

1990/2



საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИИ
PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES
OF GEORGIA

გიორგი თავის
სერია
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1990 N6

თბილისი თმეთ
- ТБИЛИСИ - ТОМ
TBILISI VOL.

16

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე
(Сакартвелос мецниеребата академииис мацне,
биологинис серия)
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИИ



გ მ რ ტ მ გ ი ს ს ე რ ი ს
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 16, № 6
Том

ქურნალი დაარსებულია 1975 წლის იანვარში
Журнал основан в январе 1975 года
გამოდის შელიწადმი 6-ჯერ
Выходит 6 раз в год

თბილისი
ТБИЛИСИ

• „მეცნიერება“
• «МЕЦНИЕРЕБА»

• 1990

მთავარი რედაქტორი გ. იურჯავა
 მთავარი რედაქტორის მოადგილე თ. თნეანი
 სწავლული მღიერი გ. ბექაძე



ლ. გაბუნია, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, გ. კანდელაკი,
 გ. ნადარეიშვილი, გ. ნახუცრიშვილი, გ. სანაძე, ბ. ყურაშვილი, თ. ვანიშვილი,
 ბ. ჭავაძეშვილი
 პასუხისმგებელი მღიერი ხ. ლაბაძე

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

ლ. კ. გაბუნია, ნ. ა. ჯავახიშვილი, მ. მ. ვაალიშვილი, გ. ვ. კანდელაკი,
 ბ. ე. კურაშვილი, კ. შ. ნადარეიშვილი, გ. შ. ნახუცრიშვილი, გ. ა. სანაძე,
 გ. დ. თუმანიშვილი, თ. გ. ჭავაძე

Ответственный секретарь С. Р. Лабадзе

EDITORIAL BOARD:

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

T. G. Chanishvili, N. A. Djavakhishvili,
 L. K. Gabunia, G. V. Kandelaki, B. E. Kurashvili,
 K. Sh. Nadareishvili, G. Sh. Nakhturishvili,
 G. A. Sanadze, G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili
 Executive Secretary S. R. Labadze

© Известия АН Грузии

Серия биологическая, 1990

რედაქციის მისამართი:

380060, თბილისი-60, გურუბენვის ქ. 19,
 ტელ. 37-86-78

Адрес редакции:

380060, Тбилиси-60, ул. Кутузова, 19,
 тел. 37-86-78

Корректор Д. Р. Арчадзе

Сдано в набор 13.07.90; Подписано в печать 28.11.90.
 Формат бумаги 70×108^{1/16}. Бумага № 1. Высокая печать
 6,7 усл.-печ. л. 7,23 кр.-отт. 5,5 уч.-изд. л.
 Тираж 1000 экз. Заказ 1873. Цена 85 коп.

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

საქართველოს სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, გურუბენვის ქ. 19
 Типография АН Грузинской ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

СОДЕРЖАНИЕ—ՑՈՒՑԱԿՆԵՐ—CONTENTS

| | |
|--|-----|
| E. V. Abzianidze, C. M. Butkhuzi, L. A. Begeladze, V. G. Berishvili, G. P. Gurtskaya. Изменения нейронной активности тригеминального ядра при раздражении разных областей гипоталамуса | 365 |
| ე. აბზიანიძე, ს. ბუთხუზი, ლ. ბეგელაძე, ვ. გერიშვილი, გ. გურტსკაია. გავლენის გამოყენების გაფორმების სამწვერა ნერვუს ბართვის ნეირონულ აქტივობაზე | |
| E. V. Abzianidze, T. M. Butkhuzi, V. G. Berishvili, L. A. Begeladze, G. P. Gurtskaya. Stimulation effect of various hypothalamic areas on the trigeminal nucleus neuronal activity | |
| A. A. Ungiadze. Взаимодействие задней цингулярной коры и вентрального гиппокампа у кошки | 372 |
| ა. უნგიაძე. ჯაღის უკანი სარტყელის ხვეულის და ვენტრალური პიჰოების ურთისებები. | |
| A. A. Ungiadze. On the relationship between the posterior cingulate gyrus and ventral hippocampus in cats | |
| M. N. Khurtsia, K. Sh. Nadareishvili. Кардиогемодинамические эффекты электрической стимуляции центрального ядра миндалевидного комплекса у кроликов | 378 |
| მ. ხურცია, კ. შ. ნადარეიშვილი. კარდიოჰემოდინამიკური ეფექტები ელექტრიკული გართინების გაფორმების კარდიო-ჰემოდინამიკაზე | |
| M. N. Khurtsia, K. Sh. Nadareishvili. Cardio-haemodynamic effects of electrical stimulation of central nucleus in the rabbit's amygdaloid complex | |
| L. G. Gegenava, I. K. Svaniadze, L. M. Mosulishvili, A. N. Rchekuliashvili. Кинетика изменения концентрации цинка и меди в гиппокампе крыс в онтогенезе | 387 |
| ლ. გეგენავა, ი. სვანიძე, ლ. მოსულიშვილი, ა. რჩეკულიაშვილი. თუთისისა და სპლენიდის კრონცენტრაციის ცვლილება ვირთაგვის პიპოქაშვილის მცვევების სხვადასხვა სიტუაციებში | |
| L. G. Gegenava, I. K. Svaniadze, L. M. Mosulishvili, A. N. Rchekuliashvili. Alteration dynamics of zinc and copper concentration in the rat hippocampus during ontogenesis | |
| M. N. Iashvili. Ультраструктурная организация нүцеллуса некоторых растений субнивального пояса Центрального Кавказа | 391 |
| მ. ნ. იაშვილი. ულტრასტრუქტურული კავკასიონის სუბნივალური სარტყელის ზოგიერთი მცველის ნუცელუსის ულტრასტრუქტურული ორგანიზაცია | |
| M. N. Iashvili. Nucellar cell ultrastructure of some plants in the subnival zone of Central Caucasus | |
| B. A. Gogichaishvili, N. V. Salamatina, G. D. Tumanishvili. Закономерности роста печени и сердца куриного зародыша 11—19 дней инкубации | 400 |
| ბ. ა. გოგიჭაიშვილი, ნ. ვ. სალამათინა, გ. დ. თუმანიშვილი. მურავის განვითარების 11—19 დღე-გების განვითარება | |
| V. A. Gogichaishvili, N. V. Salamatina, G. D. Tumanishvili. The growth regularity of the chick embryo liver and heart during 11—19 days of incubation | |
| L. T. Chelidze. Род Castanea в палеофлоре Кавказа | 405 |
| ლ. თ. ჭელიძე. გვარი CASTANEAE კავკასიის პალეოფლორაზე | |
| L. T. Chelidze. The genus Castanea in the paleoflora of the Caucasus | |

| | |
|--|-----|
| <p>დ. პატარაია, ვ. ავეტიანი, ნ. ნუცუბიძე. კ ი ს უ ლ ა დ მ ც ხ ვ რ ე ბ ი ა ხ თ მ ა ფ ი ქ ს ი რ ე ბ ე ლ ი მ ს ტ ი ა ც ე ბ ი ს ნ ი ტ რ ე ნ ა ზ უ ლ ი ი ტ ი ვ რ ბ ი ს შ ე ს წ ა ვ ლ ი ს ა კ ა რ ი ს უ ლ ი ს ა ბ ა რ ი ს უ ლ ი ს</p> | 410 |
| დ. გ. პათარაია, ვ. ა. ავეტიანი, ნ. ნ. ნუცუბიძე. კ ი ს უ ლ ა დ მ ც ხ ვ რ ე ბ ი ა ხ თ მ ა ფ ი ქ ს ი რ ე ბ ე ლ ი მ ს ტ ი ა ც ე ბ ი ს ნ ი ტ რ ე ნ ა ზ უ ლ ი ი ტ ი ვ რ ბ ი ს შ ე ს წ ა ვ ლ ი ს ა კ ა რ ი ს უ ლ ი ს ა ბ ა რ ი ს უ ლ ი ს | 410 |
| ი. გ ე օ რ ა ძ ე, ი. ი. ს ე ს ი ა შ ე ი ლ ი, დ. გ ო დ ე რ ძ ი შ ე ი ლ ი. პ ა რ ი გ რ ი ბ ა ვ 3 ვ ი ტ უ ს ი ს დ ი ა გ ნ ი ს ტ ი ბ ი ს ზ ე ვ ი რ ი ს ი ს ს კ ა ი ხ ი ს მ ს ვ ი ლ ი უ ე ბ ა რ ი ს ა გ ი ს ა ნ ი ს ა ს ე ტ ი ნ ი ს ს ა მ ე ტ უ რ ე ნ ე ფ კ ა მ ბ ლ ე ქ ს ე ბ მ ი ს | 415 |
| I. I. Georgadze, I. I. Sesiashvili, D. G. Goderdzishvili. Some points of cattle parainfluenza diagnostics in Georgia | |
| Т. В. Саная. Действие X-лучей на тепловые свойства ДНК и сателлитных ДНК | 421 |
| ს. ა ნ ა რ ა. X-ს ხ ი ვ ე ბ ი ს გ ვ ლ ე ბ ა დ ნ ი -ი ს დ ა ს ა ტ ე ლ ი ტ უ რ ი დ ნ ი -ი ს ს ი თ ბ უ რ თ ვ ი ს ე ბ ბ ე ბ ი ს | |
| T. V. Sanaia. The action of X-rays on the thermal properties of DNA and satellite DNA | |
| Краткие сообщения | |
| А. М. Гегечкори. Новые виды псилид (Homoptera, Psylloidea) с Кавказа | 426 |
| ი. ბ. ვ ე ვ ე ჩ ი რ ა. ტ უ ს ი ლ ი დ ე ბ ი ს (Homoptera, Psylloidea) ი ხ ა ლ ი ს ხ ე ბ ე ბ ი კ ა ვ კ ა ს ი დ ე ბ ი ს | |
| A. M. Gegechkori. New species of psyllids (Homoptera, Psylloidea) from the Caucasus | |
| Указатель авторов шестнадцатого тома | 431 |
| ა ვ ე რ ე ბ ი ტ უ რ ი ტ უ რ ი ს ა ვ ე რ ო რ თ ა ს ა მ ი ე ბ ე ლ ი ს | |
| Author index of v. 16 | |

УДК 612.884

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ИЗМЕНЕНИЯ НЕИРОННОЙ АКТИВНОСТИ
ТРИГЕМИНАЛЬНОГО ЯДРА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ РАЗНЫХ
ОБЛАСТЕЙ ГИПОТАЛАМУСА

Е. В. Абзианидзе, С. М. Бутхузи, Л. А. Бегеладзе, В. Г. Беришвили,
Г. П. Гурцкая

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

Поступила в редакцию 22.02.89

В острых опытах на кошках раздражение разных областей гипоталамуса вызывало угнетение ответов иоцицептивных и конвергентных нейронов ядра тройничного нерва. Тормозное влияние гипоталамуса осуществлялось посредством как опиатной, так и неопиатной системы. Этот тормозной эффект в основном сохраняется и после перерезки ствола мозга на уровне медиальных структур.

