграфии на 35 кроликах было изучено состояние гемодинамики цилиарного тела, гидродинамики глаза и тензиорецепторной рефлексогенной зоны в процессе развития и лечения экспериментальной гипотонии глаза. Показано, что гипотония, вызванная потерей стекловидного тела, обусловлена снижением минутного объема водянистой влаги — гипосекрецией и характеризуется более низкоамплитудными и низкочастотными электроцилиграфическими волнами по сравнению с контрольными величинами. Предполагается, что тензиорецепторное поле цилиарного тела представляет собой афферентное звено защитно-компенсаторного рефлекса, обеспечивающего регуляцию ВГД при глазной гипотонии.

Полученные данные о воздействии атропина, гидрокортизона и электростимуляции на гемодинамику цилиарного тела, гидродинамику глаза и состояние тензиорецепторного поля с учетом механизма развития гипотонического процесса дает основание рекомендовать их для практического применения и включения в комплекс лечебных мероприятий, направленных на нормализацию внутриглазного давления при данной патологии.

10.01.84

Проникающие повреждения органа зрения, нередко осложняющиеся резким снижением внутриглазного давления (ВГД) — гипотонией с исходом в субатрофию и атрофию, приводящих к гибели глаза и инвалидности, являются одной из актуальных проблем современной офтальмологии. Литературные данные по различным аспектам глазного травматизма и их осложнений [4, 12] характеризуются выраженной разноречивостью. Это в первую очередь касается патогенеза посттравматического гипотонического процесса, наиболее частой причиной которого является потеря стекловидного тела, отмечающаяся при нарушении целостности наружной капсулы глазного яблока (вследствие его проникающих ранений, полостных операций, субконъюнктивных разрывов склеры). Нет единого мнения об особенностях изменений офтальмотонуса, внутриглазного кровообращения

и циркуляции водянистой влаги, а также функциональном состоянии и участии компенсаторных регулирующих систем на различных этапах посттравматической гипотонии. Существенные разногласия имеются и по вопросу о рациональной, патогенетически обоснованной терапии с учетом механизма развития гипотонии.

Вышеизложенное диктует дальнейшее экспериментальное изучение механизмов развития гипотонического состояния органа зрения с применением новых методик и средств, с целью разработки более эффективных лечебных мероприятий, направленных на сокращение сроков нормализации уровня ВГД. Проведение экспериментальных исследований целесообразно также и потому, что этим представляется возможным проследить те сдвиги в жизнедеятельности глаза, которые не могут быть обнаружены клинически. Это в первую

ბებ. ბებ. 3. ბებ. ბებ.  
ბებ. ბებ. ბებ. ბებ.

очередь касается изучения изменений ВГД, гидродинамики глаза в первые минуты и часы после травмы, обычно ускользающие от внимания клиницистов.

Целью данной работы явилось изучение гемодинамических, гидродинамических и электроцилиографических показателей при экспериментальной гипотонии глаза. Одновременно предпринята попытка коррекции этих показателей некоторыми фармакологическими и физическими методами.

Электроцилиография является новым высокочувствительным методом, позволяющим регистрировать медленные биопотенциалы, источником

которых является расположенная на границе цилиарного тела со склерой рефлексогенная зона в виде кустообразных нервных образований [9], имеющих морфологическое сходство с таковыми в крупных магистральных сосудах. Дальнейшими электроцилиографическими исследованиями было установлено, что генерирующиеся в данной зоне электрические потенциалы находятся в прямой зависимости от состояния ВГД, что дает основание считать эти образования тензиорецепторами и рассматривать их как часть нервного функционального аппарата, регулирующего ВГД [10].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служили 35 половозрелых кроликов породы шиншилла массой 2,5—3,0 кг. Гемодинамику цилиарного тела изучали методом офтальмографии. Гидродинамические показатели, в частности минутный объем водянистой влаги (F) и коэффициент легкости оттока (C), определяли методом упрощенной тонографии по Нестерову. Электроцилиографические волны записывали на бумажной ленте ЭЭГ с помощью электрод-контактной линзы без роговичной части, которую накладывали на глаз так, чтобы вмонтированные электроды прилегали к склере на расстоянии 1,5 мм от лимба (проекция тензиорецепторной зоны цилиарного тела на поверхности склеры).

Экспериментальную гипотонию вызывали путем аспирации стекловидного тела в количестве 1,3—1,5 см<sup>3</sup>. Величина эта в определенной степени согласуется с данными других авторов [6, 7], по мнению которых стабильная гипотония формируется путем извлечения стекловидного тела в количестве 1,5—2,0 см<sup>3</sup>.

Офтальмоореографические, тонографические и электроцилиографические исследования проводили через 15 мин после извлечения стекловидного тела, спустя два часа, на второй и третий день, к концу первой, второй, третьей и четвертой недели от начала развития гипотонии. Опыты состояли из трех серий: в первой серии изучали тоно-, рео- и цилиографические показатели без проведения лечебных мероприятий, во второй — те же показатели при применении атропина и гидрокортизона, а в третьей — наряду с атропином и гидрокортизоном проводили электрическую стимуляцию путем наложения на склеру в проекции цилиарного тела электрода, на который подавались импульсы длительностью 50 м/с, частотой 3 Гц и амплитудой 150 мВ. Сеансы электростимуляции длились три минуты и проводились ежедневно в течение первых семи дней после отсасывания стекловидного тела. Полученные цифровые данные обрабатывались статистически.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ экспериментальных данных показал, что реографический коэффициент у кроликов в норме равен  $RQ = 3,8 \pm 0,81\%$ , амплитуда цилиографических волн колеблется в пределах 1000—1300 мкВ при частоте 0,3—0,5 Гц.

Гидродинамические показатели: коэффициент легкости оттока  $C = 0,33 \pm 0,0016$  мм на 1 мм рт. ст., минутный объем водянистой влаги  $F = 2,8 \pm 0,0052$  мм/мин. ВГД у этой же группы (контрольной) кроликов равня-



лось  $P_0 = 17,2 \pm 1,4$  мм рт. ст. (рис. 1 и 2).

Спустя 15—25 мин после извлечения стекловидного тела реографический коэффициент резко увеличивается до  $RQ = 5,3 \pm 0,92\%$ , что свидетельствует об увеличении интенсивности интрацилиарного кровотока. Гидродинамические показатели,  $F$  и  $C$ , на данной стадии развития гипотонии определить не удалось, так как ВГД снижалось до нерегистрируемых тонометрически величин. Электроцилиграфически превалировали волны с амплитудой порядка 500—600 мкВ при частоте 0,1—0,3 Гц, т. е. отмечалось резкое уменьшение амплитуды и частоты биопотенциалов. Увеличение реографического коэффициента сразу после извлечения стекловидного тела, видимо, является результатом резкого расширения сосудов цилиарного тела, вследствие падения

органа. Наличие низкоамплитудных и низкочастотных цилиографических волн, т. е. снижение электрической активности тензиорецепторного поля, нам кажется, является прямым отражением состояния офтальмотонуса, который при этом, как отмечалось выше, снижается до тонометрически неизмеряемых величин. Указанное служит еще одним доказательством того, что тензиорецепторное поле, расположенное на границе цилиарного тела со склерой, действительно является локальным аппаратом, адекватно реагирующим на колебания ВГД.

Через 2—2 ч 10 мин после развития гипотонии ВГД оказалось сниженным до 6,8—0,5 мм рт. ст. Амплитуда цилиографических волн была в пределах 600—700 мкВ (частота в течение всего периода наблюдений не изменялась и равнялась 0,1—

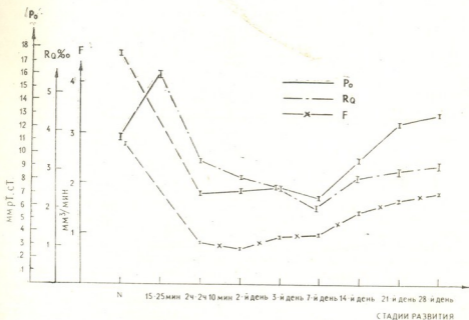


Рис. 1. Изменения ВГД ( $P_0$ ), реографического коэффициента ( $RQ$ ) и минутного объема водянистой влаги ( $F$ ) в динамике развития экспериментальной гипотонии глаза

экстравазального, в конкретном случае внутриглазного давления, являющегося, как известно, одним из факторов, обуславливающих тонус интрацилиарных сосудов и определяющих, следовательно, уровень регионального кровообращения в данном

0,3 Гц). Реографический коэффициент обнаруживал тенденцию к снижению  $RQ = 3,0 \pm 0,76\%$ , гидродинамические показатели  $F = 0,8 \pm 0,032$ ,  $C = 0,28 \pm 0,018$  (рис. 1 и 2).

На рассматриваемой стадии развития гипотонии обращает на себя вни-

мание выраженное несоответствие между интенсивностью локального кровотока в цилиарном теле (RQ) и минутным объемом водянистой влаги, учитывая при этом известную прямую функциональную взаимозависимость между этими двумя величинами [5,

ние интенсивности кровотока следует отнести к факторам, определяющим кратковременное увеличение реографического коэффициента RQ. Однако большая растяжимость тонкостенных венозных сосудов при резком снижении экстравазального внут-

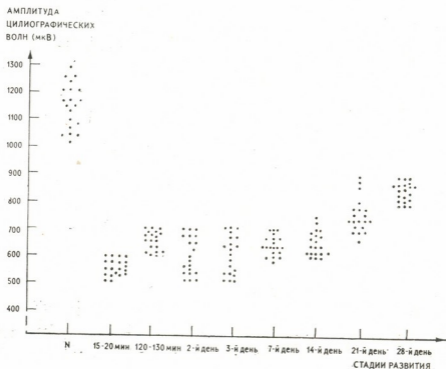


Рис. 2. Изменения активности тензиорецепторного поля цилиарного тела в динамике развития экспериментальной гипотонии глаза

13]. Указанный феномен дает основание предположить, что в механизме его развития определяющую роль должны играть все те сдвиги, которые в конечном счете приводят к нарушению секреторной деятельности цилиарного тела. К таким сдвигам следует отнести венозную гиперемия цилиарного тела, развивающуюся при резком падении ВГД. Однако венозной гиперемии предшествует развитие артериальной гиперемии, которую следует рассматривать как результат расширения артериальных сосудов цилиарного тела при снижении силы, действующей на них извне, т. е. ВГД.

Таким образом, артериальная гиперемия и связанное с ней увеличе-

риглазного давления обуславливает значительное увеличение диаметра вен с последующим переходом артериальной гиперемии в венозную. Пассивная, венозная, гиперемия обуславливает гипоксию тканей цилиарного тела, к которой особенно чувствителен цилиарный эпителий. Обеднение цилиарного эпителия энергией АТФ, сопровождающего гипоксию в цилиарном теле, в свою очередь является, как известно, пусковым механизмом, определяющим снижение секреторной деятельности цилиарного тела и, в частности, ее активного компонента [1].

Еще одним фактором, обуславливающим гипосекрецию водянистой влаги при глазной гипотонии, может

служить выход плазмы крови в ткани цилиарного тела и развитие его отека, аналогично механизму отека сетчатки и диска зрительного нерва при данной патологии [8].

Отек тканевых структур цилиарного тела, вследствие его пропитывания плазмой, неминуемо ведет к снижению объема жидкости в кровеносных сосудах цилиарного тела, подлежащего секрети и ультрафильтрации, и, в конечном счете, к дальнейшему усугублению гипоксического состояния в нем (не исключается и сдавливание артериальных сосудов, проходящих в толще цилиарного тела, отечной жидкостью, ведущее к его компрессионной ишемии).

Таким образом, нарушение микроциркуляции в цилиарном теле при гипотонии глаза, выражающееся его венозной гиперемией, неразрывно ведет к уменьшению интенсивности транспорта кислорода и падению уровня оксигенации ткани цилиарного тела. Последние, вероятно, являются основными причинами снижения секреторной активности цилиарного тела, ведущего к дальнейшему усугублению гипотонического процесса. Такое объяснение развития порочного круга при гипотонии, в частности резкое падение ВГД, пассивная, венозная, гиперемия, падение уровня оксигенации, обеднение энергией АТФ (в первую очередь цилиарного тела эпителия) и угнетение окислительных процессов в ткани цилиарного тела, вызывающее гипосекрецию водянистой влаги, послужили основанием для ее коррекции гидрокортизоном.

На последующих рассмотренных стадиях гипотонического процесса, включая седьмой день его развития, изучаемые нами параметры не подвергались каким-либо существенным изменениям. Исключение составил реографический коэффициент, который обнаружил неуклонное снижение от  $3,2\% \pm 0,76\%$  до  $2,0 \pm 0,62\%$  (падение на 37,5%), что указывает на прогрессирующее уменьшение интенсивности местного кровотока в цилиарном теле.

В дальнейшем отмечалось постепенное увеличение ВГД, минутного объема водянистой влаги, реографического коэффициента и амплитуды цилиографических волн, которые к

концу третьей недели достигали соответственно  $12,2 \pm 1,1$  мм рт.ст.,  $1,7 \pm 0,0045$ ;  $3,0 \pm 0,75\%$ ;  $AC \pm 650$  900 мкВ (рис. 1 и 2). Сходные количественные данные были получены и к концу четвертой недели, что, вероятно, свидетельствует о стабилизации гипотонии. При этом обращает на себя внимание однонаправленность и параллелизм, начиная с конца первой недели, в изменениях ВГД, минутного объема водянистой влаги и амплитуд цилиографических волн. Целесообразно предположить, что эти изменения являются выражением местного защитно-компенсаторного рефлекса, включающегося при гипотонии глаза и поддерживающего ВГД на нормальном уровне. С учетом данных об активирующем воздействии адреналина и норадреналина на биопотенциалы тензиорецепторного поля цилиарного тела [11], допускаемая в нем наличие адrenoрецепторов, а также принимая во внимание обильную адренергическую иннервацию цилиарного эпителия, естественно думать, что нервные терминалии в тензиорецепторном поле цилиарного тела и в цилиарном эпителии представляют собой составные части одной функциональной системы, обеспечивающей поддержание ВГД. Механизм этого явления, видимо, сводится к стимуляции секреции водянистой влаги, вследствие активации  $\beta$ -рецепторов цилиарного эпителия в результате угнетения деятельности тензиорецепторного поля. Последнее можно рассматривать как афферентное звено рефлекса, несущего информацию о снижении ВГД в высшие рефлекторные центры.

Есть основания думать, что центр рефлекса расположен в гипоталамусе, который по данным различных авторов регулирует секреторные процессы в цилиарном теле [2]. Однако данный вопрос нуждается в окончательном решении.

Под влиянием инстилляций атропина и гидрокортизона уже через неделю после развития гипотонии рассматриваемые нами параметры достигали своего максимума и равнялись  $RQ = 2,9 \pm 0,72\%$ ,  $F = 1,8 \pm 0,048$  мм<sup>3</sup>. Амплитуда цилиографических волн составляла 850—900 мкВ. Указанные величины оставались на том же уровне на последующих стадиях раз-

вития гипотонии. Учитывая приведенные выше данные об угнетении секреторной деятельности цилиарного тела при глазной гипотонии, есть основания думать, что гипертензивный эффект гидрокортизона связан с развивающейся при этом гиперсекрецией. Последнее является результатом ацидоза водянистой влаги, вследствие перехода бикарбонатов и воды из крови в водянистую влагу [8]. При электростимуляции амплитуда цилиографических волн достигала 850—900 мкВ уже к концу третьего дня, гидродинамические показатели —  $F=1,8 \pm 0,052$  мм<sup>2</sup>/мин,  $C=0,28 \pm 0,018$ ,  $P_0=12,6 \pm 1,9$ ; реографический коэффициент  $RQ=3,1 \pm 0,81\%$ .

На последующих стадиях наблюдения, под влиянием повторных сеансов электрической стимуляции, рассматриваемые нами параметры не подвергались существенным изменениям. Что касается возбуждающего действия электростимуляции на тензиорецепторное поле цилиарного тела, то данный вопрос требует дальнейших исследований.

Анализ проведенных экспериментальных исследований дает основание заключить, что гипотония, вызванная потерей стекловидного тела, характеризуется более низкоамплитудными и низкочастотными электроцилиографическими волнами по сравнению с фоном, при этом своих максимальных значений (не достигающих контрольных величин) амплитуды цилиографических волн достигают к концу четвертой недели от начала развития гипотонии глаза. Гидродинамические показатели, в частности  $P_0$  и  $F$ , при той же модели экспериментальной гипотонии были сниженными и достигали максимального уровня спустя неделю от начала наблюдения. При комбинированном применении атропина и гидрокортизона цилиографические и гидродинамические показатели, а также реографический коэффициент достигали своего максимума в более краткий срок (через одну неделю), а при электростимуляции на фоне применения атропина и гидрокортизона — уже к концу третьего дня.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бунии А. Я. Гемодинамика глаза и методы ее исследования, «Наука», М., 1971.
2. Бунии А. Я., Супрун А. В., Царница Р. И., Ярцева Н. С. Вестник офтальмол., 6, 28—33, 1965.
3. Бунии А. Я., Яковлев А. А. Вестник офтальмол., 3, 24—28, 1973.
4. Дмитровская И. П. Клинико-экспериментальное исследование внутриглазного давления, гидродинамики и гемодинамики глаз после проникающих повреждений, Автореф. канд. дисс., М., 1971.
5. Кацнельсон Л. А., Бунии А. Я. Мат. XXVIII научн. сессии Московского НИИ глазных болезней им. Гельмгольца, М., 45—48, 1968.
6. Потехин В. К., Рыков В. А., Савиных В. И. В сб.: Физиология и патология механизмов адаптации органа зрения, Владивосток, 1983, 80—82.
7. Цур-Недден А. О. 3, 4, 569—583, 1927.
8. Нестеров А. П., Бунии А. Я., Кацнельсон Л. А. Внутриглазное давление. Физиология и патология, «Наука», М., 1974.
9. Шатилова Т. А. Значение и изменение сосудов и нервов глаза в патогенезе глаукомы, Автореф. докт. дисс., Рязань, 1959.
10. Шатилова Т. А., Эйфельман Г. И., Думбадзе Г. Г., Минеев И. Ф., Физиол. журнал СССР им. И. М. Сеченова, 65, 10, 1480—1486, 1979.
11. Шатилова Т. А., Думбадзе Г. Г., Гоголадзе Т. В., Турманаули Г. С., Тодуа Л. Н., Шанидзе Х. К. В сб.: Вопросы возрастной медицины, Тбилиси, 1980, 59—65.
12. Шелинговская Т. М. Травматическая гипотония глаза, ее профилактика и лечение, Автореф. канд. дисс., Винница, 1968.
13. Bettelheim H. Klin. Mbl. Augenheilk., 155, 1, 24—33, 1969.

ტ. შატილოვა, თ. გაბაშვილი

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

ოფთალმოლოგიური, ტონოგრაფიული და ელექტროცილიოგრაფიული მეთოდების თვალის სხეულში შესწავლილ იქნა ბოკერის თვალის ცილიარული სხეულის ჰემოდინამიკა, ჰიდროდინამიკა და ტენზიორეცეპტორული რეფლექსოგენური ზონა ექსპერიმენტული ჰიპოტონიის განვითარებისა და მკურნალობის დროს. ნაჩვენებია, რომ მინისებური სხეულის დაკარგვით გამოწვეული ჰიპოტონიის მიზეზია საკანის ნაპის წუთმოცულობის დაქვეითება. ელექტროცილიოგრაფიულად აღინიშნება დაბალამპლიტუდიანი და დაბალსიხშირიანი ბიოპოტენციალები საკონტროლო ჯგუფთან შედარებით. გამოთქმულია მოსაზრება,

რომ ცილიარული სხეულის ტენზიორეცეპტორული ველი წარმოადგენს კომპენსატორული რეფლექსის აფერენტულ რგოლს, რომელიც უზრუნველყოფს თვალში და წნევის რეგულაციას ჰიპოტონიის დროს. იმ შედეგების მიხედვით, თუ თვალის ჰემოდინამიკაზე, ჰიდროდინამიკასა და ტენზიორეცეპტორული ველის მდგომარეობაზე როგორ მოქმედებს ატროპინი, ჰიდროკორტიზონი და ცილიარული სხეულის ელექტროსტიმულაცია, უნდა დავასკვნათ, რომ ყველა ეს საშუალება შეიძლება გამოვიყენოთ თვალის ჰიპოტონიის კომპლექსურ თერაპიაში.

## SOME ASPECTS OF INTRAOCULAR PRESSURE REGULATION DURING EXPERIMENTAL EYE HYPOTONY

T. A. SHATILOVA, T. T. GABASHVILI

State Medical Institute, Tbilisi, USSR

### Summary

The hemodynamics of ciliary body, hydrodynamics of eye and tensioreceptive reflexogenic zones in different periods of the development and therapy of experimental eye hypotony in rabbits were studied. Hypotony, caused by vitreous body loss was shown to be due to a decrease of aqueous humor formation rate and characterized by typical electrociliographic waves with low amplitude and frequency in comparison with the control group. The tensioreceptive

zone of ciliary body is supposed to be an afferent part of compensatory reflex, regulating intraocular pressure during hypotony.

The obtained data on the effect of atropine, hydrocortisone and electrostimulation on the ciliary body hemodynamics, eye hydrodynamics and the condition of tensioreceptive area enable to recommend them for the practical use and include them in therapeutic complex of eye hypotony.

УДК 611.815

ГИСТОЛОГИЯ

## ТОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПРЯМЫХ СВЯЗЕЙ ДОРСАЛЬНОГО ЯДРА НАРУЖНОГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА В ТАЛАМИЧЕСКИХ И СРЕДНЕМОЗГОВЫХ ОБРАЗОВАНИЯХ У КОШЕК

М. Ш. Пирцхалайшвили

*Тбилисский государственный педагогический институт им. А. С. Пушкина*

Поступила в редакцию 15.01.1984

После электролитического повреждения дорсального ядра наружного колленчатого тела (НКТ) у кошек методами Наута-Замбрицкого и Кавамура-Ниними изучались прямые связи различных участков указанной структуры с ипсилатеральной претектальной областью, комплексом подушки таламуса и передним бугром четверохолмия.

Передняя часть НКТ преимущественно представлена в вентро-латеральной половине комплекса подушки таламуса, в задне-латеральной части претектальных ядер и в задне-латеральных участках переднего двуххолмия. Задняя же часть НКТ в большей степени связана с дорсо-медиальной половиной комплекса подушки, с передне-медиальной частью претектальных ядер и передне-медиальными участками переднего двуххолмия. При повреждении центральной части НКТ в указанных структурах отмечается более равномерное распределение геникулярных волокон.

Известно, что у кошек, кроме классического ретино-геникуло-кортикального зрительного пути, имеется еще «экстрагеникулярный» текто-таламо-кортикальный отдел зрительной системы. Известно также, что кроме определенных перекрытий различных проекционных линий указанных зрительных путей на корковом уровне [9, 17, 31, 36, 39] отмечается определенная топическая организация в проекциях от сетчатки к дорсальному ядру НКТ [12, 13, 30, 32, 37, 41] и к передним буграм четверохолмия (ПБЧ) [6, 8, 11, 29, 30]. Ретинотопическая организация характерна также для волокон, идущих как от слоев НКТ к полям 17, 18, 19 и латеральной супрасильвиевой коре [3, 12, 15, 16, 40, 44], так и от ПБЧ че-

рез комплекс подушки таламуса к коре [17, 18, 21, 33, 34]. Коровые поля 17, 18, возможно и 19, с сохранением определенной организации, обратнo посылают волокна в НКТ [14, 20, 22, 35], к таламическим и претектальным ядрам [28, 43] и ПБЧ [28, 35]. Топически организованную проекцию обнаруживают также в пределах «экстрагеникулярной» системы, от ПБЧ к претектальным ядрам и таламическому комплексу подушки [26].

Довольно скудны и противоречивы сведения относительно взаимоотношений между ретино-геникуло-кортикальным и текто-таламо-кортикальным зрительными путями на подкорковом уровне; нет единого мнения о существовании геникуло-тектальных,

геникуло-претектальных и геникуло-пульвинарных волокон [2, 4, 6, 7, 10, 19, 38, 42].

Настоящее исследование проведено для выявления возможных геникуло-

тектальных, геникуло-претектальных и геникуло-пульвинарных волокон с попыткой разграничить области их окончания при повреждении различных участков НКТ.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на 23 кошках (21 с электролитическим повреждением НКТ, две служили контролем). Повреждающий электрод вводился сбоку или сверху, на уровне А—6, Н—3, L—10, соответственно атласу Джаспера и Аймоне-Марсана [23]. После предварительной идентификации по ответам на световую вспышку ядро повреждалось постоянным током 4 мА в течение 30 с (в контрольных случаях электрод вводился в ядро без пропуска тока). По истечении 8—14 дней после операции животные умер-

щвлялись эфиром. Через общую сонную артерию мозг перфузировался 12%-ным раствором нейтрального формалина. После предварительной заливки мозга в 20%-ный раствор желатина на замораживающем микротоме брались серийные фронтальные срезы толщиной 25 мк. Каждый четвертый срез обрабатывался методами Наута-Замбрижского [1] или Кавамура-Ними [27]. Экспериментальные животные были отобраны и разгруппированы по локализации повреждений в передних, задних и центральных участках НКТ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Микроскопическое исследование фронтальных тотальных препаратов ипсилатерального полушария при повреждении передних участков НКТ показало, что фрагментированные волокна, направляясь дорсомедиально, образуют густой пучок перерожденных волокон в пограничной полоске (*stratum zonale*), от которого под углом они спускаются к комплексу подушки и претектальным ядрам. При описании распределения дегенерированных волокон в претектуме будем пользоваться обозначением ядер указанной области, предложенным Канасеки и Спрейджем [25].

Во всех случаях повреждения передних участков НКТ по всей претектальной области отмечается диффузное распределение малого количества фрагментированных волокон. Значительное сгущение дегенерированных фрагментов видно по всей области субоптического ядра (*Nso*), которое незначительно уменьшается дорсально от указанного образования, в ядре оптического тракта (*Not*), и вентрально в заднем претектальном ядре (*Ppt*), затем участок сгущенных фрагментов перемещается дорсально в медиальную треть *Not* (рис. 1 А2).

При описании распределения дегенерации в задне-латеральном ком-

плексе таламуса нами употребляются обозначения указанной области по Джонсу и Поувелу [24]. На каудальном уровне таламуса достаточное число дегенерированных волокон было найдено в части, расположенной вентрально к ручке переднего бугра (*BCS*), т. е. в каудальной части интермедиального участка задней группы ядер зрительного бугра (рис. 1 А3). Наиболее интенсивное расположение дегенерированных волокон отмечается в вентролатеральных участках медиального ядра подушки (*Pm*) и латеральной части супрагенкулярного ядра (*Sg*). Фокусом претерминальной дегенерации является вентро-медиальная часть *Pm* (рис. 1 А3).

На уровне соединения медиальной и латеральной ветвей оптического тракта компактная полоска дегенерированных волокон направляется медиально, как латеральная ветвь *BCS*. Некоторые дегенерированные волокна из латеральной ветви переходят в медиальную ветвь *BCS*, но большинство остается латерально к переднему холму. Самое интенсивное распределение дегенерированных волокон в переднем бугре четверохолмия отмечается в оптическом слое (*SO*), где эти волокна ориентированы

горизонтально. Из оптического слоя некоторые волокна поворачивают дорсально и оканчиваются в нижней части поверхностного серого слоя (SGS), тогда как большая часть во-

ного материала в случаях повреждения задних участков НКТ в претектальной области диффузное распределение дегенерации представлено более интенсивно (по сравнению со



Рис. 1. Распределение дегенерированных фрагментов в ипсилатеральных претектальных и заднелатеральных ядрах в случаях повреждения передних (А), задних (Р) и средних (М) участков НКТ

локов поворачивает вентрально и продолжается в лежащих глубже промежуточном сером (SGJ) и промежуточном белом (SAJ) слоях. Малое количество волокон переходит в верхнюю часть поверхностного серого слоя (SGS). Дегенерированные волокна, встречающиеся по всей структуре, разнокалиберны, имеют относительно одинаковое распространение и создают диффузный фон, на котором четко выделяется область интенсивного распространения дегенерированных волокон, так называемый дегенерированный фокус структуры, который находится в среднелатеральных и заднелатеральных участках ипсилатерального переднего двуххолмия (рис. 2А).

При исследовании импрегнирован-

случаями повреждения передних участков НКТ). Однако на более интенсивном фоне все-таки опознаются области наибольшего сгущения фрагментированных волокон, которые приходятся на медиальную часть Ppr и Not (рис. 1—P1, P2). Значительное уменьшение числа дегенерированных волокон и претерминалей отмечается в латеральных участках указанных ядер и переднего претектального ядра (Apr). В таламусе, на каудальном уровне задней комиссуры, дегенерированные волокна направляются латерально поперек ручек переднего двуххолмия и входят в медиальное ядро подушки (рис. 1—P3, P4), в дорсомедиальной части которого представлен густой фокус наличия дегенерированных претерминалей (рис. 3А,



Б, В). Более рострально фокус дегенерации перемещается латерально и занимает дорсо-латеральную часть ядра. Незначительное смещение фокуса отмечается в сторону латерального ядра подушки (PL). Более густое распределение распавшихся волокон отмечается только в дорсо-медиальной части кончика ядра (рис. 1—P3, P4).

На уровне соединения медиальной и латеральной ветвей оптического тракта, как и в случаях повреждения передних участков НКТ, мощный пучок фрагментированных волокон направляется медиально, как латеральная ветвь ручки переднего двуххолмия. Значительная часть удлиненных цепочек импрегнированных волокон направляется медиально и формирует медиальную ветвь ручек переднего холма. Следует отметить, что большая часть фрагментированных воло-

вреждении передних участков НКТ. На указанном фоне опознается фокус распределения распавшихся волокон, который занимает средне-медиальный и передне-медиальный участки ипсилатеральных передних холмов (рис. 2P). В наиболее передних участках указанной структуры фокус дегенерации смещается в латеральную сторону.

Исследование материала в случаях повреждения центральных участков НКТ показало, что отходящий от ядра пучок фрагментированных волокон, который направляется дорсо-медиально и проходит по *stratum zonale*, значительно мощнее пучков, отходящих от передних или задних участков ядра. Что же касается распределения дегенерированных фрагментов, нужно отметить, что густота диффузно распределенных дегенерированных фрагментов по претекталь-

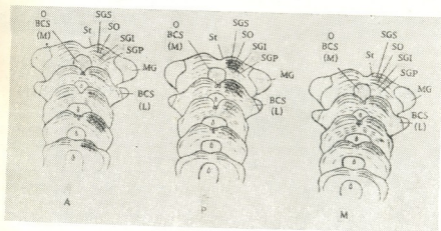


Рис. 2. Распределение дегенерированных фрагментов в ипсилатеральном переднем холме в случаях повреждения передних (А), задних (Р) и средних (М) участков НКТ

кон при повреждении задних участков НКТ переходит по латеральной ветви ручек переднего двуххолмия. Распавшиеся волокна в основном крупного и среднего калибра, а в меньшем количестве тонкие цепочки распространяются по всему передне-заднему и медио-латеральному протяжению ипсилатерального переднего бугра. Диффузная картина распределения дегенерированных волокон имеет такое же послышное распределение, как было описано при по-

ном ядрам и задне-латеральному комплексу значительно превышает таковую, описанную в предыдущих случаях. Отмечаются также области более густого распределения фрагментированных цепочек и зерен, густота фрагментов которых значительно выделяется на общем дегенерационном фоне. В претектальной области подобное сгущение приходится на Nso (рис. 1—M1); указанная полоса сгущения перерожденных волокон в некоторой степени смещается

в сторону Not и занимает передне-медиальный участок указанного ядра (рис. 1—M3). Подобное скопление дегенерированных волокон отмечается в области среднего участка Art (рис. 1—M3). В комплексе подушки густотность дегенерированных фрагментов волокон в основном приходится на участки, соответствующие средне-медиальной части Pm, центральным участкам PL (рис. 1 M3, M4) и нижнему ядру подушки (Pi) — рис. 1—M2, M3, M4.

Следовательно, имеется прямая проекция от НКТ в претектальные ядра, тектум и комплекс подушки таламуса. Обнаруживается определенная топическая организация в указанных проекционных системах: передняя часть НКТ представлена преимущественно в **вентро-латеральной** половине комплекса подушки, в **задне-латеральной** части претектальных ядер и **задне-латеральных** участках переднего двухолмия; задняя же часть НКТ в большей степени связа-

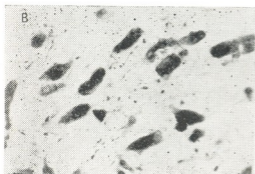
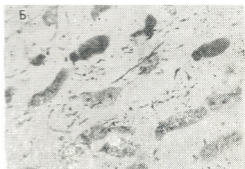
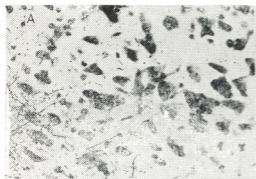


Рис. 3. Распределение дегенерированных волокон в средней части медиального ядра подушки таламуса при повреждении задних участков НКТ: А — четко выражена граница участков густого и редкого распределения дегенерированных фрагментов (x140); Б — дегенерированные волокна в дорсо-медиальной, В — в вентро-латеральной части медиального ядра подушки при повреждении задних участков НКТ. Импрегнация по Кавамура-Нинми (x280)

Послойное распределение разнокалиберных дегенерированных фрагментов по всему передне-заднему и медно-латеральному протяжению переднего двухолмия при повреждении центральных участков НКТ в основном такое же, как в предыдущих случаях. На фоне равномерно распределенных распавшихся волокон и в данном случае опознается участок с более густым распространением дегенерированных фрагментов. Указанный пучок занимает относительно маленькую площадь в передне-латеральной части ипсилатерального двухолмия.

на с **дорсо-медиальной** половиной комплекса подушки, с **передне-медиальной** частью претектальных ядер и **передне-медиальными** участками переднего двухолмия. Более равномерное распределение геникулярных волокон по указанным структурам отмечается при повреждении центральной части НКТ.

Сопоставляя полученные результаты с литературными данными о проекциях верхней и нижней части ретины (нижнего и верхнего поля зрения) в различных образованиях геникуло-кортикальной и «экстрагеникулярной» зрительных систем, можно

заклЮчить, что в переднем двухол-  
мин отмечается полное перекрытие  
проекционных участков от передней  
и задней частей НКТ и от верхней и  
нижней части ретины [6, 8, 11, 29,  
30]. Эти же проекционные участки в  
значительной степени перекрываются  
областями кортикальной проекции,  
представляющими нижнее и верхнее

поле зрения [28, 35]. Подобное пере-  
крытие проекций переднего и заднего  
участков НКТ с областями корти-  
кальной проекции, представляющими  
нижнее и верхнее поле зрения [28,  
43], отмечается также в претекталь-  
ных ядрах и комплексе подушки та-  
ламуса.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Замбрицкий И. А. Бюлл. эксп. биол. мед., 14, 119—120, 1963.
2. Малолетнев В. И., Нарикашвили С. П., Тотиадзе Н. К. Физиол. ж. СССР, 58, 7, 1033—1039, 1972.
3. Тотиадзе Н. К., Пирцхалайшвили М. Ш. Современные проблемы деятельности и строения центральной нервной системы, «Мециереба», Тбилиси, 223—229, 1972.
4. Тотиадзе Н. К., Пирцхалайшвили М. Ш., Белоиваненко Н. И., Изв. АН СССР, сер. биол., 4, 3, 214—221, 1978.
5. Altman J. J. Comp. Neurol., 119, 1, 77—89, 1962.
6. Apter J. T. J. Neurophysiol., 8, 123—124, 1945.
7. Barris R. W., Ingram W. R., Renson S. W. J. Comp. Neurol., 62, 1, 117—153, 1935.
8. Berman N., Cynader M. J. Physiol., 224, 363—389, 1972.
9. Burrows G. B., Hayhow W. R. Brain Behav. Evol., 4, 220—272, 1971.
10. Chalupa Leo M., Hervay Anchel, Donald B. Lindsley, Exp. Neurol., 35, 449—462, 1972.
11. Feldon S., Feldon P., Kruger L. Vision Res., 10, 135—143, 1970.
12. Garey L. J. Nature, Lond., 207, 1410—1411, 1965.
13. Garey L. J., Powell T. P. S. J. Anat. Lond., 102, 189—222, 1968.
14. Garey L. J., Jones E. G., Powell T. P. S. J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 31, 135—157, 1968.
15. Glickstein M., Miller J., King R., Anat. Rec., 151, 353, 1965.
16. Glickstein M., Miller J., Smith O. A. Sci., 145, 159, 1967.
17. Graybiel A. M. Brain Res., 44, 99—125, 1972a.
18. Graybiel A. M. Invest. Ophthalmol., 11, 322—333, 1972b.
19. Gurdjian E. S., J. Comp. Neurol., 43, 1—114, 1927.
20. Guillery R. W. J. Comp. Neurol., 130, 197—213, 1967.
21. Heath C. J., Jones E. G. Erg. Anat. Entwickls., 45, 6—64, 1972.
22. Holländer H. Exp. Brain Res., 10, 219—235, 1950.
23. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A. Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat, Ottawa, Canada, 1954.
24. Jones E. G., Powell T. P. S. J. Comp. Neurol., 143, 185—216, 1971.
25. Kanaseki T., Sprague J. M., J. Comp. Neurol., 158, 319—338, 1974.
26. Kawamura S. Exp. Neurol., 45, 451—461, 1974.
27. Kawamura S., Niimi K. Stain Technology, 1971.
28. Kawamura S., Sprague J. M., Niimi K. J. Comp. Neurol., 158, 339—362, 1974.
29. Lane R. H., Kaas J. H., Allman J. M. Brain Res., 70, 413—430, 1974.
30. Laties A. M., Sprague J. M. J. Comp. Neurol., 127, 35—70, 1966.
31. Maciewicz R. J. Brain Res., 84, 308—312, 1975.
32. Moore R. Y., Karapas E., Frenkel M. Anat. Rec., 149, 390, 1964.
33. Niimi K., Sprague J. M. J. Comp. Neurol., 138, 2, 219—239, 1970.
34. Niimi K., Miki M., Kawamura S. Okajimas Fol. Anat. Jap., 47, 269—287, 1970.
35. Niimi K., Kawamura S., Ishimaru S., J. Comp. Neurol., 143, 279—312, 1971.
36. Niimi K., Kadota M., Matushita Y. Brain Behav. Evol., 9, 422—457, 1974.
37. Overbosch J. F. Experimentale-anatomische Orderzoekingen oven de Projectie der Retina in Katz centrale Zenuwafelsel H. I. Paris, Amsterdam, 1927.



38. Rioch D. M. J. Comp., Neurol., 49, 1—120, 1929.

39. Rosenquist A., Edwarda S. A., Palmer L. A. Brain Res., 80, 71—93, 1974.

40. Sprague J. The Thalamus Ed. by D. Purpura and M. Yahr. Columbia University Press, New York, 390—417, 1965.

41. Stone J., Hanser C. M. J. Comp. Neurol., 126, 601—624, 1966.

42. Tsai C. J. Comp. Neurol., 39, 173—216, 1925.

43. Tusa R. J., Palmer L. A., Rosenquist A. C. Neuroscience Abstracts, 1, 52, 1975.

44. Wilson M. E., Cragg B. G. J. Anat 101, 677, 1967.

კატის ბარემთა დამუხლული სხეულის დორსალური ბირთვის პირდაპირი კავშირების ტოპიკური ორგანიზაცია თალამუსისა და შუა ტვინის წარმონაქმნებში

ა. ფირცხალაიშვილი

ა. პუშკინის სახელობის სახელმწიფო პედაგოგიური ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

კატის გარეთა დამუხლული სხეულის დორსალური ბირთვის სხვადასხვა უბნის ელექტროლიზური დაზიანების შემდეგ, ნაუტა-ზამბრჟიციუსა და კავამურა-ნიიმის მეთოდებით, შესწავლილ იქნა ამ ბირთვის პირდაპირი კავშირები იფსილატერალურ პრეტექტალურ უბანთან, თალამუსის ბალიშის კომპლექსთან და ოთხგორაკის წინა ბირთვთან.

დორსალური ბირთვის წინა ნაწილები უპირატესად წარმოდგენილია ბალიშის კომპლექსის ვენტროლატერალურ ნახევარში, პრეტექტალური ბირთვების უკანა ლა-

ტერალურ ნაწილში და ოთხგორაკის წინა ბირთვის უკანა ლატერალურ უბნებში. ბირთვის უკანა ნაწილები კი უპირატესად დაკავშირებულია ბალიშის კომპლექსის დორსომედიალურ ნახევართან, პრეტექტალური ბირთვების წინა-მედიალურ ნაწილთან და ოთხგორაკის წინა ბირთვის წინა-მედიალურ უბნებთან. გარეთა დამუხლული სხეულის დორსალური ბირთვის ცენტრალური ნაწილების დაზიანებისას დეგენერირებული ფრაგმენტების განაწილება შედარებით თანაბარია.

TOPICAL ORGANIZATION OF DIRECT CONNECTIONS OF THE DORSAL NUCLEUS OF THE LATERAL GENICULATE BODY IN THE THALAMUS AND MIDBRAIN

M. SH. PIRTSKHALAISHVILI

A. S. Pushkin State Pedagogical Institute, Tbilisi, USSR

S u m m a r y

Following electrolytic lesion of the cat's dorsal nucleus of the lateral geniculate body (GL) direct connections of this nucleus with the ipsilateral pretecal region, pulvinar complex of thalamus and colliculus superior were studied using the methods of Nauta-Gygax as modified by Zambrzhitski and Kawamura-Niimi.

The anterior parts of the GL dorsal nucleus project predominantly to the ventro-lateral part of pulvinar,

postero-lateral part of the pretectal nuclei and to the postero-lateral parts of colliculus superior. As to the posterior parts of the GL dorsal nucleus, they are mainly connected with the dorso-medial pulvinar, anteromedial portion of the pretectal nuclei and antero-medial portion of the colliculus superior. In the case of lesion of the central parts of the GL dorsal nucleus degenerated fragments are evenly distributed.

УДК 576.3

ЦИТОЛОГИЯ

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ЯДРЫШКА НЕКОТОРЫХ ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫХ КЛЕТОК

П. В. Челидзе, Р. Г. Пухаева

*Институт экспериментальной морфологии им. А. Н. Нативили АН ГССР, Тбилиси  
Цхинвальский педагогический институт им. К. Хетагурова*

Поступила в редакцию 01.11.1983

В работе проведен сравнительный ультраструктурный анализ ядрышек дифференцированных клеток, а именно: гепатоцитов, нефроцитов, эндотелиоцитов капилляров печени и почки, а также фибробластов взрослых крыс и мышей и морских свинок. Кроме того, изучались дифференцирующиеся клетки эритроидного ряда в печени 12-суточного зародыша мыши. Основное внимание уделено структуре и поведению участков ядрышкового организатора — фибриллярным центрам.

Показано не только сходство, но и заметные различия в строении ядрышек клеток, находящихся в терминальной фазе дифференцировки. Полученные нами результаты дают все основания заключить, что ядрышки в описываемых нами клетках представляют собой удобные модели для изучения трехмерной организации ядрышка и фибриллярных центров.

В настоящее время ультраструктура ядрышка хорошо изучена [1, 3, 18, 19]. Показано, что ядрышко состоит из пяти структурных компонентов, отличающихся друг от друга по электронной плотности: 1) электронно-плотная гранулярная часть; 2) электронноплотная фибриллярная часть; 3) участки ядрышкового организатора или фибриллярные центры, характеризующиеся промежуточной электронной плотностью; 4) электронно-светлые ядрышковые вакуоли; 5) около- и внутриядрышковый хроматин. Все эти компоненты тесно связаны между собой как в структурном, так и в функциональном отношении. Количественные соотношения и пространственная локализация ядрышковых компонентов меняется вместе с изменением активности синтеза на ядрышковых цистронах.