Предполагается, что основными звенями исходящего торможения, вызванного раздражением гипоталамуса, являются центральное серое вещество (ЦСВ) и латеральная область ретикулярной формации продолговатого мозга.

Электрическая стимуляция некоторых структур ствола мозга, в том числе ядер шва, ЦСВ и синего пятна вызывает анальгезию у разных видов животных [4, 10], а также торможение иоцицептивных нейронов ядра тройничного нерва и спинного мозга [1, 3, 7, 8]. В последние годы появились литературные данные [5, 13], о том, что раздражение передних областей гипоталамуса вызывает анальгезию, а при стимуляции медиальной

области гипоталамуса наступает торможение ответов нейронов дорсальных рогов спинного мозга и ядра тройничного нерва [1, 6, 9].

Данная работа была проведена с целью выяснения роли гипоталамуса в регуляции болевой аfferентации. Особенное внимание уделялось выявлению тех путей, через которые разные области гипоталамуса модулируют болевую аfferентацию.

МЕТОДИКА

Острые опыты проводились на кошках, наркотизированных внутривенным введением нембутала (20 мг/кг) или хлоралозы (30—35 мг/кг) и обездвиженных тубокуарином. Для наложения болевого раздражения применялась электрическая стимуляция пульпы зуба. Кроме раздражения пульпы, применялось раздражение подглазничного нерва. Для раздражения подглазничного нерва у его выхода из подглазничного отверстия накладывались контактные биполярные электроды. Пороговое раздражение

подглазничного нерва считалось неболевым. Оно устанавливалось появлениею вызванного потенциала на поверхности продолговатого мозга на месте входа корешков тройничного нерва. Иоцицептивными считались нейроны, реагирующие пиковыми потенциалами на раздражение зубной пульпы и надпороговое раздражение подглазничного нерва, т. е. раздражение, в 2—3 раза превышающее порог, считалось болевым. Отведение активности нейронов ядра тройничного нерва производилось внеклеточно с

помощью стеклянных микроэлектродов диаметром кончика 1—2 мкм, заполненных 2 М раствором цитрата калия. Для раздражения разных областей гипоталамуса использовались биполярные электроды из константновой проволоки с диаметром 200—250 мкм. Применялись различные параметры стимуляции как по частотным характеристикам, так и по силе применяемого тока (2—5 В, 3—100 Гц, 0,1 мс, 3—5 имп/с).

С целью выяснения природы антиноцицептивных эффектов, вызванных раздражением гипоталамуса, в контрольных опытах внутривенно вводился налоксон (0,2—0,4 мг/кг).

Перерезка ствола мозга производилась между дорсальным ядром шва и каудальной частью ЦСВ вентральном направлении. Из нержавеющей стали приготавливается заостренный нож шириной 4—5 мм. Нож прикреплялся

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ядре тройничного нерва в ответ на болевое и неболевое раздражения были зарегистрированы ноцицептивные и конвергентные нейроны. Ноци-

помощью стереотаксическому прибору и погружался в мозг [14]. Для перерезки доступ к ЦСВ осуществляется путем частичного отсасывания задних полюсов обоих полушарий.

По окончании опытов под глубоким нембуталовым наркозом производилась маркировка точек расположения глубинных электродов путем пропускания через активные электроды постоянного тока 3 мА в течение 40 с. Для эфтаназии животных внутривенно вводилась летальная доза нембутила, после чего мозг перфузировался 10%-ным раствором формалина, резался на замораживающем микротоме и определялось местонахождение кончика электродов и место перерезки.

Постстимуляционные гистограммы импульсной активности нейронов строились на 10 применений стимула при ширине бина 10 мс.

буждались при раздражении зубной пульпы, а также при пороговом и надпороговом раздражении подглазничного нерва.

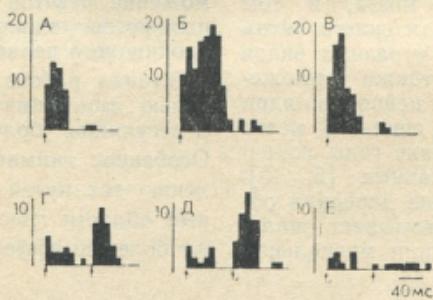


Рис. 1. Постстимуляционная гистограмма активности конвергентного нейрона при тестирующем раздражении инфраорбитального нерва и зубной пульпы под влиянием кондиционирующего раздражения задней области гипоталамуса: А—Б—ответ нейрона на пороговое и надпороговое раздражение инфраорбитального нерва соответственно; В—на раздражение зубной пульпы; Г, Д, Е—кондиционирующее (задний гипоталамус) и тестирующее (пороговое — Г и надпороговое — Д) раздражения инфраорбитального нерва и зубной пульпы — Е

цептивными считались нейроны, реагирующие пикизовыми потенциалами на раздражение зубной пульпы и надпороговое раздражение подглазничного нерва. Конвергентные нейроны воз-

ляются при раздражении некоторых точек преоптической и задней области гипоталамуса наблюдается торможение конвергентного нейрона. Как видно из рис. 1, при кондиционирующем раз-

дражении некоторых точек заднего гипоталамуса наблюдается торможение болевой аfferентации, тогда как ответ ядра тройничного нерва, вызванное пороговым раздражением подглазничного нерва, которое считается неболевым, не подавляется раздражением задней области гипоталамуса (рис. 1А, Д). При усилении раздражения подглазничного нерва, когда возбуждаются и те волокна, которые проводят болевую аfferентацию, кондиционирующее раздражение заднего гипоталамуса вызывает частичное торможение ответа. Можно пред-

ничного нерва на раздражение зубной пульпы (рис. 1Е).

При кондиционирующем раздражении вентрально-медиального ядра и преоптической области гипоталамуса наблюдается торможение иоцицептивного нейрона в ответ на тестирующее раздражение зубной пульпы (рис. 2). Было выявлено, что угнетение наступает с 10 мс после подачи кондиционирующего раздражения и длится до 120 мс между стимуляциями. Максимальное угнетение наблюдается в интервалах 20–50 мс. Редукция тестируемого ответа зависела от ин-

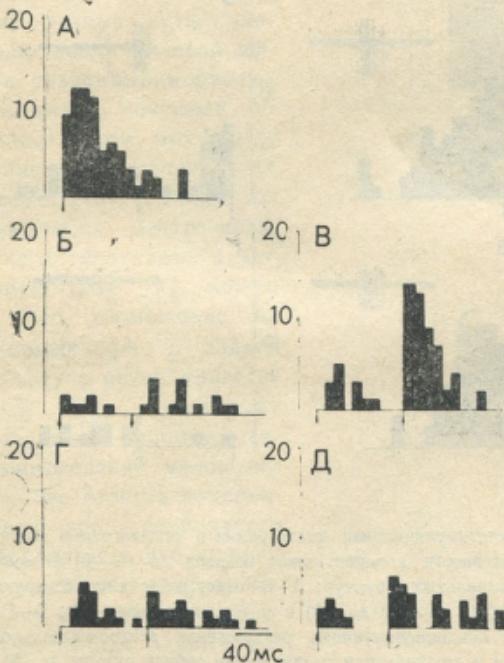


Рис. 2. Постстимуляционная гистограмма изменений импульсной активности иоцицептивного нейрона при тестирующем раздражении зубной пульпы (А) под влиянием кондиционирующего раздражения вентрально-медиального ядра (Б) и преоптической области (Г) гипоталамуса до и после введения налоксона (В, Д)

положить, что в данном случае произошло подавление именно иоцицептивной информации (рис. 1В). Подтверждением этого служит тот факт, что кондиционирующее раздражение заднего гипоталамуса полностью подавляет реакцию ядра трой-

тенсивности кондиционирующего раздражения. Также определенное значение имела область раздражения. Стимуляция некоторых рядом лежащих точек не вызывала значительного эффекта, несмотря на усиление раздражения.



Налоксон неоднозначно влияет на реакцию нейронов, вызванных раздражением задней и преоптической области гипоталамуса, в частности, при введении налоксона раздражение задней области гипоталамуса не подавляет ответ ноцицептивного нейрона ядра тройничного нерва (рис. 2 В), тогда как раздражение преоптической области гипоталамуса тормозит активность нейрона на болевое раздражение (рис. 2 Д).

Интересный эффект наблюдается при раздражении латеральной обла-

стограмма и осцилограмма ноцицептивного нейрона в ответ на тестирующее раздражение зубной пульпы (рис. 3 А, В) под влиянием кондиционирующего раздражения вентрально-медиального ядра гипоталамуса до (рис. 3 Б) и после перерезки медиальных структур (рис. 3 Г). Как видно из рисунка, при кондиционирующем раздражении вентрально-медиального ядра происходит торможение ответа ноцицептивного нейрона на тестирующее раздражение зубной пульпы как до (рис. 3 Б), так и после перерезки ме-

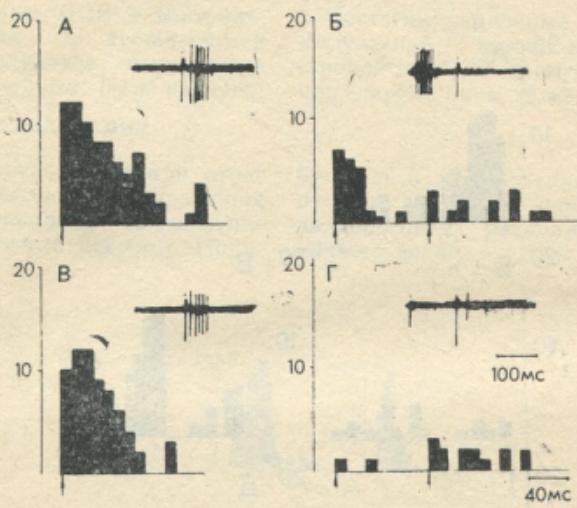


Рис. 3. Постстимуляционная гистограмма и осцилограмма изменений импульсной активности ноцицептивного нейрона до (А—Б) и после (В, Г) перерезки медиальных структур; А—Б—ответ нейрона на тестирующее раздражение зубной пульпы до (А) и после перерезки (В); Б—Г—ответы нейрона при кондиционирующем раздражении вентрально-медиального ядра гипоталамуса и тестирующем раздражении зубной пульпы до (Б) и после перерезки (Г)

сти гипоталамуса. При тестирующем пороговом раздражении зубной пульпы кондиционирующее раздражение гипоталамуса вызывает усиление ответа ноцицептивного нейрона.