В последнее время особый интерес вызывают фибриллярные центры. Их структура и функции интенсивно исследуются [10, 11, 12, 13, 17]. Такой интерес к фибриллярным центрам понятен, так как тут мы вплотную подходим к очень важным и мало-

изученным сторонам этой проблемы, а именно: пространственной организации ядрышка и ДНП ядрышкового организатора в интерфазе и в митотических хромосомах; поведение фибриллярных центров при различных функциональных состояниях клетки, а также и механизмов, лежащих в основе структурных перестроек ядрышка при переходах с одного режима работы на другой. Известно, что ядрышки активно пролиферирующие или синтезирующие в большом количестве рРНК клеток эукариот обнаруживают, главным образом, сетчатый или нуклеолонемный тип строения [1, 3, 5, 6, 18, 19]. В ядрышках такой формы фибриллярных центров, как правило, много (иногда порядка 200—300 за ядрышко), при этом они имеют небольшие размеры (до 50 нм). В процессе дифференцировки и при искусственной задержке синтеза рРНК ядрышки трансформируются в плотные фибриллярные, сегрегированные или кольцевидные формы. При этом число фибриллярных центров, как правило, резко сокращается, а размеры их заметно увели-

чиваются и могут достигнуть нескольких микрон [1, 2, 4, 9, 11, 12, 13, 14, 15].

Пространственная организация ядрышка и фибриллярных центров изучалась с помощью серийных срезов на примере нуклеолонемных [13, 14, 15] и сегрегированных ядрышек [2]. Однако о пространственной организации структурных компонентов ядрышка дифференцированных клеток известно очень мало. Между тем, по целому ряду причин, ядрышки дифференцированных клеток обладают преимуществом перед таковыми с искусственно подавленным синтезом рРНК.

Во-первых, мы имеем дело с естественной инактивацией ядрышка, в

то время как антибиотики, которые обычно применяют с целью подавления транскрипции, могут вызывать структурные нарушения в ядрышкообразующих районах.

Во-вторых, ядрышки многих дифференцированных клеток относятся к кольцевидному типу, а сведений об их трехмерном строении в литературе почти нет.

В связи с этим в настоящей работе мы сравнивали ультраструктуру ядрышек дифференцированных клеток различных типов с целью подбора оптимальных моделей для дальнейшего изучения пространственной организации ядрышка с помощью серийных срезов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовались гепатоциты, нефроциты, эндотелиоциты и фибробласты печени и почки взрослых мышей, крыс и морских свинок, а также клетки эритроидного ряда из печени 12-суточного зародыша мыши. Маленькие кусочки ткани фиксировали в 2,5—3%-ном растворе глутарового альдегида на 0,05 M Na-какодилатном или 0,1 M фосфатном буферах с pH 7,2—7,4 и 1%-ном растворе OsO<sub>4</sub>, приготовленном на

тех же буферах. Между альдегидной фиксацией и постфиксацией в OsO<sub>4</sub> материал промывался в течение 24 ч в чистом буфере. Обезвоженные образцы ткани заливали в эпон. Ультратонкие срезы готовили на ультратоме LKB-III, окрашивали 2%-ным раствором уранилацетата на 50%-ном этаноле (20 мин), докрашивали цитратом свинца (3 мин) и просматривали в электронных микроскопах Tesla BS-500 и ЭМБ-100 Л.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гепатоциты. Ядрышки гепатоцитов крысы имеют четко выраженную нуклеолонемную структуру, типичную для клеток, продуцирующих рРНК в большом количестве. Хорошо развиты фибриллярная и гранулярная части ядрышка. Фибриллярные центры небольших размеров, и их трудно идентифицировать на фоне нуклеолонемной структуры. Ядрышки гепатоцитов мыши (рис. 1,2) более компактные и не имеют такую четкую нуклеолонемную структуру. Кроме того, от печеночных клеток крысы их отличают хорошо выраженные фибриллярные центры, а в некоторых случаях и сильно развитая вакуолярная система. Это сравнительно небольшие, чаще всего округлые яд-

рышки, окруженные крупными блоками околоядрышкового конденсированного хроматина. Иногда видна прямая морфологическая связь между фибриллярными центрами и конденсированным хроматином (рис. 2). Кроме того, на рис. 2 можно наблюдать контакт между материалом ядрышковых вакуолей и фибриллярными центрами. Ядрышки печеночных клеток морской свинки походят на мышинные по степени развитости фибриллярных центров и блоков околоядрышкового конденсированного хроматина. Однако, как правило, в гепатоцитах морской свинки вакуолярная система развита так сильно, что ядрышки имеют характерную губчатую форму. В таких сетчатых ядрышках слабо развит гранулярный компонент. Фибриллярные

центры часто имеют краевое расположение и обнаруживают связь с околядрышковым хроматином.

су конденсированного хроматина (рис. 3). Фибриллярные центры хорошо видны. Как правило, они группируются в центре ядрышка, контак-



Рис. 1. Ядро гепатоцита мыши: конденсированный хроматин хорошо развит, ядрышко компактное со слабо развитой нуклеолонемной структурой, виден фибриллярный центр.  $\times 11000$

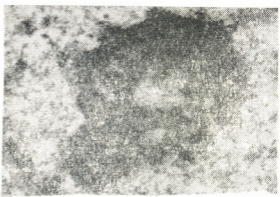


Рис. 2. Ядрышко гепатоцита при большом увеличении: нуклеолонемная структура выражена нечетко, видны небольшие фибриллярные центры и центральная вакуоль, заметна также связь фибриллярных центров с материалом ядрышковых вакуолей и с блоком перинуклеарного хроматина.  $\times 22000$

Нефроциты. Ядрышки коркового и мозгового слоев нефроцитов обладают сходным планом строения у всех рассмотренных животных (рис. 3,4). Это преимущественно округлые

тируя друг с другом (рис. 3.4). Периферическая часть ядрышка состоит преимущественно из фибриллярного компонента, а гранулярная часть заметно редуцирована. В моз-

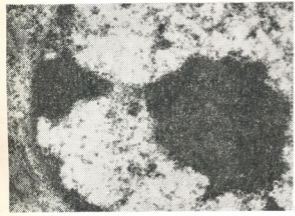


Рис. 3. Компактное ядрышко нефроцита коркового слоя почки мыши: признаки нуклеолонемной структуры отсутствуют; ядрышко полистое окружено перинуклеоларным конденсированным хроматином; фибриллярный центр умеренно развит.  $\times 24\ 000$

компактные образования небольших размеров, в которых не удается выявить каких-либо признаков нуклеолонемной структуры. Реже встречаются ядрышки, имеющие нуклеолонемное строение, со многими фибриллярными центрами. Иногда ядрышко кажется погруженным в мас-

говом слое большинство ядрышек имеют пристеночную локализацию и связаны с ядерной оболочкой посредством «ножки» конденсированного примембранного хроматина. Отмечается прямая морфологическая связь между фибриллярными центрами и зонами перинуклеоларного конденса-

საქ. სსრ. რ. მედიცინა  
სსრ. სსრ. ბიოლოგია

рованного хроматина. Несмотря на хорошо развитые зоны ядрышкового организатора, в нефроцитах мы не видим типичных кольцевидных ядрышек с одним крупным фибриллярным центром.



Рис. 4. Компактное ядрышко нефроцита мозгового слоя почки мыши: хорошо развит околоядрышковый конденсированный хроматин; центральную часть ядрышка занимают 4 умеренно развитых фибриллярных центра, соединенных между собой. Ядрышко смещено к периферии ядра и связано с примембранным конденсированным хроматином.  $\times 22000$

Эндотелиоциты и фибробласты. Эндотелиоциты капилляров печени и почек обнаруживают типичные кольцевидные ядрышки.



Рис. 6. Остаточное «грибовидное» ядрышко базофильного эритробласта печени 12-суточного эмбриона мыши. Фибриллярный центр имеет краевое расположение; хорошо развит и связан с примембранным конденсированным хроматином. Все ядрышко «погружено» в массу конденсированного хроматина.  $\times 28000$

Центральную зону таких ядрышек занимает один очень крупный фибриллярный центр, состоящий из однородных по толщине и электронной плотности фибрилл диаметром 7—10 нм, окруженный слоем фибрил-



Рис. 5. Кольцевидное ядрышко эндотелиоцита печени мыши с крупным фибриллярным центром. Тело ядрышка представлено в основном фибриллярным компонентом, гранул очень мало. Околоядрышковый конденсированный хроматин хорошо развит. В теле ядрышка видны электронноплотные тяжи толщиной 25 нм, тянущиеся от околоядрышкового хроматина.  $\times 28000$

лярного компонента. Гранул очень мало (рис. 5). Нередко такие ядрышки проявляют типичные признаки сегрегации компонентов, и тогда плотный фибриллярный компонент образует на поверхности фибриллярных центров характерные «шапочки». Наибольший интерес представляют видимые в ядрышке электронноплотные тяжи или гранулы диаметром 20—25 нм, тянущиеся от окружающего ядрышко конденсированного хроматина и контактирующие с фибриллярным центром (рис. 5). Такие же плотные структуры часто видны и внутри фибриллярных центров (гетерогенные фибриллярные центры по Рисуэно [18]). Кольцевидные ядрышки эндотелиоцитов окружены конденсированным хроматином и имеют пристеночное расположение. Такая же структура характерна для фибробластов, наблюдаемых нами на срезах печени крысы и мыши.

Эритробласты. Ультраструктурный анализ ядрышка эритробла-





стов в печени 12-суточного эмбриона мыши также показал резкое увеличение размеров фибриллярных центров и редукцию (рис. 1) компонентов по мере приближения клеток к терминальной фазе дифференцировки. В нормобластах ядрышко имеет типичную нуклеолономную структуру. В поздних базофильных и полихроматофильных эритробластих (рис. 6) ядрышко обнаруживает грибовидную форму с хорошо выраженным фибриллярным центром, имеющим краевое расположение. РНП компоненты, как бы образующие «шапочки», представлены преимущественно ядрышковыми фибриллами. Поэтому на этих стадиях, в зависимости от того, в каком участке прошла плоскость сечения, на срезах могут попадаться кольцевидные ядрышки, т. е. фибриллярные центры, окруженные слоем

фибрилярного компонента. Следует отметить высокую степень конденсации хроматина в перинуклеолярных зонах. В поздних базофильных эритробластих ядрышковый материал трудно идентифицировать из-за сильной конденсации околоядрышкового хроматина. Часто в составе фибриллярных центров видны электронноплотные тяжи диаметром 20—25 нм, тянущиеся от конденсированного хроматина, или же гранулы, представляющие скорее всего поперечные сечения плотных тяжей. На более поздних стадиях созревания (нормобласты, ретикулоциты) остаточные ядрышки обнаруживают признаки сегрегации с крайне слабым развитием РНП структур или же представлены «свободными» от РНП гранул и фибрилл фибриллярными центрами.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительный ультраструктурный анализ, проведенный нами, выявил не только сходство, но и заметные различия в строении ядрышек клеток, находящихся в терминальной фазе дифференцировки. Так, например, в первую очередь следует отметить отличия, наблюдаемые нами при описании ядрышек гепатоцитов. Основываясь на литературных данных и результатах, полученных нами, все формы ядрышек дифференцированных клеток можно сгруппировать в три основных типа: 1) нуклеолономные; 2) плотные фибриллярные, характеризующиеся умеренным развитием фибриллярных центров, и 3) кольцевидные (в том числе сегрегированные), с сильно развитым фибриллярным центром. Нуклеолономные формы, по всей видимости, свойственны клеткам, продуцирующим в большом количестве рРНК. Так например, они встречаются в таких высокоспециализированных клетках, как нейроны [17], ацинарные клетки поджелудочной железы [6], клетки Сертолли мыши и крысы [10] и т. д. Нуклеолономные ядрышки, описываемые в дифференцированных клетках, почти ничем не отличаются от таковых в активно пролиферирующих эмбриональных тканях и, судя по их композиции, они активны.

Если исходить из целей, поставленных нами, то наибольший интерес представляют ядрышки гепатоцитов мыши и морской свинки. Мышечные гепатоциты представляют собой удобную модель для изучения пространственных взаимоотношений ядрышковых центров и в первую очередь фибриллярных центров с околоядрышковым хроматином и вакуолями при трехмерной реконструкции ядрышка с помощью серийных срезов. В этом плане таким же удобным объектом кажутся нам ядрышки гепатоцитов морской свинки. Их своеобразное строение, выражающееся в сильном развитии вакулярной системы и фибриллярных центров, возможно, позволит ответить на вопрос, имеет ли материал ядрышковых вакуолей, хотя бы частично, отношение к ядрышкообразующим районам. Вторую группу составляют пристеночно расположенные компактные фибриллярные ядрышки, описанные нами в нефроцитах. Их композиция указывает на значительно более низкую активность в отношении синтеза рРНК. Ядрышки нефроцитов характеризуются сравнительно малыми размерами, и поэтому изучать их пространственную организацию легко, так как в этом случае нет необходимости приготавливать большое число серийных срезов. Однако наибольший

интерес они вызывают тем, что в них наблюдается группировка фибриллярных центров в центральных районах ядрышка. Учитывая, что часть нефроцитов имеет четко выраженную нуклеолемную структуру, мы можем рассматривать их как переходную стадию между нуклеолемной и кольцевидной формами.

В настоящее время остаются неясными механизмы, приводящие к редукции числа и увеличению размеров фибриллярных центров. Ранее, на примере клеток культуры СПЭВ, обработанных актиномицином Д [2], мы предположили, что увеличение размеров и редукция числа зон ядрышкового организатора может происходить в результате слияния отдельных фибриллярных центров. Возможно, что дальнейшее исследование ядрышек нефроцитов\* позволит получить однозначный ответ на вопрос о поведении фибриллярных центров в процессе естественной и искусственной инактивации ядрышка. Третью группу составляют кольцевидные ядрышки. Хорошо известно, что эта форма продуцирует рРНК в очень малых количествах [19, 20]. Кольцевидные ядрышки представляют наибольший интерес, так как до сих пор их пространственная структура детально не изучалась. Мы пока точно не знаем, действительно ли они представляют собой в трехмерном строении шаровидные образования с одним крупным, центрально лежащим фибриллярным центром, как это считают Жессан и Лепосан [7]. Изучение ядрышек базофильных и полихроматофильных эритробластов указывает на то, что кольцевидные формы появляются на срезах в тех случаях, когда ядрышко срезается тангенциально, и в плоскость сечения попадают как фибриллярный центр, так и «шапочка» остаточных РНП структур. Поэтому использование в качестве модели для трехмерной реконструкции кольцевидных ядрышек эндотелиоцитов капилляров печени и почек,

а также фибробластов печени, вполне целесообразно. Помимо этого, на примере кольцевидных форм ядрышка каузальных клеток можно проследить и за пространственной организацией внутриядрышкового хроматина, образующего электронноплотные тяжи, проникающие иногда в фибриллярные центры.

Таким образом, отмечены четкие различия между ядрышками описанных нами клеток. В связи с этим каждый из этих типов клеток в отдельности не может служить моделью для описания структуры ядрышка в терминальной фазе дифференцировки. Для того, чтобы получить полное представление о строении ядрышка специализированной клетки необходимо проводить сравнительный анализ всех описанных форм. По поводу причин такого различия между ядрышками дифференцированных клеток мы пока не можем дать окончательный ответ, так как никакой корреляции между структурой ядрышка и степенью дифференцировки нет. Скорее всего, структура ядрышка дифференцированной клетки зависит, в первую очередь, от того, насколько они активно синтезируют рРНК. Если дифференцированная клетка продуцирует в большом количестве белки, то ядрышки имеют нуклеолемное строение. Примером таких клеток являются гепатоциты, ацинарные клетки поджелудочной железы и нейроны. В тех же случаях, когда синтез белка протекает менее интенсивно, клетки содержат плотные фибриллярные или кольцевидные ядрышки (нефроциты, эндотелиоциты и др.). Таким образом, структура ядрышка не всегда коррелирует со степенью дифференцировки. Очевидно, структура ядрышка, в первую очередь, зависит от того насколько активны ядрышковые цистроны, контролирующие синтез РНК, используемой для продукции белков, необходимых клетке для выполнения ее специфической функции.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Туманишвили Г. Д., Челидзе П. В., Цитология, 25, 863—882, 1983.
2. Челидзе П. В., Цитология, 24, 2, 137—143, 1982.
3. Ченцов Ю. С., Поляков В. Ю., Ультраструктура клеточного ядра, «Наука», М., 1974.
4. Altmann J. J., Leblond C. P. J. Cell Sci., 56, 83—89, 1982.



5. Rush H., Smetana K. *The Nucleolus*, N.Y., London, 1970.
6. Fawcett D. *The cell. An atlas of fine structure*, Philadelphia, 1966.
7. Goessens J., Bepoint A. *J. Biol. Cell.*, **35**, 211—220, 1979.
8. Jordon E. C., MsGovern J. H. *J. Cell. Sci.*, **52** 373—389, 1981.
9. Mirre C., Stahl A. *J. Ultrastruct. Res.*, **56**, 189—201, 1976
10. Mirre C., Stahl A. *J. Cell Sci*, **31**, 79—100, 1978 a.
11. Mirre C., Stahl A. *J. Ultrastruct. Res.*, **64**, 377—387, 1978 b.
12. Mirre C., Stahl A. *J. Cell Sci.*, **48**, 105—126, 1981.
13. Mirre C., Knibich.e. B. *J. Cell. Sci.*, **55**, 247—250, 1982.
14. Pebusque M. Y. *J. Biol. Cell.*, **41**, 59—62, 1981.
15. Pebusque M. Y., Seite R. *J. Cell. Sci.*, **51**, 85—94, 1981.
16. Pebusque M. Y., Seite R. *J Biol. Cell*, **37**, 219—222, 1980.
17. Risueno M. C. *J. Cell. Sci*, **58**, 313—329, 1982.
18. Smetana K., Bush H. *Cancer Res.*, **24**, 537—557, 1964.
19. Smetana K. *Acta Fac. Med. Univ. Braecaensis*, **49**, 155—179, 1974.

ზოგბიერთი დიფერენცირებული უჯრედის ბირთვბაკის  
ულტრასტრუქტურბ

ბ. ზელიძე, რ. ფუხბევა

სწბარბუელბს სსრ მეცნიერბებბბბ აკბდემიბს ა. ნბთიშვილბს სბხელობბს  
ექსპერიმენტული მორფოლოგიბს ინსტიტუტი, თბილბსი  
ცბინვბლბს კ. ზეობგურბვის სბხელობბს პელებგობფური ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

ნბწრომში მოცემული ბრბბსრბული ვირბბგევის, ბბგევისბ და ზღევის გოჭბს სხვბ-ბბსხვბ დიფერენცირბებული ქსოვილბს (პე-ბბბბბბბბბბბ, ნეფროციტბები ღვიძლბსბ და ბირბკმლბს კბბბლბრბბბს ენდობელიოციტბები, ფბბბბბლბსტბები) ბბრბბვბკბბს შე-ბბბბბბბბბბბ ულტრბსტრუქტურბული ანბლი-ზბ. გბრბბ ამბსბ, შესწბვბლბლ იქნბ ბბგევის 12-ღლბბბნ ჩბნბსბბბს ერბბბბბბბბბბ რბ-ბბბს დიფერენცირბბბბდი უჯრბდებბ. ყუ-რბბბბბბბ ექცეობბ ფბბბბბბბბბბ ცენტ-

რბბბს სტრუქტურბს ცვლილებბს და მბბბ ქცევის დიფერენცირბბბს პროცესში. გბ-მბბბრბკვბ, რბმ დიფერენცირბბბს ტერმბნბ-ლურ ფბზბში მყბფბ უჯრბდებბს ბბრბბვ-კბბბს სტრუქტურბს შორბს არბ მბრბბბ მსგბვსებბბ, არბმბდ გბნსხვბვებბცბბ. ჩვენს მბბბრ ბღწებრბლი უჯრბდებბს ბბრბბვბკბბს ხელსბყრბლ მოდელს წბრბბბბბბგენენ ბბრ-ბბბვბკბბსბ და ფბბბბბბბბბბ ცენტრბბბს სივრცობრბვი ბრგბნბზბცბბს შესბსწვბლბდ.

ULTRASTRUCTURE OF NUCLEOLUS OF SOME DIFFERENTIATED CELLS

P. V. CHELIDZE, R. G. PUKHAEVA

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

S u m m a r y

[A comparative ultrastructural analysis of differentiated cells nucleoli (adult rat, mice and guinea pig hepatocytes, nephrocytes, endotheliocytes of liver and kidney capillaries, fibroblasts) has been done. Besides, nucleoli of differentiated erythroid cells of 12-day old mouse embryo were studied. Attention was paid to the structure and beha-

vior of fibrillar centers which correspond to the nucleolus organizing regions. We found not only similarities between nucleoli of these cells, but some differences in their fine structure. The nucleoli of the cells described represent the convenient model for the study of their three dimensional organization.

УДК — 581.3.351

ЦИТОЛОГИЯ

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК НУЦЕЛЛУСА КУКУРУЗЫ С ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТЬЮ

М. Н. Яшвили

*Институт ботаники им. Н. Н. Кецохели АН ГССР, Тбилиси*

Поступила в редакцию 01.07.1983

С целью раскрытия механизма действия цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) было проведено сравнительное исследование ультраструктуры клеток нуцеллуса фертильной и стерильных (молдавского и техасского типов) аналогов кукурузы. Было установлено, что ультраструктура нуцеллуса вокруг зародышевого мешка (у микропилярной и халазальной частей) различна, что обусловлено характером процессов, протекающих в зародышевом мешке. Общая картина ультраструктуры нуцеллуса при ЦМС не изменяется. Действие ЦМС проявляется во всей ультраструктуре клеток нуцеллуса, однако наиболее ярко оно выражено в митохондриях и эндоплазматическом ретикулууме.

В исследованиях, посвященных раскрытию сущности ЦМС, особое место занимает познание женского соцветия, так как при стерилизации мужского соцветия оно остается фертильным и при опылении дает жизнеспособное потомство. Помимо этого, важно то обстоятельство, что именно женской гаметой передается признак ЦМС из поколения в поколение. В связи с этим изучение ультраструктурных изменений, связанных с ЦМС, в первую очередь в женском гаметофите и, наряду с ним, в разных тканях женского соцветия, должно внести некоторую ясность в механизм явления ЦМС. В этом аспекте определенный интерес представляет нуцеллус семязпочки, в особенности клетки, расположенные вблизи зародышевого мешка.

В литературе [1, 2] указывается на богатство клеток нуцеллуса органеллами и различие в ультраструктуре различных частей нуцеллуса. Отмечается также [1], что в зависимости от типа стерильности меняется и морфологическая структура органелл, в особенности митохондрий,

что указывает на существование закономерной связи между ЦМС и функцией этой органеллы.

Исследования проводились в 1978—1981 гг. на Дигомском поле Института ботаники АН ГССР. Объектом служили кукуруза ВИР-44, ВИР-38, ВИР-44 × ВИР-38 с молдавским и техасским типами ЦМС и их фертильные аналоги. Глутаральдегидом с постфиксацией осмием фиксировались семязпочки перед цветением початка. Фиксированный материал заключали в смесь эпон-812 с аралдитом и изучали электронным микроскопом Tesla-613.

У фертильной кукурузы вокруг сформированного зародышевого мешка клетки нуцеллуса характеризуются множественностью органелл и их активностью. В этом отношении особенно выделяются клетки нуцеллуса, граничащие с микропилярной частью зародышевого мешка, которые почти не содержат вакуолей (рис. 1а). У халазальной части (рис. 1б) зародышевого мешка клетки сильно вакуолизированы и органеллы более зрелые. Пластиды (лейкопласты и амилопласты) в клетках у микропилярной



части различной формы и размера: имеются и округлой формы, но преобладают удлинённые, которые иногда сильно растянуты; их матрикс плотный и поэтому они темноокрашены, содержат единичные тилаконды и 1—2 крахмальных зерна. Клетки у халазальной части содержат множе-

краям, однако кристы не выражены. Эндоплазматический ретикулум в клетках нуцеллуса в основном фрагментированный и агранулярный, однако в микропилярной части встречается и гранулярный, представленный более мелкими пузырьками. В халазальной же части эндоплазмати-

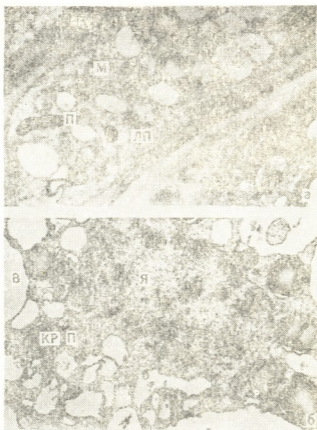


Рис. 1. Клетки нуцеллуса у микропилярной (а) и халазальной (б) частей зародышевого мешка фертильной кукурузы (X15 500). Здесь и на остальных рисунках: я—ядро; п—пластиды; м—митохондрии; кр—крахмал; в—вакуоли; лп—липидные капли; эр—эндоплазматический ретикулум, аг—аппарат Гольджи

ство пластид больших размеров, округлой формы, заполненных крахмальными зёрнами; иногда в пластидах в большом количестве встречаются липидные капли. Митохондрии в микропилярной части более крупные и характеризуются множеством разбухших крист. В халазальной же части зародышевого мешка они гораздо мельче и структура их менее выражена; большая их часть прозрачна, структура очерчена лишь по

тический ретикулум выражен слабо. Также слабо развит и аппарат Гольджи. Рибосом особенно много в микропилярной части. Их количество постепенно уменьшается по направлению к халазальной части зародышевого мешка. В отличие от микропилярной, в халазальной части клетки содержат крупные вакуоли, которые образуются как путем объединения мелких пузырьков, так и путем изоляции большей части клетки эндо-

плазматическим ретикулумом. Следует отметить, что в микропиллярной части в большом количестве встречаются липидные капли, а в халазальной — крахмал.

У стерильной кукурузы молдавского типа клетки нуцеллуса вокруг микропиле зародышевого мешка (рис. 2а), подобно фертильным растениям, содержат пластиды различной формы и размера с единичными тилакоидами. В отличие от фертильных растений, пластиды имеют более прозрачный матрикс и в небольшом количестве крахмал. Особенно хорошо представлены митохондрии: развиты сильнее, чем в фертильных растениях,

подобно фертильным, у стерильных растений в халазальной части (рис. 2б) соотношение пластид и митохондрий как по размеру, так и по их структуре сильно изменяется: пластиды в направлении от микропиле к халазе постепенно укрупняются, содержат 1—5 крупных крахмальных зерен. Митохондрий, наоборот, значительно меньше, по сравнению с пластидами, матрикс прозрачный и кристы не выражены. По сравнению с фертильными растениями в этом варианте особенно хорошо развит эндоплазматический ретикулум. Вокруг всего зародышевого мешка он, в основном, фрагментирован и представ-

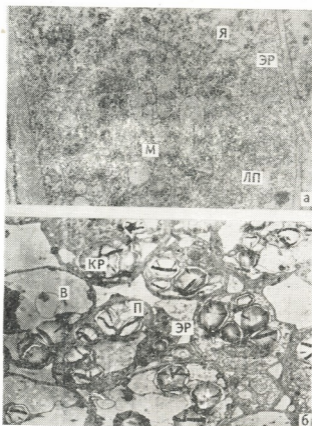


Рис. 2. Клетки нуцеллуса у микропиллярной (а) и халазальной (б) частей зародышевого мешка кукурузы с молдавским типом ЦМС (X 12 500)

большого размера, имеют различную форму (вплоть до сильно удлинённой) с плотным матриксом и с многочисленными короткими разбухшими кристами. Следует отметить, что,

лен в виде больших цистерн, однако встречаются мелкие цистерны и даже пузырьки. При этом надо указать, что в форме крупных цистерн эндоплазматический ретикулум представ-

лен в клетках, находящихся вблизи микропиле, у халазы же — в виде пузырьков. Вообще эндоплазматический ретикулум как агранулярного, так и гранулярного типа. Аппарат Гольджи встречается редко. Рибосом больше у микропиле, чем у халазы. По-видимому, этим и объясняется, что гранулярный эндоплазматический ретикулум встречается у микропиле, а агранулярный — у халазы. Крупные вакуоли характерны для клеток

клетках, граничащих с микропиллярной частью зародышевого мешка. Характер ультраструктуры клеток нуцеллуса у стерильной кукурузы техасского типа (рис. 3а, б) не отличается от молдавского типа. Пластиды здесь различной формы и размера; по сравнению с молдавским типом они имеют более плотный, а по сравнению с фертильными растениями — менее плотный матрикс, изредка содержат в небольшом количестве крах-

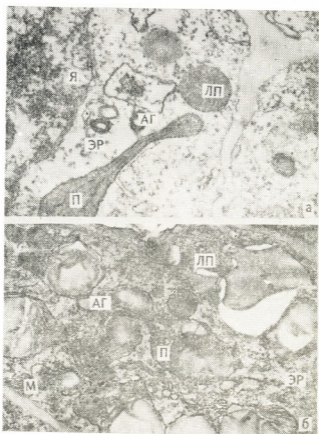


Рис. 3. Клетки нуцеллуса у микропиллярной (а) и халазальной (б) частей зародышевого мешка кукурузы с техасским типом ЦМС (X 22 000)

халазальной части. Здесь они интенсивно образуются изоляцией прозрачной части клетки цистернами эндоплазматического ретикулума. Часто имеет место цитосгеросома и встречаются клетки с дегенерированными органеллами. В пластидах реже, чем у фертильных растений, наблюдаются липидные капли; в большом количестве они встречаются в

мал. Ближе к халазе пластиды больших размеров и нагружены крахмалом. Митохондрий в микропиллярной части больше, они различных размеров и формы, однако их матрикс более прозрачный; крист меньше и выражены они слабо. Эндоплазматический ретикулум представлен отдельными нитями, чаще — агранулярный, но встречается и гранулярный; име-

ется множество пузырьков. В микропилярной части больше рибосом. Аппарат Гольджи почти не встречается. Имеются в большом количестве липиды и сферосомы. Вакуоли большей частью занимают почти всю клетку. Надо отметить, что особых изменений в техасском типе, по сравнению с молдавским, не отмечается, однако в этом случае пластиды в микропилярной части менее активны.

Таким образом, в норме (у фертильных растений) ультраструктура клеток нуцеллуса вокруг зародышевого мешка различна: в микропилярной части клетки более богаты активными, сильно развитыми митохондриями, рибосомами и липидами. Это указывает на то, что здесь активно протекает синтез белков и жиров. Халазальная же часть характеризуется интенсивным развитием амилопластов, что говорит об активном протекании процессов синтеза углеводов. Такое морфофункциональное различие ультраструктуры прилегающих к зародышевому мешку клеток нуцеллуса, по-видимому, определяется характером процессов, протекающих в самом зародышевом мешке, важнейшие элементы которого (яйцеклетка, синергиды) расположены в микропилярной части и поэтому в этой зоне клетки нуцеллуса постоянно находят-

ся в активном состоянии. Кроме того, образование мощного нитчатого аппарата полисахаридного состава способствует активному углеводному обмену без накопления в клетках нуцеллуса крахмала. В силу того, что в халазальной части нет подобных элементов и она несет в основном трофическую функцию, в результате нарушения корреляции между синтезом и расходом крахмала, в прилегающих к ней клетках нуцеллуса происходит обильное накопление углеводов в виде запаса, который, по-видимому, используется в дальнейшем по мере формирования эндосперма. Такой же принцип морфофункционального распределения ультраструктуры характерен для обоих типов стерильных растений. Различия отмечаются лишь в самом характере ультраструктуры. Так, в молдавском типе в микропиле хорошо развиты и активны митохондрии, сильно активизирован также эндоплазматический ретикулум; в техасском же типе митохондрии развиты слабее, ослаблены процессы обмена веществ. Влияние феномена ЦМС в нуцеллусе проявляется во всей его ультраструктуре, однако более наглядно это влияние выражено в морфоструктуре митохондрий и эндоплазматического ретикулума.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Палилова А. Н. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений, «Наука и техника», Минск, 1960.
2. Чеботарь А. А. «Эмбриология кукурузы», «Штиинца», Кишинев, 1972.

სტერილური სიმიონის ნუცელუსის ულტრასტრუქტურის  
შედარებითი შესწავლა

ა იაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბოტანიკის ინსტიტუტი,  
თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ფერტილური და სტერილური (მოლ-  
დავური და ტენასური ტიპის) სიმიონის  
ნუცელუსის უჯრედების ულტრასტრუქ-  
ტურის შედარებითი შესწავლის შედეგად  
დადგინდა, რომ ჩანასახის პარკის გარშემო

(მიკროპილურ და ხალაზურ ნაწილებთან)  
ნუცელუსის უჯრედების ულტრასტრუქ-  
ტურა სხვადასხვაგვარია და მისი ხასიათი  
თვით ჩანასახის პარკში მიმდინარე სასი-  
ცოცხლო პროცესებით არის გაპირობებუ-





ლი. ფერტილურ სიმინდში შენიშნული მორფო-ფუნქციური შეფარდება ულტრა-სტრუქტურაში არ ირღვევა ციტოპლაზმური მამრობითი სტერილობისას. მისი მოქ-

მედება თავს იჩენს მთელ სტრუქტურულ მარამ ყველაზე თვალსაჩინოა მამრობითი სტერილობისა და ენდოპლაზმურ ბადეში.

## COMPARATIVE STUDY OF NUCELLUS CELL ULTRASTRUCTURE IN ZEA MAYS WITH CMS

M. N. IASHVILI

N. N. Ketskhoveli Institute of Botany, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

Comparative study of nucellus cell ultrastructure of fertile and sterile forms of *Zea mays* (Moldavian and Texas type) showed that around the embryo sac (in microphylary and chalazal part) nucellus ultrastructure is various, what is conditioned by the nature of vital processes taking place in embryo sac.

In cytoplasmic male sterility the total picture of nucellus ultrastructure does not change. CMS effect manifests itself in the whole nucellus cell ultrastructure, it is however most pronounced in mitochondria and endoplasmic reticulum.

УДК 577.164.17

БИОХИМИЯ

## ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ ДОЗ ФОЛАЦИНА НА СОСТОЯНИЕ ОБМЕНА АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ

И. Г. Берая

*Тбилисский государственный медицинский институт*

Поступила в редакцию 08.03.1984

Известно, что применение мегадоз отдельных витаминов нередко не только не приводит к желаемому положительному эффекту, но в ряде случаев может вызвать дисбаланс и дефицит других витаминов.

Настоящая работа посвящена исследованию состояния обмена аскорбиновой кислоты при введении больших количеств фолиевой кислоты.

Установлено, что избыточное введение фолиевой кислоты (500 мкг/кг массы тела) животным вызывало возрастание использования аскорбиновой кислоты в метаболических процессах, что указывало на усиление процессов катаболизма аскорбиновой кислоты и развитие недостаточной обеспеченности организма этим витамином.

Поэтому при введении в организм высоких доз фолиевой кислоты, для предупреждения развития С-витаминной недостаточности, необходим контроль за состоянием обмена аскорбиновой кислоты.

Разработка проблемы рационального применения витаминов для профилактики нарушений метаболического статуса организма при напряженных функциональных состояниях приобретает в последние годы все большее значение. Известно, что применение мегадоз отдельных витаминов с целью повышения адаптации организма к большим физическим и нервно-эмоциональным нагрузкам и неблагоприятным факторам внешней среды нередко не только не приводит к желаемому положительному эффекту, но в ряде случаев может вызвать дисбаланс и дефицит других витаминов, функционально с ними связанных [1]. Как полагают, это связано с существованием сложных синергических или конкурентных функциональных взаимодействий между отдельными витаминами: участием одного витамина в обмене другого; конкурентными отношениями отдельных витаминов в киназных реакциях за использование лимитированного нуклеотидтрифосфатного фонда при образовании коферментных форм витамином; кон-

курентной фосфорилированных производных витаминов при протеидизации с участием одних и тех же субстратов и др. [1, 2, 3].

Известно, что фармакологическое действие фолиевой кислоты и ее метаболизм тесно связаны с состоянием обмена аскорбиновой кислоты; в свою очередь обмен аскорбиновой кислоты существенным образом меняется в зависимости от обеспеченности организма фолиевой кислотой [4, 6, 7, 8, 11]. Так как аскорбиновая кислота не только катализирует процессы восстановления фолиевой кислоты, но и способствует накоплению тетрагидрофолиевой кислоты в клетках организма, правомерно предположить, что введение высоких доз фолиевой кислоты будет являться фактором, усиливающим метаболизм аскорбиновой кислоты и повышающим потребность в ней организма в этих условиях.

Вопрос о состоянии обмена аскорбиновой кислоты в условиях поступления высоких доз фолиевой кислоты в литературе практически не освещен.



Настоящая работа посвящена исследованию состояния обмена аскорбиновой кислоты при введении больших (в 10—12 раз превышающих физиологическую потребность) количеств фолиевой кислоты. Опыты были поставлены на животных, синтезирующих аскорбиновую кислоту (белые крысы-самцы с исходной массой тела 120—180 г), и на животных, не обладающих этой способностью (морские свинки с исходной массой тела 200—250 г). Всего в опытах было использовано 60 крыс и 60 морских свинок, которые содержались на полусинтетическом пище-

вом рационе, разработанном в Институте питания АМН СССР. Животные опытной группы, в отличие от контрольной, дополнительно получали фолацин в количестве 500 мкг на кг массы тела в течение 20 дней. В эксперименте использован метод парного кормления. Содержание аскорбиновой кислоты в плазме крови и печени определяли по методу Фармера и Эйбта. Определение аскорбиновой кислоты в моче проводили по Тильмансу [10]. Полученные данные подвергнуты статистическому анализу [9].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что добавление фолиевой кислоты (500 мкг/кг массы тела животных) к сбалансированному по основным пищевым веществам рациону оказывает существенное влияние на обмен аскорбиновой кислоты. В опытах на животных, обладающих способностью синтезировать аскорбиновую кислоту (крысы), установлено, что поступление большого количества фолиевой кислоты создает напряженность в обмене аскорбиновой кислоты, необходимой как для восстановления фолиевой кислоты и перехода ее в активные формы (тетрагидропроизводные), так и для накопления тетрагидрофолиевой кислоты в клетках организма, прежде всего в печени [7]. У крыс опытной группы, находившихся в одинаковых с контрольными животными условиях содержания и кормления, но в отличие от последних получавших дополнительно к рациону фолацин, наблюдалось повышение содержания аскорбиновой кислоты в крови примерно на 50% и в печени на 25—40%, по сравнению с соответствующими показателями у контрольных животных (табл. 1). Величина суточной экскреции с мочой аскорбиновой кислоты у крыс, получавших большие дозы фолацина, была выше, чем у контрольных животных приблизительно на 27% (табл. 1), что, при наличии ее высокого содержания в крови и

печени, следует рассматривать как результат повышения синтеза аскорбиновой кислоты под влиянием избыточного поступления в организм фолиевой кислоты. Содержание аскорбиновой кислоты в печени и крови постепенно (на 10—15-й день) снижалось до величины, характерной для контрольных животных. Этот факт позволяет считать, что наблюдаемые изменения в обмене аскорбиновой кислоты также связаны с воздействием именно высоких доз фолиевой кислоты. Анализ полученных материалов и имеющихся в литературе данных о тесной связи обмена фолацина и аскорбиновой кислоты [14, 15, 16, 12, 17] позволяет полагать, что введение повышенных количеств фолиевой кислоты приводит к активации обмена и увеличению биосинтеза аскорбиновой кислоты, необходимой как для самого обмена фолиевой кислоты, так и для нормального протекания биохимических процессов (обмен аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, фосфолипидов и др.) с участием фолиевой кислоты. Предположение об увеличении синтеза аскорбиновой кислоты под влиянием введения повышенных количеств фолиевой кислоты было подтверждено в опытах на животных, не обладающих способностью синтезировать аскорбиновую кислоту (морские свинки). Установлено, что введение фолиевой кислоты в течение 20-ти дней морским свинкам

Таблица 1

Некоторые показатели обмена аскорбиновой кислоты у разных групп подопытных животных  
(крысы и морские свинки)

Продолжительность опыта	Крысы						Морские свинки							
	Экскреция аскорбиновой кислоты		Содержание АК в плазме (мг%) и в печени (мг/г) свежей ткани				Экскреция аскорбиновой кислоты		Содержание аскорбиновой кислоты в плазме (мг%) и в печени (мг/г) свежей ткани					
	Контрольная группа	Добавление фолиевой кислоты	Контрольная группа		Опытная группа		Контрольная группа	Добавление фолиевой кислоты	Контрольная группа		Опытная группа с добавлением фолиевой кислоты		Опытная группа с добавлением фолиевой и аскорбиновой кислот	
			кровь	печень	кровь	печень			кровь	печень	кровь	печень	кровь	печень
10-й день n-10	2,9 ± 0,1	3,4 ± 0,2 P > 0,05	0,96 ± 0,03	0,32 ± 0,02	1,46 ± 0,02	0,44 ± 0,03 P < 0,001	0,09 ± 0,01	0,07 ± 0,01 P > 0,05	2,0 ± 0,47	0,35 ± 0,09	1,3 ± 0,07 P > 0,05	0,18 ± 0,07 P < 0,001	2,0 ± 0,58 P > 0,5	0,38 ± 0,06 P > 0,5
15-й день n-10	-	3,5 ± 0,2 P > 0,05	0,99 ± 0,03	0,39 ± 0,02	1,48 ± 0,04	0,49 ± 0,02 P < 0,001	-	0,05 ± 0,01 P < 0,05	2,11 ± 0,049	0,34 ± 0,01	1,06 ± 0,36 P > 0,05	0,16 ± 0,05 P > 0,05	1,90 ± 0,22 P > 0,5	0,36 ± 0,01 P > 0,05
20-й день n-10	-	3,7 ± 0,2 P < 0,05	1,0 ± 0,02	0,41 ± 0,05	1,48 ± 0,02	0,51 ± 0,03 P > 0,1	-	0,05 ± 0,002 P < 0,02	2,0 ± 0,47	0,36 ± 0,01	0,90 ± 0,12 P < 0,05	0,14 ± 0,07 P < 0,01	1,80 ± 0,52 P > 0,5	0,36 ± 0,01 P > 0,5



# INFLUENCE OF HIGH DOSES OF FOLIC ACID ON THE STATE OF EXCHANGE OF ASCORBIC ACID



I. G. BERAYA

State Medical Institute, Tbilisi

## S u m m a r y

It is known that the use of megadoses of separate vitamins does not give the desired positive effect and very often it causes disbalance and deficit of other vitamins.

The present work is devoted to the investigation of the state of exchange of ascorbic acid when high doses of folic acid is introduced into the organism.

It is established that redundant introduction of folic acid (500 mkg per 1 kg of body weight) into the organism

increases the utilization of ascorbic acid in metabolic processes. The latter indicates the growth of the process of catabolism of ascorbic acid and the development of insufficient provision of the organism with this vitamin.

Therefore, when high doses of folic acid is introduced into the organism for preventing the development of deficit of vitamin C it is necessary to control the state of metabolism of ascorbic acid.

УДК 577.158

БИОХИМИЯ

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА АКТИВНОСТЬ МАЛАТ- И ГЛУТАМАТДЕГИДРОГЕНАЗ ЧАЙНОГО РАСТЕНИЯ И ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

Г. Ш. Ткемаладзе

*Грузинский зоотехническо-ветеринарный учебно-исследовательский институт, Тбилиси*

Поступила в редакцию 04.03.1984

Исследовано влияние ионов металлов, солей органических кислот, аденозинфосфатов, пиридоксаль-5'-фосфата, ЭДТА и ПХМБ на активность высокоочищенных препаратов малатдегидрогеназы (КФ 1.1.1.37) и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы (КФ 1.4.1.3) листьев чайного растения и виноградной лозы.

Показано, что НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа, в отличие от малатдегидрогеназы, подвержена однонаправленной регуляции указанными соединениями.

Установлено, что свойства и способы регуляции активности малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы чайного растения и виноградной лозы практически одни и те же, независимо от специфики обмена веществ этих растений.