Для выяснения вопроса о возможных путях влияния эффекта электрической стимуляции гипоталамуса производили перерезку медиальных структур ствола мозга. На рис. 3 представлена постстимуляционная ги-

стограмма и осцилограмма ноцицептивного нейрона в ответ на тестирующее раздражение зубной пульпы (рис. 3 А, В) под влиянием кондиционирующего раздражения вентрально-медиального ядра гипоталамуса до (рис. 3 Б) и после перерезки медиальных структур (рис. 3 Г). Такая же картина наблюдается и при раздражении преоптической области гипоталамуса. После перерезки указанных структур раздражение задней области гипоталамуса неоднозначно влияло на активность ноцицептивных нейронов ядра тройничного ядра, в частности вызывало неполное подавление ответов ноцицептивного нейрона ядра тройничного нерва (рис. 4 В).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши данные показывают, что при стимуляции вентро-медиального ядра, задней и передней областей гипоталамуса наблюдается селективное торможение ответов ноцицептивных и конвергентных нейронов тройничного ядра на болевое раздражение. Эти данные подтверждаются поведенческими наблюдениями, которые показывают, что анальгезия, вызванная раздражением гипоталамуса, не вызывает генерализованного сомато-сенсорного дефицита. Настоящие результаты дают основание предположить, что существуют разные пути, участвующие в торможении болевой афферентации при раздражении разных областей гипоталамуса. Учитывая литературные данные о том, что между ЦСВ и гипоталамусом существуют тесные взаимосвязи [10], а также тот факт, что стимуляция вентро-медиального и заднего гипоталамуса вызывает активацию ЦСВ [1], можно предположить, что торможение из вентро-медиального ядра и задней области гипоталамуса осуществляется активацией ЦСВ. Это торможение должно опосредоваться опиатной системой, так как введение налоксона снимает торможение ответов ноцицептивных нейронов ядра тройничного нерва. Мы предполагаем, что наряду с этим путем существует и другой — в частности через ретикулярную формацию: по литературным данным известно, что раздражение латеральной части ретикулярной формации вызывает торможение ноцицептивных реакций [12]. Мы также не исключаем возможности включения коры больших полушарий в это торможение [2].

Наши и литературные данные указывают [1, 4, 11], что боль находится под контролем тормозящего и облегчающего влияния различных струк-

тур, расположенных на разных уровнях центральной нервной системы. Ведущую роль в этом контроле играют ЦСВ [3, 4, 11], ядра шва [8] и разные области гипоталамуса, и на их уровне возможно происходит взаимодействие тормозящих и облегчаю-

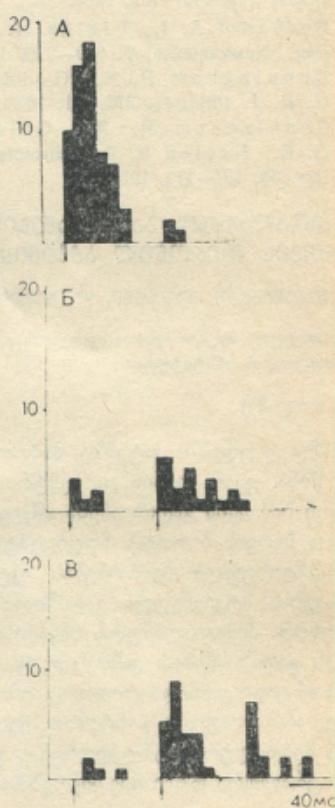


Рис. 4. Постстимуляционная гистограмма изменений импульсной активности ноцицептивного нейрона при тестирующем раздражении зубной пульпы(А) под влиянием кондиционирующего раздражения задней области гипоталамуса до(Б) и после перерезки (В) медиальных структур

щих влияний, обуславливающих модулирование боли на первом сегментарном уровне.

1. Абзианидзе Е. В., Беришвили В. Г., Бегеладзе Л. А., Гурцкая Г. П. XV съезд Всесоюз. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, Кишинев, «Наука», Л., 1987, 2, 183.
2. Бутхузи С. М., Беришвили В. Г., Абзианидзе Е. В. Сообщения АН ГССР, 98, 677—680, 1980.
3. Бутхузи С. М., Абзианидзе Е. В., Беришвили В. Г. Сообщения АН ГССР, 112, 149—152, 1983.
4. Basbaum A. I., Fields H. L. Ann. Rev. Neuroscience, 7, 309—336, 1984.
5. Cunningham P. M., Goldsmith G. E. J. Physiol., 372, 21, 1985.
6. Cunningham P. M., Goldsmith G. E., Hellen R. E. Neuroscience Letters, 68, 107—111, 1986.
7. Dostrowsky J. O. Brain Res., 200, 184—189, 1980.
8. Fields H. L., Basbaum A. I., Clanton C. H., Anderson S. D. Brain Research, 126, 441—453, 1977.
9. Hellon R. E., Mokha S. S., Pur R. J. Physiol. (London), 358, 25, 1984.
10. Mayer D. I., Price D. D. Pain, 2, 379—404, 1976.
11. Mantyh P. J. Comp. Neurol., 206, 147—158, 1982.
12. Morton C. R., Duggan A. N., Zhao Z. Q. Brain Res., 310, 121—130, 1984.
13. Oleson I., Kirkpatrick D., Guudman S. Brain Res., 194, 79—95, 1980.
14. Reinozo-Suarez, Heransgegeben von E. Merk A. G. Darmstadt, 1931.

ჰიბოტალურის გაღიზიანის გავლენა სარწვერა ნირვის
გირთვის ნირონულ აქტივობაზე

მ. აბზიანიძე, ს. ბუთხუზი, ლ. ბეგელაძე, ვ. ბერიშვილი, გ. გურცკაია

საქართველოს მეცნიერებათა ეკადემიის ი. ბერიშვილის სახელობის
ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი

რეზიუმე

მწვავე ცდებში კატეპსი, ჰიბოტალურის წინა, უკანა უბნის და ვენტრო-მედიალური ბირთვის გაღიზიანება იწვევდა სამწვერა ნერვის ბირთვის ნოციციურური და კონვერგენტული ნერინების აქტივობას შეკავებას მტკიცნეული გაღიზიანების საპასუხოდ. ჰიბოტალურის სხვადასხვა უბნების გაღიზიანებით გამოწვეული შეკავება ხორციელდებოდა როგორც ოპიტური, ასევე არაოპიტური სისტემით. ტვინის ღერთს მედიალური სტრუქტურების გადაჭრა (ცენტრალური რუხი ნივთიერებასა და ნა-

ერის ბირთვებს შორის) ძირითადად არ მოქმედებდა ჰიბოტალურის გაღიზიანებით გამოწვეულ შეკავებაზე. ვვარაუდობთ, რომ ჰიბოტალურის გაღიზიანებისას შეკავება განპირობებული უნდა იყოს ცენტრალური რუხი ნივთიერების და მოგრძო ტვინის რეტივულური ფორმაციის ჩართვით. ასევებული შეკავების განხორციელებაში არ გამოირიცხება აგრეთვე თვალის ტვინის როსტრალური უბნების მონაწილეობაც.

STIMULATION EFFECT OF VARIOUS HYPOTHALAMIC AREAS ON THE TRIGEMINAL NUCLEUS NEURONAL ACTIVITY

E. V. ABZIANIDZE, T. M. BUTKHUZI, V. G. BERISHVILI, L. A. BEGELADZE,
G. P. GURTSKAIA

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

Summary

Stimulation of preoptic, ventro-medial and posterior hypothalamic regions in acute cats evoked inhibition of responses of nociceptive and convergent

neurons of trigeminal nerve in response to nociceptive stimulation. Inhibitory effects from different hypothalamic regions were realized by means of both



opiate and non-opiate systems. The section of medial brain stem structures at the level between central gray matter and raphe nuclei principally had no essential effect on the inhibition by the evoked hypothalamic stimulation.

It is suggested that the principal links

in descending inhibition evoked by the stimulation of hypothalamus appear to be the central gray matter and lateral area of the reticular formation of medulla oblongata. The role of rostral brain structures in the process of inhibition is not excluded.

УДК 612.825 : 612. 823.3

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЗАДНЕЙ ЦИНГУЛЯРНОЙ КОРЫ И ВЕНТРАЛЬНОГО ГИППОКАМПА У КОШКИ

А. А. Унгиадзе

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

Поступила в редакцию 19.02.89

Методом изучения вызванных ответов было исследовано взаимоотношение между задним отделом поясной извилины и вентральным гиппокампом. На основании результатов опытов с электрическим раздражением структур мозга, отключением и повреждением кортикального входа в гиппокамп — энторинальной коры — высказывается предположение о первостепенном значении в генезе вентрогиппокампальных ответов на стимуляцию задней цингуллярной коры энторинального входа.

Особый интерес к изучению функционального взаимодействия и нервных связей цингуллярной коры и гиппокампа вызван клиническими наблюдениями над душевнобольными пациентами, страдающими умственными расстройствами и эпилепсией, а также результатами опытов на животных [2, 15, 16]. Обширные нервные связи этих структур мозга с неокортикальными и подкорковыми образованиями определяют их роль в проявлении вегетативных и соматических ответов эмоционального поведения, целенаправленной психической деятельности, механизмах памяти. Однако, несмотря на наличие многочисленных морфологических и электрофизиологических данных о нервных связях этих образований мозга, исток и ходология их представляются все еще спорными. Имеются весьма противоречивые данные относительно существования прямых нейрональных связей между поясной извилиной и гиппокампом. Описаны нервные во-

локна, простирающиеся от цингуллярной коры по всей длине поясной связки и достигающие субикулума и самого гиппокампа, а также данные, ставившие под сомнение наличие прямых нервных связей к гиппокампу и предполагающие, что поясная извилина проецируется к гиппокампу путем нескольких коротколатентных переключений или должен существовать хотя бы один переключающий синапс в пресубикулуме, субикулуме или энторинальной коре [4, 6, 12—14, 18, 24—26]. Ранее нами было показано возможное участие в генезе вызванных потенциалов (ВП) гиппокампа на стимуляцию рострального отдела поясной извилины как известных мультисинаптических, так и прямых моносинаптических нервных связей [8—10].

В настоящем сообщении представлены результаты электрофизиологического изучения нервных связей заднего отдела поясной извилины (ЗПИ) с вентральным гиппокампом (ВГ).