Для выяснения механизмов регуляции действия малат- и глутаматдегидрогеназ, ферментов непосредственно сопрягающих энергетический и азотный обмен, особое значение имеет установление взаимоотношений указанных ферментов в метаболизме растительной клетки.

Малат- и глутаматдегидрогеназы чайного растения и виноградной лозы, играющие огромную роль в экономике Грузинской ССР и характеризующиеся различной спецификой обмена веществ вторичного происхождения и углеводов соответственно, изучены недостаточно. Объясняется это трудностью выделения и очистки ферментов, главным образом из-за наличия в листьях чайного растения и виноградной лозы больших количеств фенольных соединений, ингибирующих активность многих ферментов, жесткостью целлюлозной и гемицеллюлозной оболочки

клетки и невысоким содержанием белка.

Благодаря разработке простого и эффективного метода выделения и очистки малат- и глутаматдегидрогеназ из высушенных многолетних растений (чай, виноградная лоза, лимон) [1, 11] удалось установить внутриклеточную локализацию и коферментную специфичность [8, 9], молекулярную массу [5], четвертичную структуру [10], регуляторные [6, 7, 22] и кинетические [3, 4] свойства ферментов.

В настоящей работе приводятся сравнительные данные по характеру влияния ионов металлов, солей органических кислот, аденозинфосфатов, пиридоксаль-5'-фосфата, ЭДТА и ПХМБ на малатдегидрогеназу (КФ 1.1.1.37) и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназу (КФ 1.4.1.3), катализирующих соответствующие реакции в обоих направлениях.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на высокоочищенных препаратах малатде-

гидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы из листьев чайного ра-

стения (*Camellia sinensis* L.) сорта Клон 257 и виноградной лозы (*Vitis vinifera* L.) сорта Ркацители.

Степень чистоты препаратов ферментов, полученных методом, включающим обработку растительного материала ацетоном, фракционирование сульфатом аммония, колоночную хроматографию на ДЭАЭ-целлюлозе ( $3 \times 10$  см) и гель-фильтрацию на колонках из сефадексов G-100 ( $3 \times 100$  см) — для малатдегидрогеназы и G-200 ( $2 \times 140$  см) — для НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы, контролировали методом диск-электрофореза в 15%-ном (для малатдегидрогеназы) и 7,5%-ном (для НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы) полиакриламидных гелях. Проявление гелей на белок [2] и на активность [21] давало по одной окрашенной полосе с одной и той же электрофоретической подвижностью, что указывало на электрофоретическую гомогенность полученных ферментных препаратов. Малатдегидрогеназа из листьев чая была очищена в 850, а из виноградной лозы — в 900 раз, НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа — в 560 и 600 раз соответственно.

Активность малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы определяли спектрофотометрическим методом как по скорости окисления НАДН, так и по скорости восстановления НАД<sup>+</sup> при 340 нм и 25°. За единицу активности принимали количество фермента, которое вызывало окисление или восстановление 1 мкмоль кофермента за 1 мин. Удельную активность рассчитывали как число единиц фермента на 1 мг ферментного белка, определенного по методу Лоури.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ионы металлов — Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup> в концентрации  $10^{-3}$ — $10^{-1}$  М активируют, а при более высоких концентрациях ингибируют малатдегидрогеназу. Это особенно резко выражено у ионов Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup>. Следует отметить, что активирующее влияние испытанных ионов значительно сильнее проявляется в реакции восстановления оксалоацетата при низких, неоптимальных значениях pH (pH 4,6—5,0). Эти результаты хоро-

Реакционная смесь в случае восстановления оксалоацетата содержала в общем объеме 3 мл: малатдегидрогеназу ( $10^{-8}$  М, молекулярная масса малатдегидрогеназы принята равной 70 000 дальтон), оксалоацетат ( $10^{-3}$  М), НАДН ( $2 \cdot 10^{-4}$  М) и 0,05 М фосфатный или трис-НСl буфер. Реакционная смесь имела pH 8,0.

В случае окисления малата реакционная смесь содержала малатдегидрогеназу ( $10^{-8}$  М), малат (0,2 М), НАД<sup>+</sup> ( $1,5 \cdot 10^{-3}$  М) и 0,05 М трис-НСl буфер в общем объеме 3 мл; pH 9,0.

В случае восстановительного аминирования 2-оксoglутарата реакционная смесь содержала в общем объеме 3 мл: НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназу ( $2 \cdot 10^{-7}$  М, молекулярная масса фермента принята равной 300 000 дальтон), 2-оксoglутарат ( $10^{-2}$  М), НАДН ( $1,3 \cdot 10^{-4}$  М), NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (0,2 М) и 0,05 М фосфатный или трис-НСl буфер. Реакционная смесь имела pH 7,8.

В случае окислительного дезаминирования L-глутамата реакционная смесь содержала НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназу ( $2 \cdot 10^{-7}$  М), L-глутамат ( $10^{-2}$  М), НАД<sup>+</sup> ( $10^{-2}$  М) и 0,05 М трис-НСl буфер в общем объеме 3 мл, pH 9,0.

Значения pH реакционных смесей соответствовали оптимальным значениям pH действия ферментов.

Доверительные интервалы полученных экспериментальных данных определяли статистическим методом, используя коэффициент Стьюдента (t) при вероятности  $p=0,05$  и числе параллельных определений ферментативных активностей  $n=7$ .

шо согласуются с данными ряда авторов [13, 17].

ЭДТА не влияет на активность малатдегидрогеназы как в прямой, так и в обратной реакциях, однако предохраняет фермент от ингибирующего влияния высоких концентраций ионов Ca<sup>2+</sup> и Mg<sup>2+</sup>. Более того, ЭДТА реактивирует малатдегидрогеназу, ингибированную указанными ионами.

Что касается влияния ионов металлов на активность НАД(Ф)-глутамат-





дегидрогеназы, то здесь наблюдается различие в действии ионов в зависимости от направленности реакции. Ионы металлов в концентрации  $10^{-4}$ — $10^{-3}$  М активируют, а в более высоких концентрациях ( $10^{-2}$ — $10^{-1}$  М) ингибируют аминирющую и не влияют на дезаминирющую активность фермента. Предварительно было показано, что увеличение ионной силы реакционной смеси, в результате добавления неорганических солей, не сказывается ни на активности малатдегидрогеназы, ни на активности НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы. Следует также отметить, что ионы  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  не обладают специфической реактивирующей или ингибирующей способностью — активирование и ингибирование происходит в одинаковой степени и составляет в обоих случаях 20—30%.

ЭДТА сильно ингибирует аминирющую ( $I_{50}=10^{-4}$  М) и практически

ЭДТА утрачивает аминирющую активность.

Таким образом, ионы металлов и ЭДТА характеризуются односторонним влиянием на активность НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы. Хотя одностороннее влияние ионов металлов проявляется при их достаточно высоких концентрациях, оно вполне может реализоваться *in vivo*, по крайней мере в условиях повышенной концентрации солей, например, в условиях засоления, и играть значительную роль в регуляции обменных процессов, особенно в азотном и белковом обмене.

Односторонним влиянием на активность НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы характеризуются и соли органических кислот. Как видно из таблицы, где представлены результаты одного из опытов по влиянию солей органических кислот на активность малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глу-

Таблица

Влияние солей органических кислот на активность малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы из листьев чайного растения

Натриевые соли органических кислот	Концентрация солей, М	Ингибирование, %			
		Малатдегидрогеназа		НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа	
		восстановление оксалоацетата	окисление малата	аминирование 2-оксоглутарата	дезаминирование L-глутамата
Цитрат	$10^{-3}$	$15 \pm 2,77$	$13 \pm 2,77$	$10 \pm 2,77$	$3 \pm 1,99$
	$10^{-2}$	$38 \pm 4,34$	$35 \pm 4,34$	$30 \pm 4,34$	$5 \pm 1,99$
Цис-аконитат	$10^{-3}$	$12 \pm 2,77$	$10 \pm 2,77$	$14 \pm 2,77$	$4 \pm 1,99$
	$10^{-2}$	$32 \pm 4,34$	$30 \pm 4,34$	$35 \pm 4,34$	$7 \pm 2,77$
Сукцинат	$10^{-3}$	$5 \pm 2,77$	$5 \pm 1,99$	$12 \pm 2,77$	$3 \pm 1,99$
	$10^{-2}$	$10 \pm 4,34$	$8 \pm 2,77$	$30 \pm 4,34$	$6 \pm 1,99$
Фумарат	$10^{-3}$	$10 \pm 4,34$	$8 \pm 2,77$	$15 \pm 2,77$	$4 \pm 1,99$
	$10^{-2}$	$25 \pm 2,77$	$24 \pm 2,77$	$40 \pm 4,34$	$8 \pm 2,77$
Малонат	$10^{-3}$	$10 \pm 2,77$	$8 \pm 1,99$	$5 \pm 1,99$	0
	$10^{-2}$	$20 \pm 4,34$	$18 \pm 2,77$	$10 \pm 2,77$	0
Пировуат	$10^{-3}$	0	0	0	0
	$10^{-2}$	$5 \pm 1,99$	$3 \pm 1,99$	0	0

не влияет на дезаминирющую активность фермента. Следует указать, что в отличие от микробной глутаматдегидрогеназы [16], НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа чайного растения и виноградной лозы под влиянием

таматдегидрогеназы из листьев чайного растения, соли органических кислот проявляют ингибирующее влияние при высоких концентрациях. Однако, если в случае малатдегидрогеназы эффект не зависит от направ-

ленности реакции, то в случае НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы ингибированию подлежит аминирующая активность фермента. Аналогичные результаты получены для малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы из листьев виноградной лозы. Следует отметить, что белковые аминокислоты в довольно широком интервале концентрации ( $10^{-5}$ — $10^{-2}$  М) не влияют на активность малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы. Лишь очень высокие (выше  $10^{-2}$  М) концентрации основных аминокислот (лизин, гистидин, аргинин) незначительно стимулируют активность НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы в реакции дезаминирования.

Можно предположить, что активности малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы в растениях могут регулироваться солями органических кислот лишь в том случае, когда в клетке, по той или иной причине, произойдет их накопление.

Интересен факт одностороннего влияния аденозинфосфатов на активность НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы. АМФ, АДФ и АТФ ингибируют аминирующую и не влияют на дезаминирующую активность фермента. Ингибирующий эффект аденозинфосфаты проявляют при достаточно высоких (выше  $10^{-3}$  М) концентрациях и выступают в качестве конкурентных ингибиторов по отношению к НАД(Ф)Н. Неспецифически влияют аденозинфосфаты на активность НАД- и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназ и из других растительных объектов [15, 18]. Аденозинфосфаты также ингибируют активность малатдегидрогеназы в обоих направлениях катализируемой ею реакции. Однако, в отличие от животной малатдегидрогеназы, растительная не подвержена специфической регуляции аденозинфосфатами.

Несмотря на то, что аденозинфосфаты проявляют ингибирующее влияние на активность малатдегидрогеназы при сравнительно высоких концентрациях (выше  $10^{-4}$  М), вполне возможно, что *in vivo* их эффект может проявиться и при низких концентрациях.

Пиридоксаль-5'-фосфат — важнейший метаболит, специфически вза-

имодействующий с  $\epsilon$ -аминогруппой лизина [19], полностью ингибирует активность малатдегидрогеназы в концентрации  $5 \cdot 10^{-3}$  М. Для этого необходимо предварительная инкубация фермента с пиридоксаль-5'-фосфатом при  $30^\circ$ , причем степень ингибирования возрастает с увеличением продолжительности инкубации. Пиридоксаль-5'-фосфат ингибирует активность и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы. Однако для ингибирования аминирующей активности фермента необходимо предварительное инкубирование фермента с пиридоксаль-5'-фосфатом при комнатной температуре ( $I_{50} = 10^{-4}$  М). Дезаминирующая активность ингибируется и без предварительной инкубации ( $I_{50} = 5 \cdot 10^{-5}$  М). Ингибирующее влияние пиридоксаль-5'-фосфата на глутаматдегидрогеназу показано и другими авторами [18, 20]. При этом в несколько большей степени отмечалось ингибирование аминирующей активности. Факт преобладающего ингибирования дезаминирующей активности НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы из листьев чайного растения и виноградной лозы с относительно низкими концентрациями пиридоксаль-5'-фосфата, видимо, имеет физиологическое значение в митохондриальном окислении глутаминовой кислоты, осуществляемом как соответствующими пиридоксаль-5'-фосфат-зависимыми аминотрансферазами, так и глутаматдегидрогеназами. Следовательно, пиридоксаль-5'-фосфат контролирует и регулирует окисление общего для этих ферментов субстрата — глутаминовой кислоты. Однако, поскольку пиридоксаль-5'-фосфат неспецифично ингибирует и другие ферменты, например, фруктозо-1,6-дифосфатазу [14], при обсуждении его физиологической роли следует проявлять определенную осторожность.

Исследование влияния ПХМБ на активность исследуемых ферментов показало, что ПХМБ ингибирует активность малатдегидрогеназы, причем несколько сильнее в реакции восстановления оксалоацетата ( $I_{50} = 10^{-4}$  М). Что касается влияния ПХМБ на активность НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы, то оказалось, что аминирующая и дезаминирующая активность фермента по разному ингибируется SH-блокирующим агентом. Макси-



мальное ингибирование наблюдается при концентрации ПХМБ  $5 \cdot 10^{-4}$  М, причем дезаминирующая активность ингибируется почти полностью, а аминирующая — всего на 25%. По-видимому, SH-группы играют существенную роль только в проявлении дезаминирующей активности. Субстраты и коферменты не защищают, а цистеин предохраняет ферменты от ингибирующего влияния ПХМБ. Аналогичные данные были получены и для НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы хлореллы [12].

Таким образом, на основе проведенных ранее [3, 4, 10, 22] и в настоящее время исследований, можно сделать 2 основных вывода общего характера:

1. Свойства и способы регуляции активности малатдегидрогеназы и НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы чайного растения и виноградной лозы практически одинаковы, независимо от специфики обмена веществ этих растений.

2. В отличие от малатдегидрогеназы, НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа чайного растения и виноградной лозы подвержена односторонней регуляции, а именно, ионы металлов, со-

ли органических кислот и аденозин-фосфаты регулируют аминирующую, а пиридоксаль-5'-фосфат — преимущественно дезаминирующую активность фермента. ЭДТА ингибирует лишь аминирующую, а ПХМБ в основном дезаминирующую активность.

На основе второго вывода можно предположить, что НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназа находится по крайней мере в двух различных взаимопревращающихся конформационных состояниях, и что в зависимости от условий фермент функционирует либо в направлении аминирования, либо в направлении дезаминирования. Другими словами существует различие в конформационном состоянии фермента в катализе аминирования и дезаминирования. Следовательно, от конформационного состояния фермента зависит направленность реакции. Несомненно, обнаружение этого свойства растительной НАД(Ф)-глутаматдегидрогеназы придает ферменту исключительно важное значение и открывает большие перспективы для дальнейшего изучения и уточнения его физиологической роли в растительной клетке.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Морчиладзе З. Н., Ткемаладзе Г. Ш., Соселия М. Ф., Джамаспишвили Ц. Ш. Сообщения АН СССР, **65**, 1, 181—184, 1972.
2. Сафонов В. И., Сафонова М. П. В кн.: Электрофорез в полиакриламидном геле и его применение в биологии, сельском хозяйстве, медицине и пищевой промышленности, М., 1972, 7—29.
3. Ткемаладзе Г. Ш. Биохимия, **46**, 6, 1133—1141, 1981.
4. Ткемаладзе Г. Ш. Прикл. биохим. и микробиол., **20**, 1, 38—42, 1984.
5. Ткемаладзе Г. Ш., Морчиладзе З. Н. В сб.: Ферменты, «Мецниереба», Тбилиси, 1975, 18—24.
6. Ткемаладзе Г. Ш., Морчиладзе З. Н., Джамаспишвили Ц. Ш., Кретович В. Л. Прикл. биохим. и микробиол., **8**, 3, 275—281, 1972.
7. Ткемаладзе Г. Ш., Морчиладзе З. Н., Соселия М. Ф., Кретович В. Л. Биохимия, **37**, 6, 1199—1203, 1972.
8. Ткемаладзе Г. Ш., Нуцубидзе Н. Н., Наскидашвили Н. Г. В сб.: Ферменты, «Мецниереба», Тбилиси, 1975, 62—70.
9. Ткемаладзе Г. Ш., Нуцубидзе Н. Н., Наскидашвили Н. Г. В сб.: Вопросы биохимии винограда и вина, «Пищевая промышленность», М., 1975, 79—82.
10. Ткемаладзе Г. Ш., Садунишвили Т. А. Биохимия, **42**, 8, 1491—1498, 1977.
11. Ткемаладзе Г. Ш., Садунишвили Т. А., Нуцубидзе Н. Н. В сб.: Методы биохимических исследований растений, «Мецниереба», Тбилиси, 1983, 21—26.
12. Шатилов В. Р., Амбарцумян В. Г., Каспарова М. А., Кретович В. Л. ДАН СССР, **216**, 1, 223—225, 1974.
13. Blackwood G. C., Mifflin B. J. Plant Sci. Lett., **7**, 4, 435—446, 1976.



14 Colombo G., Hubert E., Marcus F. *Biochem.*, **11**, 10, 1798 — 1803, 1972.

15. Ehmke A., Hartmann Th. *Phytochem.*, **15**, 11, 1611—1617, 1976.

16. Le'John H. B. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **32**, 2, 278—283, 1968.

17. Maier R. Z. *Pflanzenphysiol.*, **85**, 4, 319—326, 1977.

18. Ramirez H., Delgado M. J., Garcia-Peregrin E. Z. *Pflanzenphysiol.*, **84**, 2, 109—119, 1977.

19. Rasched J., Jornvall H., Sund H. *Eur. J. Biochem.*, **41**, 3, 603—606, 1974.

20. Teixeira A. R. N., Davies D. D. *Phytochem.*, **13**, 10, 2071 — 2079, 1974.

21. Thurman D. A., Palin C., Laycock M. V. *Nature*, **207**, 4993, 193 — 194 1965.

22. Tkemaladze G. Sh. *Biochem. Society trans.*, **9**, 2, 221, 1981.

სხვადასხვა ნაერთის გავლენის შედარებითი შესწავლა ჩაის მცენარისა და ვაზის მალატ- და გლუტამატდეჰიდროგენაზების აქტივობაზე

გ. ტყემალაძე

საქართველოს ზოოტექნიკურ-სავეტერინარო სასწავლო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი ე მ ე

შესწავლილ იქნა მეტალთა იონების ორგანული მჟავების მარილების, ადენოზინფოსფატების, პირიდოქსალ-5'-ფოსფატის, ედტა-ს და პკმბ-ის გავლენა ჩაის მცენარისა და ვაზის ფოთლების მაღალი სისუფთავის მქონე მალატდეჰიდროგენაზის (ფკ. 1. 1. 1. 37) და ნად(ფ)-გლუტამატდეჰიდროგენაზის (ფკ. 1. 4. 1. 3) პრეპარატების აქტივობაზე.

აღმოჩნდა, რომ ნად(ფ)-გლუტამატდეჰიდროგენაზა, მალატდეჰიდროგენაზისაგან განსხვავებით, განიცდის ცალმხრივ მიმართულ რეგულაციას აღნიშნული ნაერთებით. კერძოდ, მეტალთა იონების ორგანუ-

ლი მჟავების მარილები და ადენოზინფოსფატები არეგულირებენ ფერმენტის აქტივობას ამინირების, ხოლო პირიდოქსალ-5'-ფოსფატი უპირატესად — დეზამინირების რეაქციაში. ედტა იწვევს ამინირების, ხოლო პკმბ ძირითადად ფერმენტის დეზამინირების უნარის დათრგუნვას.

დადგინდა, რომ ჩაის მცენარისა და ვაზის მალატდეჰიდროგენაზისა და ნად(ფ)-გლუტამატდეჰიდროგენაზის თვისებები და რეგულაციის საშუალებები პრაქტიკულად ერთნაირია, მიუხედავად ამ მცენარეებში ნივთიერებათა ცვლის განსხვავებული სპეციფიკურობისა.

THE COMPARATIVE STUDY OF THE INFLUENCE OF DIFFERENT COMPOUNDS ON TEA AND GRAPEVINE MALATE- AND GLUTAMATE DEHYDROGENASE ACTIVITIES

G. SH. TKEMALADZE

Georgian Zootechnical-Veterinary Educational-Research Institute, Tbilisi, USSR

Summary

The influence of metal ions, salts of organic acids, adenosinephosphates, pyridoxal-5'-phosphate, EDTA and

p-CMB on the activity of highly purified enzyme preparations of tea and grapevine malate dehydrogenase (EC 1. 1. 1.

37) and NaD(P)-glutamate dehydrogenase (EC 1.4.1. 3) was studied. NAD(p)-glutamate dehydrogenase, unlike malate dehydrogenase, was shown to be the subject to unidirectional regulation by means of the above-mentioned compounds. In particular, metal ions, salts of organic acids and adenosinephosphates regulate the enzyme activity in amination, while pyridoxal-5<sup>l</sup>-phosphate

in deamination reactions. EDTA inhibits the amination and p-CMB deamination abilities of enzyme.

It is established that the properties and means of regulation of tea and grapevine malate dehydrogenase and NAD(P)-glutamate dehydrogenase are the same in spite of different specificity of metabolism of these plants.

УДК — 581

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

## ВЛИЯНИЕ СМЕНЫ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM* *PALAEOCOLCHICUM MEN*

И. М. Сакварелидзе

Институт ботаники им. Н. Н. Кецоховели АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 20.07.1983

Установлено влияние смены условий освещения (с синего на красное, с красного на синее, а также с красного и синего на естественное) на поступательный ход некоторых этапов онтогенеза неярковизированной озимой пшеницы.

Полученные результаты свидетельствуют о наличии чувствительных к синим и красным лучам коадаптивных генных комплексов, ответственных за регуляторные процессы в поступательном ходе индивидуального развития озимых пшениц.