МЕТОДИКА

Опыты ставились на наркотизированных нембуталом ($40 \text{ мг}/\text{кг}$) кошках со стереотаксически вживленными в поясную извилину, гиппокамп, энторинальную кору и медиальный

септум константановыми электродами. Диаметр неизолированного кончика электрода $100—120 \text{ мкм}$. Отведение электрической активности — монополярное; раздражение — бипо-

лярными электродами (прямоугольные толчки тока 0,2 мс) от генератора с радиочастотным выходом. Регистрация производилась 8-канальным электроэнцефалографом фирмы «Медикор» и двухлучевым катодным осциллографом «Диза-электроник». От-

ключение энторинального входа производилось его электрокоагуляцией (ток 5—10 мА), подрезкой специальным ножом и введением 60—80 нмоль хинолиновой кислоты. Локализация электродов и повреждений верифицировались на серийных срезах мозга.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Лимбическая кора, обнаруживающаяся уже у амфибий и рептилий на медиальной плоскости полушария, была отнесена к филогенетически старому корковому образованию. Сложный клеточный состав и шестислойный принцип организации послужил поводом для причисления ее к неокортекс-

тельного включения структур лимбического круга. Этому положению в иерархии лимбических структур поясная извилина обязана сложностью своей архитектоники, клеточному составу и многочисленным связям с подкорковыми и неокортикальными структурами мозга. Характерные цитоархитектонические критерии явились основанием деления ее на передний — агранулярный (поле 24 по Бродману) и задний — цингулярный — отделы, представляющие популяции нейронов, варьирующие по размерам, отличные по первым связям и структурным характеристикам. В свою очередь оба отдела поясной извилины подразделяются в дорсовентральном направлении на дополнительные цитоархитектонические поля [4, 11, 12, 18, 20]. Если ростральный отдел поясной извилины причастен к осуществлению висцеральных, соматомоторных и мотивационных функций и характеризуется как особое висцеральное поле, задняя поясная извилина рассматривается как ассоциативная область, участвующая в организации условно-рефлекторной деятельности, механизмах памяти, избирательного внимания и сенсорной интеграции. ЗПИ относят к дополнительному кортикальному источнику сенсорных реакций, имеющему преимущественно зрительную аfferентацию [1, 3, 5, 6, 25].

Изучение взаимоотношений ЗПИ с дорсальным гиппокампом (ДГ) показало участие в генезе вызванной активности ДГ полисинаптических нервных связей как основного афферентного кортикального входа в гиппокамп — энторинальной коры (ЭК), так и лимбических ядер таламуса [10], обладающих дифференцированными проекциями с гиппокампом и поясной извилиной [8, 19].

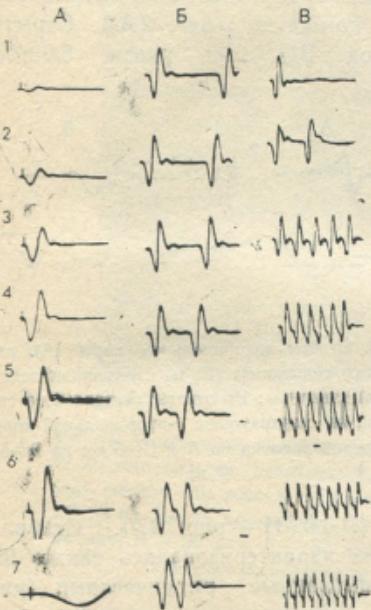


Рис. 1. Ответы вентрального гиппокампа, вызванные одиночными (A), парными с различным межимпульсным интервалом (B) и ритмическими раздражениями (В) задней поясной извилины. Калибровка амплитуды и времени на всех рисунках 20 мс (на А₂—время 5 мс)

су. Основная ее часть, лежащая над мозолистым телом, признана высшим отделом лимбической системы, конечным адресатом информаций, формирующихся в результате последователь-

Каково же взаимоотношение ЗПИ с вентральным отделом гиппокампа?

Одиночное электрическое раздражение ЗПИ вызывало в ВГ хорошо выраженные положительно-отрицательные потенциалы (рис. 1 А). С усилением интенсивности стимуляции наблюдалось углубление фаз ответа, возрастание амплитуды колебаний и возникновение незначительной амплитуды дополнительного отклонения (рис. 1 А₅₋₆). Для этих ответов требовался более низкий порог вызова (0,7–1,0 В), и он характеризовался большей амплитудой, чем дорсогиппокампальные ответы [10]. Стабильность ВП отмечалась как при одиночных (рис. 1 А), так и ритмических (рис. 1 В) и парных электрических раздражениях с различным межимпульсным интервалом (рис. 1 Б). Лা-

ных звеньев переходит в собственно гиппокамп. Основные пучки гомодатерального пути, идущие через субикулум от энторинальной коры, перфорируя ткань пресубикулума и субикулума, пересекают облитерированную щель между зубчатой фасцией и гиппокампом и заканчиваются в слое lacunosum-moleculare поля Са₁ гиппокампа [12, 22].

Изучение ВП ЭК, которая является возможным посредником в передаче импульсов возбуждения от ЗПИ к ВГ показало, что при низком пороге раздражения, равном 0,5 В, в ЭК возникают положительно-отрицательные потенциалы (рис. 2 А), конфигурация и амплитуда которых изменялась при усилении интенсивности раздражения: возрастала амплитуда, возникал дополнительно отрицательный компонент (рис. 2 А₅). Скрытый период ВП был равен $5,0 \pm 0,42$

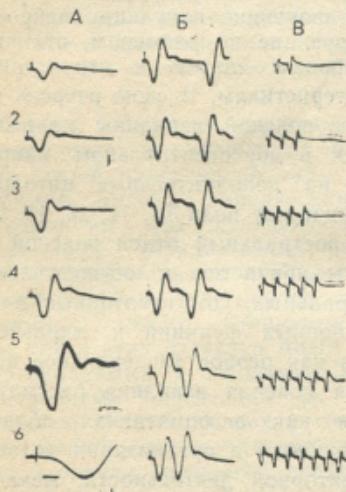


Рис. 2. Вызванные потенциалы энторинальной коры на одиночные (А), парные (Б) и ритмические (В) раздражения задней поясной извилины; В—ответы вентрального гиппокампа на раздражение энторинальной коры. Калибровка времени на А и В—5 мс; на Б—5 и 2 мс

тентность вентрогиппокампального ответа даёт основание полагать участие в генезе его полисинаптических нервных связей — она равнялась $7,0 \pm 0,53$ мс ($P < 0,01$) — рис. 1 А₇.

ЭК признана основным кортикальным входом в гиппокамп, который через ряд весьма сложно организован-

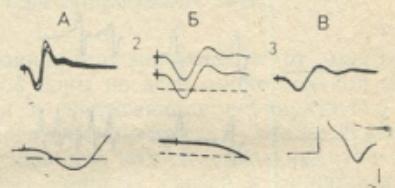


Рис. 3. Ответы энторинальной коры (А), вентрального гиппокампа (Б) на стимуляцию задней поясной извилины; В—ответы вентрального гиппокампа на раздражение энторинальной коры. Калибровка времени на А и В—5 мс; на Б—5 и 2 мс

мс ($P < 0,01$) — рис. 2 А₆. Стабильностью характеризовались также ВП ЭК, вызванные ритмическими (рис. 2 В) и парными электрическими раздражениями с различным межимпульсным интервалом (рис. 2 Б).

В свою очередь стимуляция ЭК вызывала вентрогиппокампальные ответы с латентностью в $2,0 \pm 0,35$ мс (рис. 3 В).

Сравнение скрытых периодов ВП гиппокампа и ЭК на стимуляцию ЗПИ еще раз дает возможность предположить участие в прохождении импульсов возбуждения к гиппокампу ЭК (рис. 3).

Для выявления участия ЭК в проведении импульсов возбуждения к гиппокампу при активации ЗПИ были предприняты серии опытов с ее отключением. Методом электрокоагуляции и подрезки осуществлялась изоляция медиального и латерального отделов ЭК, ответственных за прохождение альвеарного и перфорантного путей к гиппокампу [20, 23].

Следовало думать, что в случае участия ЭК в генезе ВП ВГ отключение ее должно препятствовать активации гиппокампа и возникновению ВП на стимуляцию ЗПИ. Как показали

степенном значении энторинального входа в генезе ВП ВГ.

В последнее время для решения вопросов, связанных с проблемой локализации и организации функций, установления анатомических связей и нейрохимических показателей различных функциональных систем головного мозга, применяется группа аминокислот. Действие их состоит в избирательном разрушении нейрональных клеток, не затрагивающем при этом прилегающих и проходящих волокнистых структур — афферентных окончаний и аксонов [7, 21]. К таким

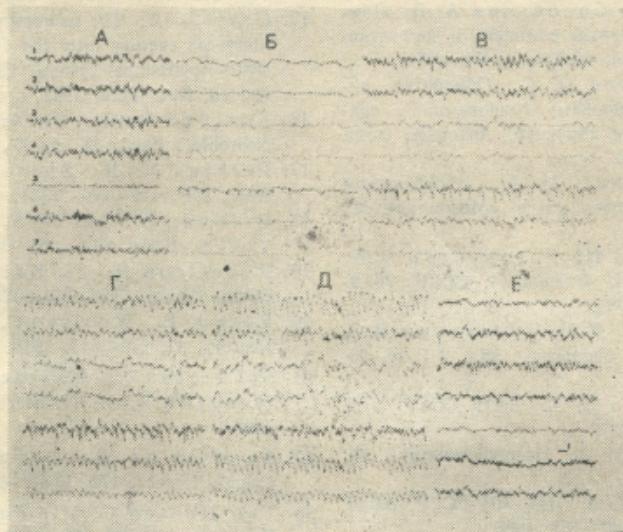


Рис. 4. Изменение электрической активности задней поясной извилины (1,2), вентрального гиппокампа (3,4), энторинальной коры (5), медиального септума (6), дорсального гиппокампа (7), вызванное введением в поле 23.6 нмоль хинолиновой кислоты: А—фоновая активность; Б—через 20 мин, В—30 мин, Г—50 мин, Д—6 ч и Е—на второй день после введения аминокислоты; время—1 мс, амплитуда—200 мкВ

данные экспериментов, полное разрушение медиальной и латеральной частей ЭК, а также ее подрезка, препятствуют возникновению вентрогиппокампальных ответов. Кроме того, в проведенной нами серии опытов латентность возникновения эпилептиформных разрядов в различных структурах мозга при высокочастотной электрической стимуляции и аппликации стрихнином ЗПИ подтверждает высказанное предположение о перво-

аминокислотам принадлежит хинолиновая кислота (ХК), являющаяся эндогенным метаболитом триптофана. Это естественный продукт метаболизма мозговой ткани, играющий важную роль в патогенезе многих нервно-психических заболеваний. В сравнении с другими кислотами ХК характеризуется меньшей токсичностью и более локальным действием, ограничивающимся инъецируемым образованием [17, 21].

Введение 60 нмоль ХК в ЗПИ вначале (к 20 мин после введения) вызывало отчетливое снижение амплитуды исходной электрической активности во всех отводимых структурах мозга и появление на ее фоне одиночных судорожных разрядов в ЭК (рис. 4Б). Позже (к 30—50 мин) эпилептиформные разряды регистрируются уже в ВГ, септуме и контраполатеральной поясной извилине (рис. 4В, Г, Д). Действие ХК дозозависи-

ЛИТЕРАТУРА

1. Баклаваджян О. Г., Еганова В. С. Физiol. ж. СССР, 73, 3, 373—383, 1987.
2. Вейн А. М., Соловьева А. Д. Лимбико-ретикулярный комплекс и вегетативная регуляция, «Наука», М., 1973.
3. Виноградова О. С. Обработка информации нейронами гиппокампа и связанных с ним структур, Автореф., докт. дисс. М., 1982.
4. Замбржицкий И. А. Лимбическая область большого мозга, «Медицина», М., 1972.
5. Карапян А. И., Загорулько Т. М., Билян Р. Н. Физiol. ж. СССР, 70, 9, 1256—1264, 1984.
7. Сытинский И. А., Туровский В. С. Успехи совр. биологии, 93, 2, 46—60, 1982.
6. Сотников Т. С. ДАН СССР, 214, 1, 220—223, 1974.
8. Унгиадзе А. А. Нейрофизиология, 13, 1, 7—13, 1981.
9. Унгиадзе А. А. Изв. АН ГССР, серия биол., 12, 3, 149—154, 1986.
10. Унгиадзе А. А. Сообщения АН ГССР, 131, 2, 393—396, 1988.
11. Brodmann K. J. Цитировано по Cajal R. [12].
12. Cajal R. Y. S. Studies of the Cerebral Cortex, Lloyd-Luke LTD, London, 1955.
13. Domesick V. B. Brain Res., 21, 296—320, 1969.
14. Gardner W. D., Fox C. A. Anat. Rec., 100, 663—674, 1948.
15. Gray J. A. The neuropsychology of anxiety: an enquiry into the functions of the septo-hippocampal system, Clarendon press, Oxford, New York, 1982.
16. Koridze M. G., Oniani T. N. Acta Neurobiol. Exp., 32, 9—17, 1972.
17. Perkins M. N., Stone T. W. Brain Res., 259, 172—176, 1983.
18. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. Brain, 89, 1, 83—108, 1965.
19. Robertson R. T., Kaitz S. S. J. Comp. Neurol., 195, 501—525, 1981.
20. Rose J. E., Woolsey C. W. J. Comp. Neurol., 89, 279—547, 1948.
21. Schwartz R., Whetsell W. O., Mangano R. M. Science, 219, 316—318, 1983.
22. Swanson L. W., Cowan W. M. J. Comp. Neurol., 172, 1, 49—84, 1977.
23. Van Hoesen G. W., Pandya D. N. Brain Res., 95, 39—59, 1975.
24. Vilensky J. A., Van Hoesen G. W. Brain Res., 205, 2, 381—396, 1981.
25. Vogt B. A., Miller M. W. J. Comp. Neurol., 216, 2, 192—210, 1983.
36. White L. E., Nelson W. M., Foltz L. E. Exp. Neurology, 2, 4, 406—421, 1961.

კეტის უკანა სარტყლის ხვიულის და ვინტრალური

პიგმაგვის ურთიერთობის შესახებ

ა. უნგიაძე

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიძეშვილის სახელმწიფო უნივერსიტეტი, თბილისი

რეზიუმე

შესწორული იქნა კატის სარტყლის ხვიულის უკანა ნაწილის გაღიზინების გაულენა ვენტრალური ჰიპოკამპის ელექტრულ აქტივობაზე. სხვა და სხვა სტრუქტურების ელექტრული და ქიმიური

მო. Нами специально подбирались минимальные дозы, достаточные для разрушения нервных клеток, инъектируемой структуры и сохраняющие их тактность проводящих нервных путей. Наблюдаемая последовательность возникновения судорожных разрядов в структурах мозга при введении ХК в ЗПИ в данной серии опытов также указывает на участие в генезе вызванной активности ВГ при стимуляции ЗПИ основного энторинального входа.

14. Gardner W. D., Fox C. A. Anat. Rec., 100, 663—674, 1948.
15. Gray J. A. The neuropsychology of anxiety: an enquiry into the functions of the septo-hippocampal system, Clarendon press, Oxford, New York, 1982.
16. Koridze M. G., Oniani T. N. Acta Neurobiol. Exp., 32, 9—17, 1972.
17. Perkins M. N., Stone T. W. Brain Res., 259, 172—176, 1983.
18. Raisman G., Cowan W. M., Powell T. P. S. Brain, 89, 1, 83—108, 1965.
19. Robertson R. T., Kaitz S. S. J. Comp. Neurol., 195, 501—525, 1981.
20. Rose J. E., Woolsey C. W. J. Comp. Neurol., 89, 279—547, 1948.
21. Schwartz R., Whetsell W. O., Mangano R. M. Science, 219, 316—318, 1983.
22. Swanson L. W., Cowan W. M. J. Comp. Neurol., 172, 1, 49—84, 1977.
23. Van Hoesen G. W., Pandya D. N. Brain Res., 95, 39—59, 1975.
24. Vilensky J. A., Van Hoesen G. W. Brain Res., 205, 2, 381—396, 1981.
25. Vogt B. A., Miller M. W. J. Comp. Neurol., 216, 2, 192—210, 1983.
36. White L. E., Nelson W. M., Foltz L. E. Exp. Neurology, 2, 4, 406—421, 1961.

(სტრიქნინი, ქინოლინის მევა) გაღიზინების და დაზიანების შედეგად დადგინდა, რომ ვენტრალური ჰიპოკამპის გამოწვეული პასუხების გრეჭეში ძირითად როლს სარტყების პოლისინაფური ვენტრინალური შესასვლელი.

ON THE RELATIONSHIP BETWEEN THE POSTERIOR CINGULATE GYRUS AND VENTRAL HIPPOCAMPUS IN CATS



A. A. UNGIADZE

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

Summary

The results of the experiments with posterior cingulate gyrus stimulation and cutting of the main cortical input to hippocampus (the entorhinal cortex) lead

to the suggestion that the entorhinal cortex is involved in the genesis of ventral hippocampus responses to posterior cingulate gyrus stimulation.

УДК 612.822.8

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

КАРДИО-ГЕМОДИНАМИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЯДРА МИНДАЛЕВИДНОГО КОМПЛЕКСА У КРОЛИКОВ

М. Н. Хурция, К. Ш. Надарейшивили

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

Поступила в редакцию 19.09.89

Показано, что электрическое раздражение центрального ядра миндалевидного комплекса мозга кролика (ЦЯ МК) вызывает резкое понижение артериального давления, брадикардию и учащение дыхания. Одновременно резко изменяется фазовая структура сердечного цикла и основные параметры системной гемодинамики. Наряду с хронотропным выявлены отрицательное дромо- и инотропное действие раздражения данной структуры. Обсуждаются возможный физиологический механизм выявленных эффектов.

Миндалевидный комплекс (МК) является одним из центральных звеньев, определяющих эмоциональную окраску (вегетативные, в частности, сердечно-сосудистые корреляты) как непосредственного сенсорного восприятия и соответствующего поведенческого акта, так и внутреннего переживания (воспоминания) и всех форм поведения, реализуемых через механизмы памяти [7, 9]. В первом случае сердечно-сосудистые реакции, наряду с другими путями, реализуются и за счет связей таламических специфических ядер сенсорных систем с миндалиной [10], а во втором — через кортико-амигдалобульбо-спинальные пути [6, 7]. Показано, что электрическое раздражение ядер МК и лимбической коры вызывает понижение артериального давления (АД), уменьшение систолического выброса (СВ), уменьшение общего периферического сопротивления (ОПС) и брадикардию [3]. Вместе с этим имеются данные о том, что в структурах миндалины имеют-

ся полиеффекторные нейроны, высокочастотная стимуляция которых вызывает прессорную реакцию, а низкочастотная — депрессорную [1]. Имеются также многочисленные данные о роли МК в механизмах церебральной регуляции вегетативных функций, однако комплексные исследования изменений фазовой структуры сердечного цикла, системной гемодинамики и дыхания при прямой электрической стимуляции различных ядер МК до сих пор не проведены. Между тем такой подход нам представляется перспективным как для выяснения возможных путей влияния МК на сердечную деятельность, так и сердечно-сосудистую систему в целом.

Учитывая изложенное, в настоящей статье рассмотрены результаты комплексного изучения изменений фазовой структуры систолы левого желудочка (ФССЛЖ), системной гемодинамики и частоты дыхания при электрической стимуляции центрального ядра МК у кроликов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проведены на 11 половозрелых кроликах обоего пола массой тела 2,9—3,0 кг. Подготовка животных к опыту осуществлялась в два

этапа. Сначала в центральное, базолатеральное и каудальное ядра МК под легким уретановым наркозом и местным обезболиванием производи-

ли стереотаксическое вживление биполярных, бифиллярно скрученных электродов из константановой проволоки в фабричной эмалевой изоляции внешним диаметром 0,1 мм. Координаты выбирали по атласу [8], а операция вживления осуществлялась на оригинальном стереотаксическом приборе с вращающейся рамой для крепления животного и позиционеров. Кончики электродов обрезались на различных уровнях так, чтобы межэлектродное расстояние не превышало 0,6—0,8 мм. Выводы электродов припаивались к ординарным миниатюрным гнездам, которые раздельно закреплялись на черепной кости при помощи норакрила. Такое раздельное крепление гнезд значительно облегчало и делало более щадящим их подключение к стимулятору (ЛС-2) по сравнению с многоконтактными стандартными разъемами, не говоря о значительном увеличении срока надежного закрепления и облегчении постоперационного ухода за животными.