При весенних посевах аннулированные торможения в развитии неярковизированных озимых растений достигнуто их выращиванием в условиях синего и красного света [1]. Выказано предположение о наличии генов-регуляторов (REbl+REred), ответственных за торможение роста и развития неярковизированных озимых пшениц до их смены другими оперонами. Что касается основного условия яровизации — низкой положительной температуры, этот фактор рассматривается как условие, обеспечивающее пониженную активность всех жизненных процессов, как на свету, так и в темноте, и таким образом дополняющее систему REbl+

REred, направленную на длительное сохранение нормальной жизнедеятельности озимых растений в условиях осенних и ранневесенних провокационных оттепелей умеренных широт [1, 2].

В данной работе рассматриваются вопросы последствий влияния синего и красного освещения, ответственного за активацию репрессорных генов-регуляторов REbl+REred, а также влияние смены условий освещения (с синего на красное, с красного на синее, с синего и красного на естественное) на поступательный ход процессов индивидуального развития.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опытным растением служила пшеница *Tr. palaeocolchicum*, для которой длина процесса яровизации составляет 28—30 дней. Опыты проводились в высокогорном Бакурианском ботаническом саду (1760 м н. у. м.). Заданные условия освещения создавались экранированием естественной солнечной радиации пленочными светофильтрами соответствующей спектральной характери-

стики. Методика проведения работ с пленочными фильтрами и их спектральная характеристика подробно описаны ранее [1].

Посев производился в разные годы в мае (варианты опытов приводятся в табл. 1), в условиях: 1. открытый грунт — естественное освещение; 2. Контроль — растения под контрольной пленкой, равномерно пропускающей 70% всей естествен-

ной солнечной радиации; 3. синий свет — весь цикл развития растения проходит под синей пленкой; 4. красный свет — весь цикл развития растения проходит под красной пленкой; 5. синий свет + красный свет — в фазе кушения и стеблевания, но до выхода в трубку (т. е. до прощупывания узла), освещение синим светом меняется на красный; 6. красный свет + синий свет — в фазах до выхода в трубку освещение красным светом меняется на синий; 7. синий свет + открытый грунт — в фазе стеблевания освещение синим светом меняется на естественное;

8. красный свет + открытый грунт — освещение красным светом в фазе стеблевания меняется на естественное; 9. синий свет + открытый грунт + синий свет — освещение синим светом в фазе стеблевания меняется на естественное, а через 49 дней восстанавливаются условия освещения синими лучами; 10. красный свет + открытый грунт + красный свет — в фазе стеблевания освещение красным светом меняется на естественное, а через 49 дней восстанавливаются условия освещения красным светом.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Растения, находящиеся в течение всего цикла развития в естественных условиях освещения — в открытом грунте и под контрольной пленкой

(табл. 1, варианты 1, 2) всходили, кустились, но затем приостанавливали свое развитие, оставаясь до своей гибели в фазе кушения (рис. 1-1). В



Рис. 1 Растения *Tr. palaeocolchicum*, выращиваемые в различных условиях освещения: 1 — контроль — условия естественного освещения открытого грунта; 2 — условия освещения красным светом, 3 — освещение синим светом



вариантах 3 и 4 сначала и до конца эксперимента растения освещались только синим [3] или только красным [4] светом — колошение достигалось на 109-й (красный свет) и на

давали условия естественного освещения (на 57-й день), 49 дней (т. е. на 107-й день существования) их возвращали в исходные условия — развитие растений сразу



Рис. 2. Влияние смены условий освещения на *Tr. palaeocolchicum*: 1 — освещение только красным светом; 2 — 57 дней освещения красным светом + 81 день освещения синим светом; 3 — 57 дней освещение красным светом + 49 дней естественного освещения + 54 дня восстановления условий освещения красным светом.

114-й (синий свет) день. Более мощный рост растений и развитие вегетационной массы наблюдались в условиях синего освещения (рис. 1—2, 3, табл. 2). В вариантах 7 и 8 растения, выращиваемые в условиях синего или красного света, помещались в условия естественного освещения — развитие приостанавливалось в той фазе, в которой они пребывали до смены условий освещения (фаза стеблевания, табл. 1). В варианте 9 и 10 — после выращивания растений в условиях синего и красного света им соз-

же приобретало поступательный характер (выход в трубку достигался буквально на второй день). В варианте 9 (синий свет + открытый грунт + синий цвет) было получено даже колошение (табл. 1, вариант 9, 10; рис. 2—3). Таким образом, в этих опытах были установлены внезапный характер реакции растений на смену условий освещения и возможность длительного сохранения этого состояния в момент прекращения воздействия (вариант 9 и 10), а также отсутствие последствия дифференци-



ального влияния синих и красных лучей.

Интересными оказались также результаты вариантов 5 и 6, где происходила смена условий освещения с синего на красный и с красного на синий свет. И в одном и в другом случае колошение было достигнуто с некоторым опозданием, по сравнению с вариантами, где сначала и до конца опыта растения находились в ус-

происходило. В другом же случае (вариант 6 — красный свет + синий свет) задержка была сильно выражена и составляла 30—35 дней. Таким образом, замена синего освещения на красное практически не сказывается на развитии опытных растений, замена же красного света синим оказалась явно неблагоприятной.

В условиях освещения опытных растений синим светом на ранних фа-

Таблица 1

Реакция полужизимой пшеницы *Tr. palaeocolchicum* на разные условия освещения (посев — 9/V, 1979)

Вариант опыта	Дата помещения под светофильтры	Количество дней	Дата колошения
1. Открытый грунт	—	—	—
2. Контроль (под нестабилизированной)	15/V	180 (до гибели в фазе кушения)	—
3. Синий свет	"	108	31/VIII
4. Красный свет	"	103	26/VIII
5. Синий свет + красный свет	15/V—3/IX	111	3/IX
Синий свет	15/V—11/VII	57	
Красный свет	11/VII—30/IX	54	
6. Красный свет + синий свет	15/V—30/IX	138	30/IX
Красный свет	15/V—11/VII	57	
Синий свет	11/VII—30/IX	81	
7. Синий свет + открытый грунт	15/V—11/VII	57	—
8. Красный свет + открытый грунт	15/V—11/VII	57	—
9. Синий свет + открытый грунт + синий свет	с 15/V :	125	5/XI
Синий свет	15/V—11/VII	57	
Открытый грунт	11/VII—29/VIII	49	
синий свет	29/VIII—5/XI	68	
10. Красный свет + открытый грунт + красный свет	с 15/V :	160	—
Красный свет	15/V—11/VII	57	
Открытый грунт	11/VII—29/VIII	49	
Красный свет	29/VIII—22/X	54 (до гибели в фазе выхода в трубку)	

ловнях синего (вариант 3) или красного (вариант 4) освещения. Таким образом, при смене условий освещения поступательный процесс индивидуального развития растений хотя и был несколько замедлен, но не был приостановлен. Однако задержка в развитии растений в одном случае была почти незаметной (вариант 5) и составляла соответственно 3 и 8 дней, по сравнению с вариантами 3 и 4, где смены условий освещения не

зах развития наблюдалось более сильное, чем в варианте с красным светом, стимулирование процессов роста и развития (табл. 2).

Что же касается варианта 4 (красный свет), ускорение процессов роста и развития наблюдалось в основном на более поздних этапах, когда растения этого варианта не только догоняли по означенным показателям растения варианта 3 (синий свет), но и опережали иногда их в наступле-

нии фазы колошения (табл. 1, 2). Сопоставление этих результатов с данными, полученными при смене условий освещения (варианты 5 и 6), свидетельствуют о том, что влияние красных и синих лучей на развитие растений сказывается не только на реакциях роста и накопления вегета-

ционной массы, но и на этапах развития. На ранних этапах более благоприятным условием оказалось удаление красных лучей и пребывание растений в условиях синего света, на поздних — удаление синих лучей и пребывание растений в условиях красного света.



Рис. 3. Растения *Tr. palaecolchicum*, выращенные при смене освещения с красного на синий и с синего на-красный свет: 1 — 57 дней освещения красным светом + 81 день освещения синим светом; 2 — 57 дней освещения синим светом + 54 дня освещения красным светом; 3 — освещение только синим светом

Таблица 2

Вариант опыта	Дата посева	Начало стеблевания	Средняя высота растений в фазе стеблевания, см	Начало колошения	Высота растений в фазе колошения, см
Контроль	9/V	—	20	—	—
Синий свет	"	15/VI	33	31/VIII	lim 50 — 105 80
Красный свет	"	20/VI	29	26/VIII	lim 42 — 74 60

Помимо этого, как показали результаты в вариантах 9 и 10, замена, на длительный срок, красного или синего освещения естественным (помещение растений в естественные условия солнечного освещения) вызывает не только торможение в развитии, но и своего рода последствие, выражающееся в затруднении восстановительных процессов поступательного хода онтогенетического разви-

на естественное, чем растения, находившиеся на красном освещении. Эксперимент показал также, что наступление фазы колошения у опытной пшеницы, при условии выращивания на синем или красном свете, может наступить и в условиях короткого дня — в конце августа, в сентябре и даже в ноябре (вариант 9), когда наибольшая длительность



Рис. 4. Влияние смены красного и синего освещения на естественное с возвращением в исходные условия: 1 (контроль) — условия естественного освещения открытого грунта; 2 — 57 дней освещения синим светом + 49 дней естественного освещения + 68 дней освещения синим светом; 3 — 57 дней освещения красным светом + 49 дней естественного освещения + 54 дня освещения вновь красным светом

тия. В нашем конкретном случае имела место задержка наступления фазы колошения (сравнение вариантов 9 и 3, когда задержка равна 17 дням) или ее отсутствие (сравнение вариантов 10 и 4). При этом растения, находившиеся на синем свете, легче переносили смену синего освещения

дня в условиях Бакуриани равна 10 ч 30 мин. Этот факт, в свою очередь, указывает на наличие изменений и в фотопериодической реакции длиннодневной (озимой) пшеницы.

Изучение зависимости наступления некоторых фаз индивидуального развития растений от различных условий

освещения позволяет предположить, что в сложном механизме онтогенетической реализации генетической информации индивида важная роль принадлежит различным генным комплексам регуляторного назначения, осуществляющим связь системы генотип — среда. Означенные генные

комплексы осуществляют прямую и непрямую адаптацию растений к условиям внешней среды и функционально направлены на обеспечение наступления отдельных фаз развития или формирование различных признаков в благоприятных условиях существования и репродукции организма.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Сакварелидзе И. М. Сообщения АН ГССР, 107, 3, 581—584, 3.

2. Сакварелидзе И. М. К изучению стадийного развития растений, Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1965.

განათების პირობების ცვლის გავლენა

*TRITICUM PALAEOCOLCHICUM MEN*-ის ინდივიდურ განვითარებაზე

ი. საკვარელიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის  
ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

ხორბალ *Tr. palaecolchicum*-ის ინდივიდური განვითარების პერიოდში წითელი სხივების გავლენის ლურჯით შეცვლისას, ლურჯისა წითლით, ხოლო ლურჯისა და წითლისა — ბუნებრივი განათებით, გამოირკვა, რომ არაიაროვიზებული სამეზობლო ხორბლის ინდივიდური განვითარების ზოგიერთ ეტაპზე გავლენას ახდენს

ლურჯი და წითელი სხივებით ზემოქმედება.

მიღებული შედეგებით დასტურდება ის მოსაზრება, რომ არსებობს წითლისა და ლურჯისადმი მგრძობიარე განსხვავებული კოდაპტური გენური კომპლექსები, რომლებიც არეგულირებენ სამეზობლო ხორბლის ინდივიდურ განვითარებას.

## INFLUENCE OF CHANGE OF LIGHTING CONDITIONS ON THE INDIVIDUAL DEVELOPMENT OF WHEAT *TRITICUM PALAEOCOLCHICUM MEN*.

I. M. SAKVARELIDZE

N. Ketskhoveli Institute of Botany, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

### S u m m a r y

Removal of the blocking of growth and development of non yarovized winter wheats in conditions of blue and red light is attained (1). By the change of light conditions from blue to red, from

red to blue, and from red and blue to natural light it was possible to establish the following: 1. Rise of the growth blocking by the change of light from blue and red to the natural; 2. Removal



961935320  
51821140633

of the blocking reverting the plants to the initial light conditions (in the blue and red light); 3. Sudden character of the reaction to the change of light conditions; 4. Absence of the consequences of red and blue light influence; 5. Differences in the effect of blue and red light; the powerful lowering of activity by change of light from red to blue and

actual absence of visual effect by the change of blue to red light; 6. Strong effective influence of blue light on the early and red light on the later stages of ontogeny is established; 7. The presence of different coadaptive gene complexes, which react to blue and red light is proposed.

УДК 576.8

МИКРОБИОЛОГИЯ

## ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ЛИПОГЕНЕЗ ГРИБА РОДА *ENTOMOPHTHORA*

М. Н. Самадашвили, М. Н. Бехтерева

*Институт ботаники им. Н. Н. Кецихели АН ГССР, Тбилиси*  
*Институт микробиологии АН СССР, Москва*

Поступила в редакцию 13.05.1983

Изучали влияние продолжительности выращивания, условий аэрации и состава питательных сред (синтетические № 12, 126 и глюкоза-пептонная № 1) на уровень накопления внутриклеточных липидов и их жирно-кислотный состав в культуре микроскопического гриба рода *Entomophthora*. Показано, что при различной интенсивности аэрации содержание биомассы и липидов изменяется в пределах от 0,14 до 4,54 г/100мл и от 7,45 до 40,8% соответственно. Условия для максимального накопления биомассы и липидов не совпадают.

При длительном выращивании гриба на всех вариантах сред наблюдается снижение содержания биомассы. Уровень содержания внутриклеточных липидов в фазе интенсивного старения культуры на синтетических средах № 12 и 126 не изменяется, в то время как на среде № 1 накопление липидов возрастает в 2 раза, что, по-видимому, обусловлено более высокой обеспеченностью микроорганизма внутри- и внеклеточными метаболитами, участвующими в синтезе липидов. Отмечены существенные изменения на среде № 1 количественно соотношения жирных кислот в составе синтезируемых липидов.

Изучение липогенеза у микроскопических грибов привлекает большое внимание, так как многие представители этой систематической группы микроорганизмов рассматриваются как возможные продуценты практически ценных липидов. Известно, что интенсивность синтеза и состав липидов не остается постоянным в процессе развития культур и зависит не только от видовой принадлежности, но и от воздействия на клетку факторов внешней среды. Ранее в некоторых работах было отмечено возра-

стание уровня накопления липидов в фазе интенсивного старения бактерий при продолжительном их выращивании [1]. Известно также, что аэрация является важным фактором, регулирующим липогенез у многих микроорганизмов. Однако интенсивность аэрации может быть повышена до определенного предела [4].

В настоящей работе приведены результаты изучения влияния на уровень накопления липидов и их жирно-кислотный состав длительности выращивания гриба рода *Entomophthora* и условий аэрации при использовании различных сред.

Посевным материалом в экспериментах служила суспензия спор и воздушного мицелия 4-суточной культуры, выращиваемой при 26° на глюкоза-пептонном агаре.

Для опыта использовали среду № 12 [2], модифицированную среду № 126 (в нее дополнительно были введены (в %): триптофан — 0,05; лизин — 0,05; цистин — 0,05; аланин — 0,05), а также среду № 1, которая содержала (в %): глюкозу — 5, бактопептон — 2, дрожжевой экстракт — 0,1,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  — 0,136.

Биомассу гриба определяли взве-



шиванием абсолютно сухого вещества. Липиды выделяли по методу Фольча [7]. Метиловые эфиры жир-

ных кислот получали кислотным метанолизом липидов и идентифицировали их описанным способом [3, 6].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первой серии опытов была использована среда № 1. Выращивание гриба проводили в разных условиях аэрации, что достигалось изменением числа оборотов качалки или объема питательной среды в колбах. Анализ проводили на 5-е сутки роста. Из данных табл. 1 видно, что с увеличе-

это относится к  $C_{16,0}$  (от 17,4 до 26,6%);  $C_{16,1}$  (13,1—20,9%);  $C_{18,0}$  (1,8—10,5%) и  $C_{18,1}$  (25,6—38,7%). Содержание арахи- доновой кислоты в разных вариантах опыта было в основном на уровне 6,0—7,6%.

Далее было изучено влияние со-

Таблица 1

Изменение показателей уровня содержания биомассы, липидов и pH при развитии гриба на среде № 1 с глюкозой в различных условиях аэрации (5 сутки роста)

Объем колбы, мл	Объем среды в колбе, мл	Число оборотов качалки, об/мин	Абс. сух. вес биомассы, г/100 мл	Липиды, %	pH
250	250	250	3,96	17,78	6,0
		110	2,34	15,73	6,3
		Стационарные условия	0,14	7,45	5,5
750	250	180	4,54	21,52	6,0
	150		2,10	40,82	6,3
	50		2,60	33,93	6,0

нием числа оборотов качалки (с 110 до 250 об/мин) биомасса возрастала с 2,34 до 3,96 г/100 мл. Самые низкие показатели получены при выращивании гриба в стационарных условиях (0,14 г/100 мл). При постоянной скорости качалки (180 об/мин) биомасса была максимальна (4,54 г/100 мл) в колбах, содержащих 250 мл среды и снижалась на 50—60% при уменьшении ее объема. В зависимости от испытанных условий содержание липидов изменялось в пределах от 7,45 до 40,82% (на вес сухой биомассы). При этом условия для максимального накопления липидов и биомассы не совпадали.

Анализ показал (табл. 2), что в испытанных условиях при различной аэрации среды качественный состав жирных кислот в основном оставался постоянным. Однако происходили заметные изменения количественного содержания некоторых соединений:

става среды на уровень биомассы, накопление липидов и их жирнокислотный состав при длительном культивировании гриба. Гриб выращивали в течение 7 суток при интенсивной аэрации (50 мл среды, 180 об/мин), после чего опыт продолжали в стационарных условиях (табл. 3, 4). Как видно из табл. 3, на всех вариантах среды после выдерживания в стационарных условиях уровень биомассы снижался, что свидетельствует о преобладании в культуре процессов автолиза. Содержание внутриклеточных липидов зависело от используемой среды. Так оказалось, что на синтетических средах 12 и 126 на 7-е сутки роста липиды составляли 57,9 и 85,4% соответственно; после длительного выдерживания в стационарных условиях эти показатели не изменялись. Иная картина наблюдалась на среде № 1, где содержание липидов в мицелии воз-

растало в 2 раза (с 25,2% до 57,9%).

Что касается состава жирных кислот липидов, то дополнительное и продолжительное выращивание культуры в стационарных условиях на среде № 12 не оказало существенно-

го влияния на соотношение этих соединений по сравнению с контролем (7 суток роста в колбах на качалке). Более заметные сдвиги обнаружены после выращивания гриба на среде № 126.

Таблица 2

Жирнокислотный состав липидов при выращивании гриба на среде № 1 (в разных условиях аэрации), 5 суток роста

Кислота в %	Условия выращивания					
	Качалка, об/мин		в стационарных условиях	Объем среды в мл		
	220	110		250	150	50
$C_8$ $C_{12}$	2,84	0,23	1,90	2,28	6,0	0,017
$C_{14} : 0$	5,66	7,67	5,30	4,94	6,92	12,26
$C_x$	2,21	0,89	1,82	6,67	0,34	0,94
$C_{16} : 0$	22,19	21,39	17,45	17,99	22,97	26,60
$C_{16} : 1$	20,16	20,17	18,57	17,99	20,99	13,19
$C_x$	2,79	1,36	—	1,82	1,37	0,90
$C_{18} : 0$	10,52	5,42	10,08	7,01	2,12	1,83
$C_{18} : 1$	25,87	38,70	35,08	30,76	25,66	34,11
$C_{18} : 2$	5,49	3,92	3,71	0,34	5,90	1,43
$C_{18} : 3$	1,64	0,33	следы	следы	0,68	—
$C_{20} : 4$	6,24	7,23	6,01	6,66	7,68	2,61
Сумма идентифицированных ненасыщенных жирных кислот в %	38,37	34,48	32,8	29,82	32,02	40,69
Сумма идентифицированных ненасыщенных жирных кислот в %	59,38	70,35	63,42	55,75	60,31	51,34
Коэффициент насыщенности	0,64	0,49	0,51	0,53	0,53	0,79

Таблица 3

Изменение количества биомассы, липидов и рН при длительном культивировании гриба в разных условиях аэрации на синтетических средах № 12, 126 и 1

Показатели	С р е д а					
	№ 12		№ 126		№ 1	
	Глубинное культивирование (7 суток, качалка, 180 об/мин)					
	Контроль	дополнительно 11 суток в стационарных условиях	Контроль	дополнительно 11 суток в стационарных условиях	Контроль	дополнительно 11 суток в стационарных условиях
Биомасса (абсолютно сухая, г/100 мл)	0,95	0,35	1,52	0,40	2,7	1,0
Липиды в %	57,90	55,58	85,40	85,87	25,26	57,95
рН	5,0	5,0	4,5	5,0	6,9	5,0



Жирнокислотный состав липидов при выращивании гриба на средах № 12, 126

Кислота в %	Среда					
	№ 12		№ 126		№ 1	
	Глубинное культивирование (7 суток, 180 об/мин)					
	Контроль	дополнительно 11 суток в стационарных условиях	Контроль	дополнительно 11 суток в стационарных условиях	Контроль	дополнительно 12 суток в стационарных условиях
$C_{14}-C_{12}$	3,80	0,18	5,75	0,97	0,84	0,72
$C_{14}:0$	5,65	7,41	1,06	7,79	6,05	8,01
$C_{16}$	нет	1,49	нет	1,80	0,83	0,50
$C_{16}:0$	21,42	21,51	22,13	18,65	27,65	17,21
$C_{18}:1$	12,11	13,87	18,63	15,54	20,02	23,90
$C_{18}$	нет	0,27	нет	8,90	нет	9,84
$C_{18}:0$	2,12	3,28	7,11	8,67	8,97	2,22
$C_{18}:1$	40,81	40,04	31,49	28,21	23,28	40,60
$C_{18}:2$	2,73	0,82	2,96	4,54	4,37	5,48
$C_{18}:3$	2,33	0,62	1,33	нет	нет	нет
$C_{20}:4$	10,33	7,97	8,82	5,29	7,79	следы
$C_x$	—	—	—	2,41	—	—
Сумма идентифицированных жирных кислот %	29,15	32,20	30,30	35,11	42,40	27,44
Сумма идентифицированных ненасыщенных жирных кислот %	68,31	63,32	63,17	53,54	55,47	69,98
Коэффициент насыщенности	0,42	0,50	0,47	0,65	0,76	0,39

В подобных опытах, но при использовании среды № 1, в составе липидов происходили более существенные изменения. Содержание ненасыщенных жирных кислот возрастало с 55,4 до 69,9%, в основном за счет снижения количества пальмитиновой кислоты (с 27,6 до 17%), повышения пальмитолеиновой и олеиновой кислот (с 23,2 до 40,6%). Арахидоновая кислота обнаруживалась только в виде следов.