Через одну-две недели после вживления раздражающих электродов при помощи нескольких лямок из эластичной резины животных подвешивали брюхом вверх к раме стереотаксического аппарата, производили тщательное местное обезболивание, выделяли общую сонную артерию и при помощи штатной пункционной иглы в сосуд вводили эндоскалярный катетер, заполненный гепаринизированным физиологическим раствором. Одновременно к грудной клетке вдоль стернальной линии при помощи тонких серебряных проводов в четырех точках подшивали полиэтиленовую трубку длиной 6 см и диаметром 4 мм. Это исключало смещение электродов по отношению к друг другу и грудной клетке. Первая петля крепления трубы располагалась на уровне грудино-ключичного сочленения, а последующие через 10, 40 и 50 мм соответственно. Второе и третье крепления, расстояние между которыми составляло 30 мм, подсоединяли к потенцициальному входу тетраполярного реографа (РПГ-0201), а первое и четвертое — к токоподводящему выходу. Петли креплений потенциальных электродов использовали не только для регистрации дифференциальной тетраполярной рео-

грамммы сердца (ТПР) и последующего расчета систолического выброса (СВ) [2, 4], но и для записи ЭКГ и дыхания (реопульмонограмма — РПГ). На грудной клетке в области сердечного толчка кисетным швом закрепляли микрофон, а эндоскалярный катетер соединяли с датчиком электромонометра. Затем раму стереотаксического аппарата разворачивали на 180°, снимали головодержатель и животным придавали позу, близкую к естественной.

На магнитофоне фирмы «Сименс-Эмма» синхронно регистрировали ЭКГ, ФКГ, ТПР, РПГ, АД, а также усиленную переменную составляющую АД — пульсограмму. Силу электрического раздражения подбирали индивидуально для каждого из животных и каждой из вышеуказанных структур по величине двойного (2—3 В — слабое раздражение) и четырехкратного (5—6 В — сильное раздражение) пороговых значений стабильного напряжения при частоте 70 имп/с и длительности импульса 0,5 мс. Частота раздражения была выбрана в предварительных опытах до катетеризации по минимальному значению порогового напряжения для изменения частоты сердцебиений (ЭКГ) и дыхания (РПГ). Оптимальным оказался диапазон частот 40—90 имп/с, среднее значение которого было использовано во всех опытах при общей продолжительности стимуляции 10 с. Фоновые записи и раздражение проводили в сочетании с пассивным бодрствованием по истечении 1—2 ч после катетеризации. Повторное раздражение проводили не ранее 20—30 мин после предыдущего. Критерием служило восстановление исходной частоты сердцебиений и АД ($\pm 5\%$).

В каждом опыте проводили стимуляцию всех указанных ядер МК, но меняли их последовательность, чтобы исключить побочные эффекты возможного остаточного явления после предыдущего раздражения. Достоверных различий при различной последовательности раздражения не было выявлено.

После завершения 4—5 циклов раздражения животные наркотизировались, через электроды пропускался коагулирующий ток, затем вводи-

лась летальная доза пентабарбита-ла, а после гибели животного извлекали и фиксировали мозг для морфологической верификации местоположения кончиков электродов.

На полиграфических записях, произведенных при скорости движения осциллографической бумаги 300 и 600 $\text{мм}/\text{с}$, с точностью $\pm 0,1 \text{ мм}$ (0,339 и 0,17 мс соответственно) измеряли длительности сердечного цикла (СЦ), электрической (C_e), механической (C_m) и общей (C_o) систол, фазы асинхронного сокращения (ФАС), периода изгнания (ПИ), фазы быстрого изгнания (ФБИ), атрио-систолической фазы диастолы (АСФД) и периода дыхания (ПД), а также значения максимального и минимального АД в каждом цикле. Результаты измерений вышеуказанных показателей обрабатывались при помощи трех подпрограмм КД 88, КД 882 и КД 88Г автоматизированной системы «Кардиодинамика-88», разработанной в нашем отделе и представляющей собой ориентированную на СМ ЭВМ новую редакцию описанной ранее системы [5]. Первая из вышеуказанных подпрограмм позволяет ручной ввод и обработку первичной информации и реквизитных данных в диалоговом режиме, а также запись ре-

зультатов обработки и банк данных (машинный архив), вторая — выборку результатов однотипных наблюдений из банка по реквизитным кодам, их суммирование и выдачу результатов поэтапного сравнения, а третья — реализует ту же задачу, но более компактно без сравнения этапов и расчета удельной продолжительности периодов и фаз СЦ. Таким образом, использованная в данной работе часть комплексной машиноориентированной системы «Кардиодинамика-88» позволяла рассчитывать по вышеуказанным первичным материалам до 33 показателей ФССЛЖ и гемодинамики, выдавать их в виде таблицы результатов каждой отдельной записи, записывать результаты расчетов в банк данных, а затем по реквизитным кодам (ключам) выбирать из банка и обобщать однотипные наблюдения, полученные в различных сериях опытов, включая расчет средневзвешенных величин всех параметров и выдачу динамического ряда таблиц сравнения по критериям параметрической статистики. Представленные в настоящей статье таблицы являются копиями оригиналов выходных документов вышеуказанной системы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 представлены обобщенные средневзвешенные значения и величины их средних ошибок всех исследованных параметров кардио-гемодинамики у кроликов до (фон) и сразу после слабого и сильного раздражения ЦЯ МК. Размерности параметров указаны в таблице; под ней — должные величины (ДВ1—ДВ3) электрической (параметр 2), механической (параметр 3), общей или электромеханической (параметр 4) систол, а также ПИ (параметр 8) и механической диастолы (параметр 12), рассчитанные по уравнениям линейной зависимости этих параметров от длительности СЦ [4, 5]. Из табл. 1 видно, что раздражение ЦЯ МК вызывает развитие резкой брадикардии, гипотонии и существенные изменения фазовой структуры систолы левого желудочка и системной гемодинамики. Так, например, дли-

тельность СЦ как при слабом, так и при сильном раздражении, увеличивается более чем в полтора раза и соответственно урежается сердцебиение. Резко падает АД, ОПС, входной артериальный импеданс (Z), а продолжительность электрической и механической систол увеличиваются. Как при сильном, так и слабом раздражении общая направленность изменений почти всех изучаемых параметров практически одинаковая. Эти изменения во многом напоминают важные эффекты, однако имеются некоторые существенные различия, о которых речь пойдет ниже.

Изменения ФССЛЖ не являются только вторичными, зависящими от развития выраженной гипотонии и в целом не вписываются в картину активации только парасимпатических отделов ЦНС. Если резкое увеличение продолжительности СЭ и атрио-



систолической фазы диастолы, т. е. понижение скорости деполяризации и атрио-систолической проводимости обусловлено парасимпатическим влиянием на ионные процессы в мембранах кардиомиоцитов и механизмы атрио-вентрикулярной задержки, то одновременное учащение дыхания никак не может быть связано с этим. С другой стороны, если увеличение СМ и ПИ обусловлено увеличением

только от выраженного отрицательного инотропного эффекта. В соответствии с законом Старлинга увеличение венозного возврата и систолического объема должно сопровождаться обратным эффектом, т. е. положительным инотропным эффектом. Некоторым аргументом против такого суждения может быть тот факт, что реальное увеличение СЭ, СМ и ПИ много меньше должных величин

Таблица 1

Изменения кардио-гемодинамики кроликов сразу (10—15 С) после электрического раздражения центрального ядра МК — 3 и 6 В

| ПП. | ФАЗЫ СЦ И ПОКАЗАТЕЛИ | ФОН | | СРАЗУ ПР. ЗВ | | СРАЗУ ПР. 6 В | |
|----------|--------------------------------------|------------|------------|--------------|---------|---------------|---------|
| | | X0 | M0 | X1 | M1 | X2 | M2 |
| 1 | СЕРДЕЧНЫЙ ЦИКЛ (СЦ) В МИЛЛИСЕКУНДАХ | 224.96 | 1.2851 | 391.53 | 2.4921 | 387.80 | 2.1181 |
| | СИСТОЛА | | | | | | |
| 2 | ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ | 132.96 | 0.6941 | 162.60 | 0.8761 | 164.00 | 0.8761 |
| 3 | МЕХАНИЧЕСКАЯ | 111.23 | 1.3811 | 152.10 | 0.8031 | 125.30 | 0.6571 |
| 4 | ЭЛЕКТРОМЕХАНИЧЕСКАЯ (СБОЖАЯ) | 132.76 | 0.6941 | 185.40 | 0.9961 | 157.60 | 0.8401 |
| 5 | ПЕРИОД НАПРЯЖЕНИЯ | 52.33 | 1.4531 | 78.20 | 1.0041 | 54.90 | 0.8181 |
| 6 | ФАЗА АСИНХРОННОГО СОКРАЩЕНИЯ | 22.98 | 0.1101 | 33.30 | 0.1461 | 22.30 | 0.1101 |
| 7 | ФАЗА ИЗОМЕTRИЧЕСКОГО СОКРАЩЕНИЯ | 29.53 | 1.4481 | 44.90 | 0.9931 | 32.60 | 0.8111 |
| 8 | ПЕРИОД ИЗГНАНИЯ | 81.76 | 0.4381 | 107.20 | 0.5841 | 92.70 | 0.4751 |
| 9 | ФАЗА БЫСТРОГО ИЗГНАНИЯ (БИ) | 38.10 | 0.1831 | 37.50 | 0.1831 | 39.90 | 0.1831 |
| 10 | ФАЗА МЕДЛЕННОГО ИЗГНАНИЯ (МИ) | 43.60 | 0.4751 | 69.70 | 0.6121 | 52.80 | 0.5891 |
| | ДИАСТОЛА | | | | | | |
| 11 | ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ | 92.00 | 1.3901 | 228.93 | 2.6421 | 223.80 | 2.2921 |
| 12 | МЕХАНИЧЕСКАЯ | 113.67 | 1.8321 | 239.43 | 2.6181 | 262.50 | 2.2181 |
| 21 | АТРИОСИСТОЛИЧЕСКАЯ ФАЗА ДИАСТОЛЫ | 60.58 | 0.1291 | 71.30 | 0.3651 | 71.20 | 0.3651 |
| 22 | ГЕМОДИНАМИЧЕСКИЙ ИНТЕРВАЛ (HEGGELIN) | -8.20 | 0.9811 | 22.80 | 1.3191 | -6.40 | 1.2141 |
| | СИСТОЛИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ | | | | | | |
| 23 | ПО ЭКГ | 0.59 | 0.0071 | 0.42 | 0.0061 | 0.42 | 0.0081 |
| 24 | ПО ФГ | 0.49 | 0.0061 | 0.39 | 0.0061 | 0.32 | 0.0041 |
| 25 | СИСТОЛИЧЕСКИЙ КОЭФФИЦИЕНТ (KUNDS) | 83.70 | 1.3461 | 93.54 | 0.7551 | 76.40 | 0.7491 |
| 26 | ЕС ПОКАЗАТЕЛЬ (КАРПМАН) | 73.45 | 1.3521 | 70.48 | 0.7591 | 73.98 | 0.7321 |
| 27 | ЕС КОЭФФИЦИЕНТ (БЛЮМБЕРГЕР) | 1.56 | 0.2821 | 1.37 | 0.0141 | 1.69 | 0.0161 |
| 28 | ИНДЕКС НАПРЯЖЕНИЯ МИОКАРДА (КАРПМАН) | 39.44 | 0.2821 | 42.18 | 0.1391 | 34.84 | 0.1581 |
| 29 | ОТНОШЕНИЕ АДЖ МИ И ЕИ | 1.14 | 0.0121 | 1.86 | 0.0101 | 1.32 | 0.0111 |
| | АРТЕРИОНАЛЬНОЕ ДАВЛЕНИЕ | | | | | | |
| 30 | МИНУТНОЕ | 126.70 | 2.3691 | 82.30 | 1.5391 | 75.70 | 1.4161 |
| 31 | МИНИМАЛЬНОЕ | 81.00 | 1.5301 | 60.70 | 1.1351 | 55.20 | 1.0321 |
| 32 | СРЕДНЕЕ (WEZLER-BÖGER) | 181.11 | 2.8201 | 69.99 | 1.9121 | 64.01 | 1.7521 |
| 33 | СКОР. ПОВЫШ. ВКЛ (КАРПМАН) МИЛ/СЕК | 2599.77 | 26.7111 | 1240.09 | 13.1971 | 1539.26 | 14.1841 |
| 34 | СКОР. ИЗГН. СО СЫВОРОТКИ МИЛ/СЕК | 16.76 | 0.4191 | 19.22 | 0.4801 | 20.50 | 0.5121 |
| 35 | ПУЛЬС В МИНУТУ | 266.79 | 4.2691 | 153.24 | 2.4521 | 154.72 | 2.4761 |
| 36 | ДЫХАНИЕ В МИНУТУ | 61.30 | 2.3291 | 86.20 | 3.2761 | 69.20 | 2.6301 |
| 37 | СИСТ. ОБЕМ | 1.37 | 0.0341 | 2.06 | 0.0521 | 1.90 | 0.0471 |
| 40 | МИНУТНЫЙ ОБЕМ (МЛ) | 365.23 | 7.4871 | 315.68 | 6.4711 | 293.97 | 6.8261 |
| 41 | ОПС (ДИФ/СЕК СМ***-5), 10 | 2214.10 | 85.6021 | 1773.19 | 55.7621 | 1741.67 | 50.8151 |
| 42 | СИСТОЛИЧЕСКИЙ ИНДЕКС (МИЛ/ИН**2) | 9.60 | 0.1891 | 14.45 | 0.1651 | 13.33 | 0.1521 |
| 43 | ВХ ИНДЕКС (ДИФ. СМ***-5) | 1785.93 | 12.3971 | 749.17 | 14.0101 | 666.62 | 12.4661 |
| D1 (21)= | 130.7.021= | 106.7.141= | 122.9.081= | 81.9.121= | 119.7 | | |
| D2 (21)= | 205.9.131= | 162.6.141= | 194.2.081= | 147.1.121= | 211.3 | | |
| D3 (21)= | 202.2.131= | 160.7.141= | 132.7.081= | 145.6.121= | 209.3 | | |

венозного возврата из-за брадикардии, на что однозначно указывает достоверное увеличение систолического объема (C_s), то уменьшение скорости повышения внутрижелудочкового давления (СПВЖД) и внутрисистолического коэффициента Блюмберга (ВСК) на фоне увеличения длительности фазы асинхронного сокращения (ФАС) и ПИ может зависеть

для данной частоты сердцебиений (ЧС), т. е. направленность этих изменений соответствует общему принципу возможных физиологических изменений соответствует общему принципу возможных физиологических изменений этих параметров при брадикардии. Однако пока еще никем не показано, что линейная зави-

смость изменений этих параметров от продолжительности СЦ сохраняется в столь широких пределах, тогда как увеличение продолжительности фазы медленного изгнания (ФМИ) на фоне пониженного входного артериального импеданса (параметр 43-Z) однозначно указывает на снижение силы сокращения левого желудочка, т. е. отрицательный инотропный эффект.

сравнении динамики восстановительного процесса и различий, наблюдавшихся при слабом и сильном раздражении данной структуры мозга.

Как видно из табл. 2, сразу после слабого электрического раздражения ЦЯ МК происходит несколько большее увеличение длительности СЦ, но эти различия не являются статистически достоверными ($0,1 < P > 0,5$), тогда как на 5-й мин после раздражений начальная брадикардия не

ТАБЛИЦА 2
ИЗМЕНЕНИЯ СИСТОЛИЧЕСКИХ ФАЗ СЦ ПОСЛЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ ЦЯ МК

| И | И | И | И | И | ПЕРИОД | И | ПЕРИОД | И | И | И | И | | | |
|-----------------|-------------|---|--------|--------|---------|--------|------------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | | | | | | | | | |
| И | И | И | И | И | СИСТОЛА | И | НАПРЯЖЕНИЯ | И | ИЗГНАНИЯ | И | И | | | |
| И | И | И | И | И | СЦ | И | | И | | И | И | | | |
| И | И | И | И | И | СЭ | И | СМ | И | ФИС | И | И | | | |
| И | И | И | И | И | СО | И | | И | | И | И | | | |
| И | И | И | И | И | ФАС | И | ФИС | И | ФБИ | И | ФМИ | | | |
| И | И | И | И | И | П | И | 1 | 5 | И | 9 | И | | | |
| И | И | И | И | И | 1 | 2 | И | 6 | И | 8 | И | | | |
| И | И | И | И | И | 3 | И | 4 | И | 7 | И | 10 | | | |
| ИГ-П:03-00 | I | X | I | 224.9I | 132.9I | 111.2I | 21.12Z | 7I | 52.3I | 22.8I | 29.5I | 81.7I | 38.1I | 43.6I |
| I | Ф | О | Н | I | 59.09I | 49.46I | 59.09I | 23.27I | 10.14I | 13.13I | 36.33I | 16.94I | 19.39I | |
| I | M1 | I | 1.285I | 0.694I | 1.381I | 0.694I | 1.453I | 0.110I | 1.448I | 0.438I | 0.183I | 0.475I | | |
| I | МУ | I | I | 0.308I | 0.614I | 0.308I | 0.646I | 0.049I | 0.644I | 0.195I | 0.881I | 0.211I | | |
| ИГ-П:03-Р5 | I | X | I | 391.5I | 162.6I | 152.1I | 185.4I | 78.2I | 33.3I | 44.9I | 107.2I | 37.5I | 69.7I | |
| I | УД | I | I | 41.53I | 38.85I | 47.35I | 19.97I | 8.51I | 11.47I | 27.38I | 9.56I | 17.08I | | |
| ICPRAZУ ПР 3 ВІ | M1 | I | 2.492I | 0.876I | 0.803I | 0.986I | 1.004I | 0.146I | 0.933I | 0.584I | 0.183I | 0.612I | | |
| I | МУ | I | I | 0.224I | 0.205I | 0.252I | 0.256I | 0.037I | 0.122I | 0.047I | 0.156I | | | |
| I | P1 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| I | P2 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| ИГ-П:06-Р5 | I | X | I | 387.8I | 164.8I | 125.3I | 157.6I | 54.9I | 22.3I | 32.6I | 92.7I | 39.9I | 52.8I | |
| I | УД | I | I | 42.29I | 32.31I | 40.64I | 14.16I | 5.75I | 8.41I | 23.90I | 10.29I | 13.62I | | |
| ICPRAZУ ПР 3 ВІ | M1 | I | 2.118I | 0.876I | 0.657I | 0.848I | 0.818I | 0.110I | 0.811I | 0.475I | 0.183I | 0.569I | | |
| I | МУ | I | I | 0.226I | 0.169I | 0.217I | 0.211I | 0.028I | 0.093I | 0.122I | 0.047I | 0.131I | | |
| I | P1 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| I | P2 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| I | P3 | I | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| I | P4 | I | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.1 | I<001 | I<001 | I<001 | | | |
| ИГ-П:06-05 | I | X | I | 226.8I | 146.5I | 111.7I | 175.1I | 49.3I | 23.3I | 26.0I | 85.7I | 38.0I | 47.6I | |
| I | ЧЕРЕЗ 5 МИН | I | УД | I | I | 64.60I | 49.25I | 59.55I | 21.73I | 10.26I | 11.47I | 37.77I | 16.77I | 21.00I |
| I | ПР 6 В | I | M1 | I | 1.244I | 0.766I | 0.687I | 0.714I | 0.772I | 0.107I | 0.764I | 0.464I | 0.179I | 0.497I |
| I | МУ | I | I | 0.346I | 0.268I | 0.315I | 0.340I | 0.047I | 0.337I | 0.205I | 0.079I | 0.219I | | |
| I | P1 | I | I<0.1 | I<001 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.5 | I<0.5 | I<001 | | |
| I | P2 | I | I<001 | I<001 | I<0.5 | I<0.1 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.5 | I<001 | I<0.1 | I<001 | | |
| I | P3 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | |
| I | P4 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | |
| ИГ-П:03-05 | I | X | I | 235.6I | 149.9I | 110.9I | 133.4I | 50.8I | 22.0I | 28.8I | 82.9I | 29.5I | 53.4I | |
| I | ЧЕРЕЗ 5 МИН | I | УД | I | I | 63.62I | 47.07I | 56.62I | 21.22I | 9.34I | 11.88I | 35.19I | 12.52I | 22.67I |
| I | ПР 3 В | I | M1 | I | 1.278I | 0.803I | 0.584I | 0.730I | 0.738I | 0.110I | 0.730I | 0.438I | 0.146I | 0.462I |
| I | МУ | I | I | 0.341I | 0.248I | 0.310I | 0.313I | 0.046I | 0.310I | 0.166I | 0.062I | 0.196I | | |
| I | P1 | I | I<001 | I<001 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.1 | I<0.1 | I<0.5 | I<0.1 | I<001 | | |
| I | P2 | I | I<001 | I<001 | I<0.1 | I<001 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.5 | I<001 | I<0.1 | I<001 | | |
| I | P3 | I | I<0.1 | I<0.1 | I<0.5 | I<0.1 | I<0.5 | I<0.5 | I<0.1 | I<001 | I<0.1 | I<001 | | |
| I | P4 | I | I<0.1 | I<0.1 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | |

Таким образом, даже такой наиболее общий анализ изменений ФССЛЖ и системной гемодинамики (СГ) указывает на то, что электрическое раздражение ЦЯ МК обусловливает сложный физиологический эффект с элементами как парасимпатического, так и симпатического характера. Это еще более отчетливо выявляется при

только больше, но и восстановительный процесс более продолжительный. Аналогичные изменения наблюдаются по длительности абсолютного значения СМ, однако в данном случае различия достоверны с большей вероятностью ($P < 0,001$), так же как различия по удельной длительности данного параметра с СЦ, но в обрат-



ном соотношении, т. е. при сильном раздражении длительность механической sistолы увеличивается в меньшей степени, чем при слабом. Примерно такие же сдвиги претерпевают абсолютные и удельные значения СЭ, ПН и ПИ, однако процесс восстановления исходного значения ПИ при сильном раздражении медленный. Более того, сразу после сильного раздражения абсолютное значение ПН практически не изменяется по отно-

при сильном раздражении абсолютное значение ПН возрастает лишь незначительно ($0,1 < P < 0,05$) и то за счет ФНЗ, тогда как ФАС слегка даже уменьшается.