При культивировании гриба на среде № 1 без углеводов в течение 7 суток биомасса составляла 0,57%; при дополнительном выдерживании в стационарных условиях она снижалась в 2,5 раза, но содержание липидов возрастало в 30,8 раз. В этих условиях резко изменялось соотношение жирных кислот за счет снижения содержания  $C_{16:0}$  и  $C_{16:1}$  (в 4,4–3,7 раза соответственно) и возрастания уровня накопления высокомолекулярных жирных кислот с 18 до 20 атомов углерода. Сумма ненасыщен-

ных жирных кислот повышалась с 60 до 80%.

Известно, что для некоторых дрожжевых организмов пониженная аэрация среды способствует накоплению липидов в клетке. Были поставлены также и модельные опыты. На предметное стекло наносили каплю культуральной жидкости с небольшим количеством мицелия гриба, выращенного на среде № 1. Препарат окрашивали флуорохроминальным синим или фосфином Зр, которые избирательно связываются с липидами [5]. Пробу закрывали покровным стеклом и заливали по краям парафином. После определенного срока выдерживания пробу микроскопировали. На рисунках представлен вид мицелия гриба, содержащего липиды до (контроль рис. 1а, 2а) и после дополнительного выдерживания (рис. 1б, 2б). Просмотр окрашенных и неокрашенных препаратов, с использованием люминесцентной и фазово-контрастной микроскопии, показал



интенсивное возрастание внутриклеточных липидов после дополнительного выдерживания культуры при пониженной аэрации. Таким образом,

установлена зависимость интенсивности синтеза, сохранения уровня содержания накопленных липидов и изменения соотношения жирных кислот

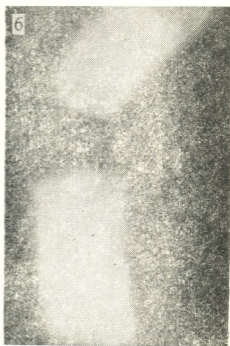


Рис. 1. Внутриклеточные липиды гриба, выращенного на среде № 1, после окраски флюорохромом: а — 2-суточная культура, б — после дополнительного выдерживания в течение 7 суток. X 2000



Рис. 2. Внутриклеточные липиды гриба, выращенного на среде № 1, без окраски: а — 2-суточная культура, б — после дополнительного выдерживания в течение 7 суток. X 2000



в общей фракции этих соединений при различных условиях культивирования. Показано накопление внутриклеточных липидов на среде № 1 в период интенсивного старения культуры. Возможно, возрастание уровня содержания липидов связано с более высокой обеспеченностью внутри-

клеточными запасными энергетическими метаболитами, участвующими в синтезе липидов. Длительное культивирование гриба на среде № 1 с глюкозой и без глюкозы способствует элонгации и десатурации жирных кислот.

**ЛИТЕРАТУРА**

1. Батраков С. Г., Ушакова Н. А., Гусев М. В. Изв. АН СССР, сер. биол., 1, 72—79, 1979.
2. Бехтерева М. Н., Дедюхина З. Г. Прикл. биол. и микробиол., 3, 4, 451—457, 1979.
3. Бехтерева М. Н., Попова Н. И., Галанина Л. А., Байкова Л. А. Микробиол., 48, 6, 1118—1129, 1979.
4. Залишко М. В., Солохина Г. А. Биосинтез и метаболизм липидов у микроорганизмов (Тез. докл. и станд. сообщ. II Всес. конф.), М., 1979, 8—11.
5. Folch J. M., Lees M., Sloane-Stanley C. H. J. of Biol. Chem., 226, 487—509, 1957
6. Dufek E. S., Butterfield R. O., Frankel E. N. J. Amer. Oil Chem. Soc., 42, 302—306, 1979.

**კულტივირების პირობების გავლენა გვარ *ENTOMOPHTHORA*-ს სოკოს ლიპოგენეზზე**

ა. სამადაშვილი, მ. ბეხტერევა

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი  
სსრკ მეცნიერებათა აკადემიის მიკრობიოლოგიის ინსტიტუტი, მოსკოვი

**რ ე ზ ი მ ე**

შესწავლილ იქნა მიკროსკოპული სოკოს (გვარი *Entomophthora*) ხანგრძლივი მზარდი აერაციისა და საკვები არის შემადგენლობის გავლენა შიდაუჯრედული ლიპიდებისა და მათი ცხიმოვანი მჟავების შემადგენლობაზე. სხვადასხვა ინტენსიობის აერაციის

დროს ბიომასისა და ლიპიდების შემცველობა ცვალებადი აღმოჩნდა. სოკოს ხანგრძლივი კულტივირებისას შეინიშნება ბიომასის რაოდენობის შემცირება. საკვლევი კულტურის № 1 საკვებ არეზე ზრდისას აღინიშნება ცხიმოვანი მჟავების რაოდენობრივი ცვლილება.

**INFLUENCE OF CULTIVATION CONDITION ON LIPOGENEOUS FUNGUS BY *ENTOMOPHTHORA* GENERIS**

M. N. SAMADASHVILI, M. N. BEKHTEREVA

N. Ketskhoveli Botanical Institute, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR  
Institute of Microbiology, the USSR Academy of Sciences, Moscow

**S u m m a r y**

Influence of cultivation duration of aeration condition and nutrient media on the intracell lipid accumulation level and their fatty acid composition in microscopic fungus crops by entomophthoraceae family was studied. It

has been shown that at different aeration intensity, the content of biomass and lipids is changed. The quantitative changes were found in fatty acids synthesized in medium No 1.

УДК 576.356.5

ГЕНЕТИКА

## МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ *SETARIA* (P. B.)

А. Д. Горгидзе, И. И. Маисая

Грузинский сельскохозяйственный институт, Тбилиси

Институт ботаники им. Н. Н. Кецохели АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 12.07.1983

Впервые изучено гибридогенное взаимоотношение видов рода *Setaria* (*S. italica* P. B., *S. viridis* P. B., *S. ketzchovelii* Men. et Eg.).

Установлены скрещиваемость и всхожесть полученных от скрещивания гибридных семян, особенности развития и плодовитость гибридных растений, процессы формирования

На основании полученных результатов высказывается мнение о происхождении грузинского культурного гоми (*S. italica*) от дикорастущих видов (*S. ketzchovelii* и *S. viridis*). Большое многообразие форм культурного гоми объясняется гибридогенными и мутагенными изменениями и постоянно действующим естественным и искусственным отбором.

Полезные растения дикорастущей флоры издревле служили человеку основным источником добывания растительной пищи. Впоследствии они же послужили исходным фондом создания культурной флоры.

Как установлено исследованиями советских ученых, Грузия является одной из активных областей, где в процессе многовековой народной селекции окультурено много полезных растений.

Одним из древнейших растений культурной флоры Грузии является Гоми — *Setaria italica* ssp. *maxima* Alf. Гоми в грузинских археологических памятниках датируется периодом энеолита. В современной агрикультуре Грузии сохранены такие формы, которые хорошо роднятся с дикими формами.

Сопоставленное морфо-биологическое и ботанико-систематическое изучение грузинских и других географических областей (Китай, Манджурия, Корея, Средняя Азия и др.) форм гоми обнаружило в них ряд особенностей. В частности, для грузинских форм гоми характерными оказались

гигантизм вегетативных частей растений, обильное кущение, частая облиственность, широкие листья, длинные, крупные метелки с большим количеством боковых метелок, мелкий размер зерновок, высокая урожайность и длинный вегетационный период. Отмеченное, а также этнографическое, историческое и археологическое изучение гоми Грузии позволило допустить, что закавказская группа представляет особую ботанико-географическую расу гоми [2, 3]. Если к этому добавить нахождение в Грузии диких форм гоми — *S. ketzchovelii* Men. et Eg. [4, 5], то следует допустить, что культура гоми полилопного происхождения.

Диким предшественником гоми называют щетинник, в особенности щетинник зеленый (*Setaria viridis* P. B.). Щетинник и гоми образуют одинаковые гомологические ряды наследственной изменчивости, поэтому не исключается возможность происхождения культурного гоми от различных разновидностей щетинника [1, 6]. Предполагаемым путем считается внесение щетинника в культуру и про-

хождение им длительного процесса естественного и искусственного отбора.

После того как в 1947 году В. Л. Менабде и А. А. Ерицян было описано дикое гоми — *S. ketzchovelii*, появилось предположение относительно

происхождения грузинского культурного гоми от дикого [4].

Вышеприведенные предположения потребовали экспериментального изучения формо- и видообразовательных процессов в межвидовых скрещиваниях данного рода.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С целью филогенетического исследования грузинского культурного гоми изучалось гибридогенное взаимоотношение грузинского культурного гоми — *S. italica* P. B. (*v. aurea* Men. et Er.; *v. iberica* Dek. et Kasp.; *v. colchica* Dek. et Kasp.; *v. leucosperma* Men. et Er.; *v. luteosperma* Men. et Er.; *v. Salchino* Mais; *v. inermis* Men. et Er.; *v. acuminata* Dek. et Kasp.; *v. longiseta* Döll) (рис. 1<sub>1-9</sub>) с его дикими предшественниками: *S. viridis* P. B. (рис. 1<sub>10</sub>) и *S. ketzchovelii* Men. et Er. (рис. 1<sub>11</sub>).

ваемость, способность прорастания полученных гибридных семян, особенности развития и фертильность растений первого гибридного поколения и формообразовательный процесс последующих гибридных поколений (F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub>). Гибридизация проводилась методом искусственного опыления. Кастрация цветка и опыление осуществлялись одновременно: у только что распутившегося цветка (5—6 часов утра) осторожно удалялись нераскрывшиеся пыльники, а на рыльце наносилась заранее собранная зре-

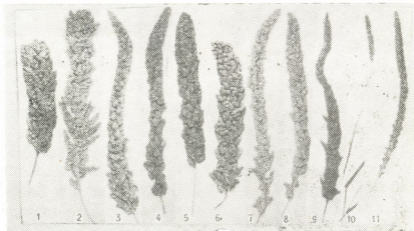


Рис. 1. Исходный материал: *S. italica* P. B. 1 — *v. aurea* Men. et Er.; 2 — *v. iberica* Dek. et Kasp.; 3 — *v. colchica* Dek. et Kasp.; 4 — *v. leucosperma* Men. et Er.; 5 — *v. luteosperma* Men. et Er.; 6 — *v. Salchino* Mais.; 7 — *v. inermis* Men. et Er.; 8 — *v. acuminata* Dek. et Kasp.; 9 — *v. longiseta* Döll; 10 — *v. viridis* P. B.; 11 — *S. ketzchovelii* Men. et Er.

Кроме того, изучалось гибридогенное взаимоотношение щетинника зеленого (*S. viridis*) и дикого гоми (*S. ketzchovelii*). Были установлены: скрещи-

мая пыльца цветка растения, подлежащего скрещиванию. Опыленные цветки изолировались до созревания семян.



Скрещиваемость между грузинским культурным гоми и щетинником составляет 55—80%, а между грузинским культурным гоми и диким гоми — 60—90%. Прорастание гибридных семян в обоих случаях высокое (90—100%). Приведенные цифровые данные указывают на родственную связь грузинского гоми с местными дикими видами этого рода.

Развитие растений первого гибридного поколения, полученного в результате скрещивания грузинского культурного гоми с диким гоми и со щетинником, несмотря на то, что в скрещиваемой паре культурное гоми было в материнской роли, протекает по типу развития диких растений: обильное кушение, мощный дерен, крупный куст с растянутой вегетацией, с узкими, заостренными листьями, из которых нижние с антоциановой окраской и т. д. Вообще  $F_1$  характеризуется гетерозисным развитием. У гибридных растений первого поколения метелка по своей архитектонике промежуточная, длиной 4—15 см, со средней или длинной щетинкой. В период цветения щетинка зеленого цвета, при созревании сиреневатая. Цветочная пленка трудно отделяма от зерна, имеет красноватую окраску. Зерно мелкое, желтоватое, при созревании осыпается (признак дикаря). После созревания метелок первого ряда вновь продолжается вегетация растений и дает метелки второго и третьего рядов, которые больше походят на метелки дикого родителя.

Что же касается генетического взаимоотношения диких видов (*S. viridis* × *S. ketzchovelii*), успешность названного скрещивания составляет 60%, а прорастание гибридных семян — 100%. В развитии растений первого гибридного поколения не имело места никаких отклонений от нормы. Растения  $F_1$  — гетерозисные, по морфологическим признакам склоняются к щетиннику (несмотря на то, что и в этом случае щетинник в отцовской роли). Тип метелки гибридов — промежуточный и характеризуется всеми признаками дикости (пленка с трудом отделяется от зерна, при созревании зерно осыпается).

Растения второго гибридного поколения от скрещивания различных разновидностей грузинского культурного гоми с дикорастущим видом *S. ketzchovelii*, так же как и дикорастущий родитель, характеризуются средним кушением, узкими, игольчато заостренными листьями с резко выявленными антоцианом. Что же касается метелки, то по ее форме и структуре гибриды разделяются на две основные группы. Из них в одной группе гибридов метелка заужена к кончику, по типу метелки дикорастущего родителя (*S. ketzchovelii*), в другой же — гибридные растения более или менее приближаются по типу метелки к культурному гоми — *S. italica*.

Длина метелки в обеих группах гибридов колеблется приблизительно в пределах 10—36 см. Фертильность гибридов не отстает от фертильности растений родительской пары. Зерна иногда характеризуются меньшей осыпаемостью по сравнению с дикорастущим родителем (промежуточный признак), однако в большинстве случаев они сильно осыпающиеся (признак дикорастущего родителя). Метелка щетинниковая, по длине и окраске которой одни гибриды приближаются к культурному, а другие — дикорастущему гоми. Что касается окраски зерна, то и в этом случае проявляются признаки обоих родителей: зерно некоторых гибридов желтой, желтоватой, беловатой или белой окраски, а у других черновато-серое (признак дикорастущего гоми).

В третьем поколении гибридов данного скрещивания формообразовательный процесс вмещается в рамки признаков, участвующих в скрещивании видов, с преимущественным выявлением признаков дикорастущего родителя (характер кушения, антоциановая окраска листа, пленчатое зерно, осыпаемость, цвет зерна и др.).

Это обстоятельство следует объяснять консервативностью и древностью признаков дикорастущего растения. По типу же метелки получены сходные как с материнскими (рис. 2<sub>1,2,3</sub>) и отцовскими растениями (рис. 2<sub>8,9,10</sub>), так и промежуточные между ними (рис. 2<sub>4,5,6,7</sub>) биотипы.

Иная картина наблюдается при скрещивании разновидностей культурного гоми и щетинника зеленого. В этом случае растения  $F_2$  по габитусу сильно походят на щетинник, однако

увянув метелки в большинстве случаев щетинки зеленеют, зерно мелкое, пленчатое, осыпашееся, бледно-желтое или белесое. У других же гибридных растений данного поколения



Рис. 2. Гибриды: *S. italica* v. *aurca* Men. et Er. f. *cylindrica* × *S. ketzchovellii* Men. et Er.

характеризуются гетерозисной природой признаков. Резко выражено расщепление лишь по типу метелки. У одних растений ( $F_2$ ) характерна ме-

установлен промежуточный характер наследования признаков (промежуточны длина метелок и их щетинка, цвет, величина и окраска зерна, ком-

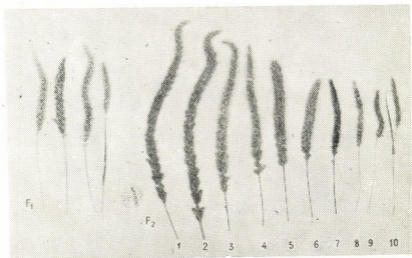


Рис. 3. Гибриды: *S. italica* v. *iberica* Dek. et Kasp. f. *cylindrica* × *S. viridis* P. B.

телка типа щетинника (узкая, длиной в 10—16 см), сужающаяся к кончику, с щетинками средней длиной в 10 мм, темно-фиолетового цвета; по

пактность метелки, частота лопастей, их расположение по всей длине метелки). Выявились и такие гибридные растения, которые характеризуются

преимущественным проявлением признаков культурного гоми.

В группе скрещиваний представителей культурного гоми со щетинником зеленым особое внимание привлék формообразовательный процесс второго гибридного поколения скрещивания *S. italica* v. *iberica* с щетинником зе-

от скрещивания культурного гоми и щетинника.

В третьем поколении культурного гоми и щетинника наследственная изменчивость характеризуется широким диапазоном. И в этом случае было очевидным преимущественное выявление признаков ди-



Рис. 4. Гибриды: *S. italica* v. *longisetata* Döll f. *acuminata* × *S. viridis* P. В.

тельным, поскольку в этом случае имеет место образование растений типа дикорастущего гоми — *S. ketzchovellii* (рис. 3<sub>1,2,3,4</sub>). Интерес к этому явле-

нию вызван тем обстоятельством, что некоторые авторы [7] допускают возможность происхождения дикого гоми

корастущего родителя. Однако в то же время имело место образование и таких биотипов, некоторые из которых отличаются в комплексе морфологиче-

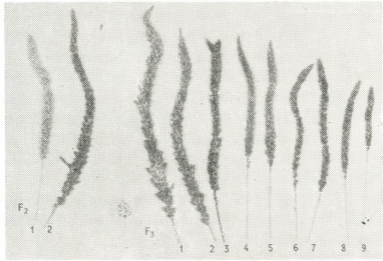


Рис. 5. Гибриды: *S. ketzchovellii* Men. et Er. × *S. viridis* P. В.

нию вызван тем обстоятельством, что некоторые авторы [7] допускают возможность происхождения дикого гоми

ских признаков от участвующих в скрещивании пар (рис. 4).



2000000000  
193-111010311

Интересно отметить то обстоятельство, что в гибридных поколениях скрещивания культурных гоми со щетинником с большей четкостью прослеживается преимущественное проявление признаков дикорастущего родителя, нежели в ранее рассмотренных скрещиваниях (культурное гоми × дикорастущее гоми).

Это обстоятельство является показателем большей консервативности и древности щетинника.

Что же касается формообразования в поколениях гибридов, полученных путем скрещивания двух дикорастущих видов рода *Setaria* (*S. ketzchovellii* и *S. viridis*), в этом случае растения  $F_2$  сильным кущением, формой куста, листьями и общим габитусом напоминают щетинник, несмотря на то, что в скрещивании он участвовал в отцовской роли. У большинства гибридов

ку, нижняя лопасть метелки удлинена. В этом скрещивании зерно, разумеется, сильно осыпается и мелкое, однако черноватой окраски.

В поколении  $F_3$  формообразование в основном характеризуется выявлением, в большей или меньшей степени, признаков родительских видов, т. е. получаются схожие как с материнскими (рис. 5 $F_{3,1,2}$ ), так и с отцовскими (рис. 5 $F_{3,6-9}$ ) растениями биотипы и промежуточные между ними (рис. 5 $F_{3,3-5}$ ) с преимущественным выявлением признаков одного или другого родителя.

Заслуживает интерес то обстоятельство, что гибридные биотипы ( $F_2$ ,  $F_3$ ) склонны к развитию новой поросли после удаления метелок первого ряда и дают метелки второго и третьего рядов (рис. 6 $_1$  — метелки после обрезания; 6 $_2$  — до обрезания). Это также является признаком древнейшего вида рода *Setaria* — щетинника.

Как видим, также как и в рассмотренном выше скрещивании, в данном случае отмечается преимущественное выявление признаков щетинника.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Генетический анализ гибридов первого поколения от скрещивания грузинского культурного гоми с дикими представителями этого рода показывает, что в  $F_1$  преобладают признаки диких видов. К доминантным признакам относятся: растянута вегетация, обильное кущение, мелколистность, антоциановая окраска, мелкозернистость, пленчатость зерна, осыпаемость.

Отмеченное свидетельствует о консервативности диких признаков, о древности грузинского культурного гоми и его близости с исходными видами.

Следовательно, между тремя видами рода *Setaria* (*S. italica*, *S. ketzchovellii*, *S. viridis*) не только скрещиваемость, прорастание полученных гибридных семян, нормальное развитие гибридов первого поколения и фертильность последних, но и характер роста и развития гибридных растений последующих поколений ( $F_2$ ,  $F_3$ ), их фертильность и формообразовательный процесс протекает так, как это свойственно филогенетически близким видам.



Рис. 6. Гибриды: *S. italica* v. *leucosperma* Men. et Er. × *S. viridis* P. V.

метелка типа щетинника (рис. 5 $F_{2,1}$ ), длиной до 17 см, опушена густой и длинной щетинкой, зерно мелкое, желтое, сильно осыпается, у других же (рис. 5 $F_{2,2}$ ) схожа с дикорастущим гоми: длиной 31 см, зеленой окраски, опушена щетинкой средней длины, значительно сужена к кончи-

Приведенные данные гибридогенного исследования дают основание считать, что грузинское культурное гоми проявляет родство как со щетинником, так и с грузинским диким гоми. Это подтверждается хорошей скрещиваемостью названных видов, нормальным развитием гибридных семян, их высокой энергией прорастания, нормальным развитием растений, высокой фертильностью гибридов первого поколения и характером формообразования второго и третьего поколений. Имеющиеся между ними различия являются результатом длительного эволюционного процесса, элементарную

структуру которого создавали различные географические и экологические популяции космополитного дикого щетинника. Материал для эволюции накапливали происходящие в популяциях гибридогенные и мутагенные изменения, что вызывало увеличение генофонда вида. В природных условиях эволюцию направлял естественный, а в культуре — искусственный отбор.

Наши экспериментальные исследования дают основание допустить, что грузинское культурное гоми (*S. italica*) — результат многовековой народной селекции.

## ლიტერატურა

1. Комаров В. Л. Происхождение культурных растений, Сельхозгиз, М.—Л., 1938.
2. Маисая И. И. Сообщения АН ГССР, 85, I, 162—164, 1979.
3. Маисая И. И. Вестник Грузинского ботанического общества, VII, «Мещиереба», 1978, 230—241.
4. Менабде В. Л., Ерицян А. А. Тр.

Тбил. бот. ин-та АН ГССР, XI, 1947, 201—204.

5. Менабде В. Л., Ерицян А. А. Тр. Тбил. бот. ин-та АН ГССР, XII, 1948, 160—173.
6. Вареница Е. Т. Чумиза, Сельхозгиз, М., 1958.
7. Цвелев Н. Н. Злаки СССР, «Наука», Л., 1976.

## გვარ *SETARIA* (P. B.)-ში სახეობათა შორისი ჰიბრიდიზაცია

ა. ზორბიძე, ი. მაისაია

საქართველოს სსრ სასოფლო-სამეურნეო ინსტიტუტი, თბილისი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

### რეზიუმე

გვარ *Setaria*-ში პირველად იქნა შესწავლილი სახეობათა შორის (*S. italica* P. B., *S. viridis* P. B., *S. ketzchovelii*) ჰიდრობიოგენური ურთიერთობა.

დადგენილია შეჯვარებისა და მიღებულ ჰიბრიდულ თესლთა აღმოცენების უნარი, ჰიბრიდულ მცენარეთა განვითარებისა და ფერტილობის თავისებურება, ფორმათა წარმოქმნის პროცესის ზასიათი.

მიღებული შედეგების საფუძველზე გა-

მოქმედულია მოსაზრება, რომ ქართული კულტურული ღომი (*S. italica*) ველური სახეობებისაგან (*S. ketzchovelii* და *S. viridis*) არის წარმოშობილი. ღომის ფორმათა დიდი მრავალფეროვნება უნდა აიხსნას ჰიბრიდოგენური და მუტაგენური პროცესებითა და მუდმივად მოქმედი ბუნებრივი და ხელოვნური გადარჩევით.

# HYBRIDIZATION AMONG SPECIES IN THE GENUS *SETARIA* (P. B.)



A. D. GORGIDZE, I. I. MAISAIA

Institute of Agriculture of the Georgian SSR  
Institute of Botany, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

## Summary

The hybridogene interrelation of the genus *Setaria* species *S. italica* P. B., *S. viridis* P. B., *S. ketzchovellii* Men. et Er. was studied for the first time. The interbreeding and sprouting of the obtained seeds, the peculiarities of the development, the fertility of the hybrid plants, the processes of form-making were established. On

the basis of the obtained data, an opinion is expressed about the origin of the Georgian cultural millet from the wild-growing species. The great diversity of cultural millet forms is explained by the hybridogene and mutogene changes and by the constantly acting natural and artificial selection.

УДК 575.46

ГЕНЕТИКА

## ГИНАНДРОМОРФНЫЙ АНАЛИЗ ДВУХ ГОМЕОЗИСНЫХ МУТАНТОВ У *DROSOPHILA MELANOGASTER*

М. Г. Тугуши, В. А. Мглинец

Институт медицинской генетики АМН СССР, Москва

Поступила в редакцию 12.01.1984

Гинандроморфный анализ мутаций у *Drosophila melanogaster* показал, что они вызывают сходный тип гомеозисной трансформации, различающейся, однако, по своему действию на стадии бластодермы, ибо мутация  $ss^{sk}$  оказывает, а мутация  $Ns$  не оказывает влияния на закладку числа инициальных клеток в гомеозисном антенном зачатке.

Гинандроморфы — это мозаичные по полу особи XX/XO, возникающие в результате потери одной из X-хромосом у XX-зигот в первых делениях дробления.

Процесс гинандроморфного мозаицизма впервые открыт и детально исследован у *Drosophila melanogaster* [1—5]. Так как потеря одной из X-хромосом происходит преимущественно в первых двух делениях дробления, гинандроморфные мозаики возникают в основном половинные, т. е. половина тела самца (XO), половина — самки (XX). При этом граница XX/XO, отделяющая ткани самки от ткани самца, каждый раз проходит по-разному, т. е. ход ее случаен. Следовательно, чем дальше удалены друг от друга на бластодерме зачатки каких-либо органов, тем больше вероятность прохождения между ними границы XX/XO. Значит, анализируя ход границы XX/XO у достаточно большой выборки гинандроморфов, можно оценить относительные расстояния между различными зачатками имагинальных органов на бластодерме. С использовани-

ем данного приема были сконструированы бластодермальные карты расположения зачатков имагинальных и личиночных органов у дрозофилы.

Целью настоящей работы было получение и сравнительное исследование гинандроморфов, несущих одну из гомеозисных мутаций  $ss^{sk}$  или  $Ns$ . Гомеозисные мутации — это особый класс мутаций, обуславливающих трансформацию части органа в соответствующую часть другого органа или в другой орган. Считается [6], что эти гомеозисные локусы ответственны за процессы детерминации, т. е. за предопределение судьбы или направление развития зачатка, которое происходит как раз на стадии развития бластодермы. Поэтому и была предпринята попытка выяснить вопрос, оказывают ли влияние исследуемые гомеозисные мутации на процесс закладки имагинальных зачатков в целом эмбрионе и на процесс формирования того зачатка, в котором осуществляется их специфическое действие, в данном случае зачатка антенны.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Рецессивная гомеозисная мутация *spineless-aristapeda* ( $ss^1$  3—58.5) обуславливает гомеозисное превращение части антенны (аристы) в

часть мезоторакальной конечности (тарзуса). Мутация эта холодочувствительна.



Доминантная гомеозисная мутация *Nasobemia* (Ns; 3—48.0) обуславливает гомеозисное превращение члеников всей антенны в гомологичные членики целой мезоторакальной ноги. Экспрессивность мутации варьирует; при высокой температуре она выше.

Гинандроморфов получали с помощью потерь нестабильных кольцевых X-хромосом, R (1)2 w<sup>vc</sup> или за счет потерь одной из обычных X-хромосом матери, обусловленных мутацией *claret-nondisjunctional* (ca<sup>nd</sup>; 3—100.7). В обоих случаях потери X-хромосом происходили с частотой, не превышающей 6% от числа XX-зигот. При потере у XX-зигот одной из X-хромо-

сом, другая X-хромосома (отцовская), остающаяся в гемизиготном состоянии (ХО), всегда несла специфические генетические маркеры, мутации Hw, y, m, g, f, позволяющие довольно точно представлять ход разграничительной линии XX/ХО на теле каждой мушки.

Для построения бластодермальных карт определяли относительные расстояния между зачатками 24 имагинальных органов в *sturt*-единицах по стандартной формуле [5], учитывающей все возможные варианты для каждой из исследуемой пары зачатков органов. Были определены также частоты мозаицизма и ХО-ткани для большинства зачатков.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице представлены генотипы контрольных и мутантных гинандроморфов и численности соответствующих выборок. Для построения общих бластодермальных карт зачатков имагинальных органов в каждой из указанных 8 выборок гинандроморфов определяли *sturt*-расстояния для 52 пар зачатков.

ны достоверные различия *sturt*-расстояний. Проанализировав эти данные, можно отметить следующее: а) достоверные различия *sturt*-расстояний во всех 4 случаях составляют небольшую долю (особенно при сравнении линий мух ca<sup>nd</sup> II и IV); б) изменения у гомеозисных мутантов в этих случаях разнонаправлены;

Таблица 1

Генотипы контрольных и мутантных гинандроморфов

Температура, °C	№	Генотип XX зигот (числитель) и величина выборок гинандроморфов (знаменатель)	
		контроль	опыт
17	I	$\frac{X^c/Hw \ y \ m \ g \ f; +/+}{243}$	$\frac{X^c/Hw \ y \ m \ g; ss^{ak}/ss^{ak}}{226}$
	II	$\frac{X^o/Hw \ y \ m \ g \ f; ca^{nd}/ca^{nd}}{166}$	$\frac{X/Hw \ y \ m \ g \ f; ss^{ak}/ss^{ak}}{199}$
25	III	$\frac{X^c/Hw \ y \ m \ g \ f; +/+}{202}$	$\frac{X^c/Hw \ y \ m \ g \ f; Ns / +}{506}$
	IV	$\frac{X/Hw \ y \ m \ g \ f; ca^{nd}/ca^{nd}}{166}$	$\frac{X/Hw \ y \ m \ g \ f; Ns \ ca^{nd}/Nscand}{166}$

При сравнении контрольных и опытных выборок гинандроморфов типа I (в 10 из 52 случаев), типа II (в 4 из 52), типа III (в 7 из 52) и типа IV (в 8 из 52) были обнаруже-

ны совпадения достоверных отличий, выявляемые с помощью X<sup>c</sup> и ca<sup>nd</sup>, y ss<sup>ak</sup> и Ns незначительны. Все это скорее всего указывает на то, что обнаруживаемые различия *sturt*-рас-

стояний для некоторых пар зачатков имагинальных органов скорее всего случайны, и, по-видимому, не обусловлены специфическим действием гомеозисных мутаций  $ss^{sk}$  и  $Ns$ .

Для частот ХО-состояний blastodermальных зачатков достоверные различия обнаружены при сравнении выборок I, II, III и IV типов, состоящих из 24 зачатков. При этом в выборках гинандроморфов  $ss^{sk}$  и  $Ns$ , полученных с помощью мутации  $ca^{nd}$ , наблюдается незначительное, по сравнению с контролем, равномерное увеличение частот ХО-генотипа в зачатках, тогда как у тех же мутантов в выборках гинандроморфов, полученных за счет потери  $X^c$ -хромосомы, наблюдается некая тенденция увеличения доли ХО-зачатков у мутантных эмбрионов в направлении переднего и заднего концов эмбриона. Следовательно, обе гомеозисные мутации оказывают некое сходное действие, приводящее к неравномерному увеличению доли ХО-зачатков. Скорее всего это можно объяснить их влиянием на процесс потери  $X^c$ -хромосом, возможно, за счет появления добавочных циклов потерь  $X^c$ -хромосом. По-видимому, процесс потерь  $X^c$ -хромосом более чувствителен к разного рода воздействиям, чем процесс потерь  $X$ -хромосом, обусловленный мутацией  $ca^{nd}$ .

При сравнении частот мозаицизма I и II типов обнаружено по 4 достоверных различия, частот III типа — 5, и частот IV типа — 2 из 24 зачатков. Все это свидетельствует о том, что и по данному параметру выборки гинандроморфов мутантов  $ss^{sk}$  и  $Ns$  практически не отличаются от контрольных. Однако среди тех немногих достоверных различий в частоте мозаицизма у мутантов  $ss^{sk}$  мы встречаем зачаток антенны, гомеозисно трансформированный в тарзус (I и II тип

сравнения). Частота мозаицизма у мутантов  $ss^{sk}$  заметно выше: I — 12,7%, II — 17,7%, III — 8,9 и 20,1% соответственно. Чем больше размер презумптивного зачатка, тем больше вероятность прохождения по нему границы XX/XO у гинандроморфов, а, следовательно, тем выше частота мозаицизма. Размер же зачатка определяется числом инициальных клеток на стадии blastodermы. В норме число инициальных клеток для антенного диска меньше, чем для ножного. Увеличение частоты мозаицизма в гомеозисно трансформируемом в презумптивный тарзус зачатка антенны может свидетельствовать о увеличении в нем числа инициальных клеток под действием мутации  $ss^{sk}$ , т. е. в пользу раннего действия этой мутации уже на стадии blastodermы.

Сходные различия мы ожидали обнаружить и в случае мутации, трансформирующей антенну в элементы целой гомеозисной конечности. Однако для мутации  $Ns$  подобные достоверные различия выявить не удалось. Это указывает на то, что мутация  $Ns$  на стадии blastodermы или еще не действует или действует, но не меняет числа инициальных клеток в трансформируемом зачатке антенны. Сходные результаты были получены для гомеозисных мутаций  $bx$  и  $rbx$  [7], трансформирующих гальтеры и крылья.

Таким образом, при гинандроморфном анализе гомеозисных мутаций удалось показать, что они и вызывают сходный тип гомеозисной трансформации. По своему действию на стадии blastodermы они отличаются, так как мутация  $ss^{sk}$  оказывает, а мутация  $Ns$  не оказывает влияния на закладку числа инициальных клеток в гомеозисном антенном зачатке. Величину и расположение других имагинальных зачатков эти мутации по сравнению с контролем не меняют.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Hall J. C., Gelbart W. M. In: The Genetics and Biology of Drosophila, Acad. Press, London, New York, San Francisco, 1976, 265—315.
2. Janning W. In: Genetic Mosaics and Cell Differentiation. Springer-Verlag, Berlin; Heidelberg, New York, 1978, 1—28.
3. Sturtevant A. H. Wiss. Zool., 135, 323—356. 1929.
4. Garcia-Bellido A., Merziam J. R. J. Exp. Zool., 170, 61—75, 1968.



5. Hotta J., Benzer S. Nature, **240**, 5383, 527-535, 1972.  
 6. Ouweneel W. J. Adv. Genet., **18** 170-248, 1976.

7. Lawrence P. A., Morata G. W. Roux's Arch. Develop. Biol., **187** 379, 1979.

*DROSOPHILA MELANOGASTER*-ის ორი ჰომეოზოიური მუტანტის ჰინანდრომორფული ანალიზი

ა. ტულუში, ვ. მგლინეტი

სსრ კავშირის მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის სამედიცინო გენეტიკის ინსტიტუტი

რ ე ზ ი უ მ ე

*Drosophila melanogaster*-ის ჰინანდრომორფული მუტაციების ანალიზმა გამოავლინა, რომ ისინი იწვევენ მსგავს ჰომეოზოიურ ტრანსფორმაციებს, რომლებიც მხოლოდ ბლასტოდერმის სტადიაში ავლენენ განსხვავებას, კერძოდ, ირკვევა, რომ

ss<sup>sk</sup>-ის მუტაცია ახდენს, ხოლო Ns-ის მუტაცია არ ახდენს გავლენას ჰომეოზოიური ანტენური ჩანასახის ინიციალური უჯრედების რაოდენობრივ ჩამოყალიბებაზე.

GYNANDROMORPHIC ANALYSIS OF TWO HOMEOTIC MUTANTS IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

M. G. TUGUSHI, V. A. MGLINETS

Institute of Medical Genetics, Academy of Medical Sciences, Moscow

S u m m a r y

By the method of gynandromorphic analysis of mutations in *Drosophila melanogaster* it was shown that they cause a similar type of homeotic transformation, but they actually differ in

their effect on the blastodermal stage, as mutation ss<sup>sk</sup> does affect and mutation Ns does not affect the number of initial cell laying in the homeotic antenna embryo.

УДК 612.014

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

## НЕКОТОРЫЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МЕМБРАНЫ ЗАРОДЫША ЛЯГУШКИ ДО ПЕРВОГО ДЕЛЕНИЯ

Л. Н. Гогиберидзе, Ш. Д. Чиквашвили, И. Ш. Квავилашвили,  
М. М. Заалишвили

Тбилисский государственный университет

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

Поступила в редакцию 05.10.83

Ранее нами было показано [5], что при дроблении яиц лягушки *Rana ridibunda* происходят циклические изменения мембранного потенциала (МП) и входного сопротивления ( $R_i$ ) с периодом, равным продолжительности митотического цикла. Это явление характерно для изученных в этом отношении видов [1, 3, 9]. В работах [5, 9] было высказано предположение о том, что циклические изменения МП и  $R_i$  могут быть связаны с изменениями электрической структуры зародыша в процессе деления. Представлялось интересным проследить динамику МП и  $R_i$  яиц до первого деления, т. е. в тот период, когда наружная цитоплазматическая мембрана яйца, по крайней мере визуально, никаких изменений не претерпевает. Это казалось тем более интересным, что весь длительный период после заканчивания так называемого «потенциала активации», связанного с оплодотворением яйцеклетки [7, 8], и до первого деления яйца с электрофизиологической стороны почти не изучен. В настоящей работе сделана попытка восполнить этот пробел.

Получение икры и метод регистрации МП и  $R_i$  нами описаны ранее [4, 5]. Инкубационная среда имела сле-

дующий состав в мМ; NaCl — 120; KCl — 1,4; CaCl<sub>2</sub> — 2,0.

На рисунке представлены результаты одного из типичных опытов по непрерывной регистрации МП (I) и  $R_i$  (II) яиц лягушки *Rana ridibunda* до первого деления. Видно, что МП существенно не меняется и в среднем равен  $-17$ ;  $-18$  мВ. Лишь при появлении борозды первого деления МП начинает резко расти (имеется в виду абсолютное значение МП), что характерно для этого момента [1, 3, 5, 6, 9]. В тоже самое время  $R_i$  претерпевает значительные изменения: оно меняется циклически с двумя характерными пиками А и Б (качественно такая же картина наблюдается и во всех других опытах). Третий пик (В) уже соответствует делению яйца. Как нам кажется, полученный результат весьма интересен и неожидан, хотя и трудно объяснить. Трудность заключается в следующем: как известно, сопротивление мембраны  $R_m$  (в данном случае это и есть  $R_i$ ) равно  $1/g$ , где  $g$  — проводимость мембраны. А проводимость, в свою очередь, зависит от проницаемости мембраны для разных ионов [2]. Если изменение  $g=1/R_i$  отражает изменение проницаемости мембраны для ионов, то трудно представить, как



это может не отразиться на величине МП. Одно из возможных объяснений, на наш взгляд, может состоять в том, что циклически меняются од-

проницаемости мембраны для  $K^+$  и  $Na^+$  ( $P_K$  и  $P_{Na}$ ) могут меняться по отношению проницаемостей  $b = P_{Na}/P_K$  должно оставаться постоянным. В та-

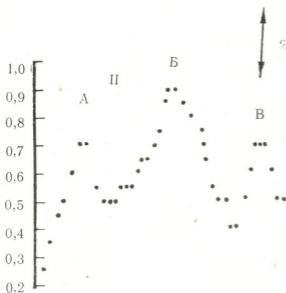
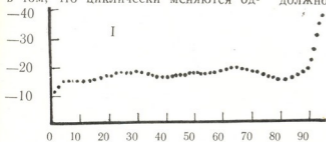


Рис. Изменение МП (I) и  $R_i$  (II) зародыша лягушки до первого деления. По оси абсцисс: время (в мин) от начала регистрации МП и  $R_i$ ; по осям ординат— МП (мВ) и  $R_i$  (мом); стрелкой 2 указан момент появления борозды деления к 2 клеткам

новременно и в одну сторону проницаемости мембраны для главных потенциалобразующих ионов —  $K^+$  и  $Na^+$ . Другими словами, абсолютные

ком случае проводимость мембраны также будет циклически меняться без изменений МП.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Божкова В. П., Квавиашвили И. Ш., Ротт Н. Н., Чайлахян Л. М. Цитология, 16, 709—716, 1974.
2. Катц Б. Нерв, мышца, синапс, М., 1968.
3. Квавиашвили И. Ш., Божкова В. П., Ротт Н. Н., Чайлахян Л. М. Онтогенез, 2, 425—430, 1971.
4. Квавиашвили И. Ш., Чиквашивили Ш. Д., Гелашвили Н. А., Гогиберидзе Л. Н. Онтогенез, 8, 180—182, 1977.
5. Квавиашвили И. Ш., Чиквашивили Ш. Д., Ониани Н. Т. Сообщения АН ГССР, 96, 441—444, 1979.
6. Чиквашивили Ш. Д., Ониани Н. Т., Квавиашвили И. Ш. Сообщения АН ГССР, 91, 709—712, 1978.
7. Ito Sh. J. Embryologia, 7, 344—354, 1963.
8. Tyler A., Monroy A., Kao C. Y., Grundfest H. Biol. Bull., 111, 153—177, 1956.
9. Woodward D. J. J., Gen. Physiol., 52, 509—531, 1968.

ბაჰაჰის ჩანასახის მემბრანის ფიზიკური ელექტრული  
მახასიათებელი პირველ გაყოფამდე

ლ. გოგიბერიძე, შ. ჩიკვაშვილი, ი. შვავილაშვილი, მ. ჯაალიშვილი

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

რეზიუმე

მიკროელექტროდული ტექნიკის გამო-  
ყენებით ნაჩვენებია, რომ ბაჰაჰის (*Rana  
ridibunda*) ჩანასახის მემბრანული პოტენ-  
ციული პირველ გაყოფამდე თითქმის არ  
იცვლება და საშუალოდ ტოლია —17÷18

მვ. ამავე პერიოდში შესავალი წინააღმდე-  
გობა პერიოდულად იცვლება. გამოთქმუ-  
ლია მოსაზრება ამ მოვლენათა შესაძლო  
მექანიზმის შესახებ.

SOME ELECTRICAL CHARACTERISTICS OF THE MEMBRANE  
OF THE FROG EMBRYO BEFORE THE FIRST DIVISION

L. N. GOGIBERIDZE, SH. D. CHIKVASHVILI, I. SH. KVAVILASHVILI,  
M. M. ZAALISHVILI

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

S u m m a r y

By means of microelectrode tech-  
nique it was shown that the membrane  
potential of the frog (*Rana ridibunda*)  
embryo before the first division does  
not change considerably and equals ap-  
proximately to—17÷18 *mv*.

At this stage of development input  
resistance ( $R_i$ ) changes periodically.  
Possible mechanism underlying  
these phenomena is discussed.



## 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 фамилия авторов, название учреждения, где выполнена работа, и краткая аннотация (не более 0,5 стр.).

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

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

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

6. **Иллюстрации** — четкие фотографии на глянцевой бумаге и рисованные графики на кальке или белой чертежной 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 квадратных 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.

691/122



Цена 85 коп.

Индекс 76204