Схожие соотношения наблюдаются по динамике изменений ПИ. Однако если в случае ПН характер сдвигов определяется интракардиальными механизмами изменений сократительной способности миокарда, то в данном

ТАБЛИЦА 3
ИЗМЕНЕНИЯ ДИАСТОЛИЧЕСКИХ ФАЗ СЦ ПОСЛЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ЦЯ МК

| I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
|-----------------|---|----|---|------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----|
| I ЭТАПЫ И | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I ВИД | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I НАБЛЮДЕНИЯ | I | P1 | I | 11 | I | 12 | I | 21 | I | 22 | I | 23 | I | 24 | I | 25 | I | 26 | I | 27 | I | 28 |
| I Г-П:03-00 | I | X | I | 92 | 01113 | 71 | 60 | 51 | -0 | 210 | 59110 | 4951 | 83 | 71 | 73 | 41 | 1 | 56139 | 441 | 1 | 141 | |
| I Φ ОН | I | YD | I | 40 | 91150 | 54126 | 901 | -0 | 691 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | M1 | I | 1 | 39011 | 83210 | 32910 | 96110 | 00710 | 006110 | 34611 | 35210 | 82610 | 82810 | 8121 | I | I | I | I | I | I | I |
| I | I | MV | I | 0 | 61810 | 81510 | 14610 | 4361 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I Г-П:03-PS | I | X | I | 228 | 91239 | 41 | 71 | 31 | 22 | 810 | 41510 | 3081 | 93 | 51 | 70 | 51 | 1 | 37142 | 181 | 1 | 861 | |
| I | I | YD | I | 58 | 47161 | 15118 | 211 | 5 | 821 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I СРАЗУ ПР З ВИ | I | M1 | I | 2 | 64212 | 61810 | 36511 | 31910 | 00810 | 006110 | 75510 | 175910 | 81410 | 13910 | 8101 | I | I | I | I | I | I | I |
| I | I | MV | I | 0 | 67510 | 66910 | 09310 | 3271 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P1 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | |
| I | I | P2 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I Г-П:06-PS | I | X | I | 223 | 81262 | 51 | 71 | 21 | -6 | 410 | 42310 | 3231 | 76 | 41 | 74 | 81 | 1 | 69134 | 841 | 1 | 321 | |
| I | I | YD | I | 57 | 71167 | 69118 | 361 | -1 | 651 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I СРАЗУ ПР 6 ВИ | I | M1 | I | 2 | 29212 | 21810 | 36511 | 21410 | 00810 | 006110 | 74910 | 73310 | 81610 | 15810 | 8111 | I | I | I | I | I | I | I |
| I | I | MV | I | 0 | 59110 | 57210 | 08940 | 3131 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P1 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | | |
| I | I | P2 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<05 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P3 | I | <0.1 | I<001 | I>0.5 | I<001 | I>0.5 | I | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | |
| I | I | P4 | I | >0.5 | I<001 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I Г-П:06-05 | I | X | I | 88 | 31115 | 11 | 53 | 81 | -11 | 410 | 64610 | 4921 | 76 | 21 | 76 | 71 | 1 | 74136 | 501 | 1 | 251 | |
| I ЧЕРЕЗ 5 МИН | I | YD | I | 35 | 40150 | 75123 | 721 | -5 | 051 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I ПР 6 В | I | M1 | I | 1 | 44611 | 35810 | 28611 | 06210 | 00810 | 006110 | 76410 | 76810 | 81710 | 16510 | 8111 | I | I | I | I | I | I | I |
| I | I | MV | I | 0 | 63810 | 59910 | 12610 | 4691 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P1 | I | <001 | I<0.5 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<0.5 | I<0.1 | I<.05 | I<001 | |
| I | I | P2 | I | <001 | I<0.5 | I<001 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P3 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<0.5 | I<.05 | I<.05 | I<001 | |
| I | I | P4 | I | <001 | I<001 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I Г-П:03-05 | I | X | I | 85 | 71124 | 71 | 70 | 81 | -16 | 510 | 63610 | 4711 | 74 | 81 | 74 | 81 | 1 | 66137 | 481 | 1 | 811 | |
| I ЧЕРЕЗ 5 МИН | I | YD | I | 36 | 38152 | 93129 | 711 | -7 | 001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I ПР 3 В | I | M1 | I | 1 | 51811 | 40510 | 36511 | 00810 | 00610 | 00410 | 75110 | 74610 | 81610 | 15810 | 8101 | I | I | I | I | I | I | I |
| I | I | MV | I | 0 | 64110 | 59610 | 15510 | 4611 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P1 | I | <01 | I<01 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<01 | I<01 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | |
| I | I | P2 | I | <001 | I<05 | I<001 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |
| I | I | P3 | I | <05 | I<01 | I<001 | I<001 | I<001 | I<001 | I<0.5 | I<0.1 | I<.05 | I<0.1 | |
| I | I | P4 | I | <01 | I<01 | I<001 | I<001 | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | |

шению к фону, тогда как его УД резко уменьшается ($P < 0,001$). Резкое уменьшение УД ПН происходит при слабом раздражении, но в меньшей степени. В обоих случаях уменьшение УД ПН связано с развитием резкой брадикардии, а не с увеличением сократительной способности миокарда, так как его абсолютное значение растет. Однако

в случае определяющим фактором являются экстракардиальные механизмы, в частности резкое снижение ОПС, Z и АД. При сильном раздражении ПИ возрастает в меньшей степени, чем при слабом, но важно то, что в обоих случаях это происходит за счет увеличения фазы медленного изгнания. В целом характер измене-

ний систолических периодов и фаз СЦ при электрическом раздражении ЦЯ МК указывает, на то, что через эту структуру включаются центральные механизмы инотропного действия на миокард. В какой мере это сопряжено только с парасимпатической активацией или одновременно происходит активирование симпатических механизмов регуляции вегетативных функций? — по динамике изменений систолических фаз и периодов СЦ судить трудно. Однако характер непосредственных сдвигов и динамика восстановительного процесса некоторых диастолических фаз и производных величин, а также параметров системной гемодинамики позволяют обосновать некоторые предположения на этот счет.

Как видно из табл. 3, АСФД (P—Q интервал) как при сильном, так и слабом раздражениях резко возрастают в течение первых секунд после воздействия ($P < 0,001$). Однако если в первом случае через 5 мин скорость сино-вентрикулярной проводимости не только восстанавливается, но и достоверно возрастает ($P < 0,001$), то при слабом раздражении эффект угнетения проводимости длительный и остается практически таким же, как и сразу после раздражения в течение 5 мин и более.

Заслуживает внимания также характер и динамика изменений так называемого гемодинамического интервала (ГДИ) Хегглина. Этот интервал служит мерой соотношения проявлений электрических и механических процессов с СЦ. Практически он определяется как время опережения или запаздывания процесса деполяризации в миокардиоцитах (конец зубца Т) по отношению ко времени завершения механической систолы или периода изгнания. У человека в норме этот интервал имеет положительные значения, т. е. СЭ завершается раньше, чем СМ. Ввиду того, что кролики являются симпатикотониками и частота сердцебиения у них высокая, СЭ завершается несколько позже, чем изгнание относительно малого систолического объема крови, т. е. в норме этот параметр имеет отрицательное значение и по абсолютной величине не превышает 2—3% СЦ. Из табл. 3 видно, что в исходном состоянии у исследованной

группы животных среднее значение ГДИ меньше 0,1% СЦ. Сразу же после слабого раздражения ЦЯ МК происходит резкий положительный сдвиг ГДИ (5,82% от СЦ). Это происходит в связи с тем, что как абсолютное значение, так и УД СЭ увеличиваются в меньшей степени, чем продолжительность СМ и ее УД. Сразу после сильного раздражения увеличивается отрицательный сдвиг ГДИ (1,6%, $P < 0,05$), но электромеханические процессы имеют обратные взаимоотношения, т. е. длительность СЭ как по абсолютному, так и удельному значению возрастает в большей степени, чем СМ (табл. 1 и 2).

Из табл. 3 видно также, что внутрисистолический коэффициент Блюмберга при слабом раздражении ЦЯ МК уменьшается ($P < 0,001$), а при сильном — увеличивается ($P < 0,01$). Однако уже через 1—1,5 мин в обоих случаях ВСК начинает возрастать. Максимум этого эффекта достигается к 3—4 мин и продолжается более 5—6 мин. Характерно и то, что отношение фаз медленного и быстрого изгнания (МИ:БИ), близкое к единице в начале наблюдения (фон), резко возрастает при слабом раздражении и в меньшей степени при сильном, хотя в обоих случаях эти изменения достоверны с большей вероятностью ($P < 0,001$). Динамика изменений и остальных параметров, представленных в табл. 3, также вписывается в общий характер сдвигов, рассмотренных на примере АСФД, ГДИ и ВКС.

В табл. 4 представлены материалы по изменению параметров системной гемодинамики, определенные синхронно с показателями ФССЛЖ. Из этой таблицы видно, что электрические раздражения ЦЯ МК вызывает начальное резкое понижение АД, более выраженное при сильном раздражении, тогда как развивающаяся при этом брадикардия (ЧСБ) в обоих случаях практически одинаковая. Примерно одинаково уменьшается также ОПС и Z, хотя в обоих случаях эффект более выражен при сильном раздражении. Одновременно увеличивается СО, скорость изгнания СО (СИСО) и систолический индекс (СИ), тогда как СПВД и сердечный индекс (МОК):

60 мл/с) уменьшаются. Обращает на себя внимание и тот факт, что возврат к исходным значениям некоторых параметров системной гемодинамики завершается уже через 3—4 мин, тогда как АД, ОПС и Z медленнее возвращаются к фоновым значениям. Так, через 5 мин, когда значения основных параметров ФССЛЖ и СГ практически мало отличаются от фоновых, АД, ОПС и Z все еще меньше, чем до раздражения, хотя этот процесс быстрее завершается

вегетативных функций. Эффект может проявляться или как коррелирующий эмоциогенной реакции или через непосредственные связи данной структуры с центральными нервными регуляторными механизмами кардио-гемодинамики. Учитывая, что при электрическом раздражении ЦЯ МК изменяется скорость распространения возбуждения по проводящей системе сердца и судя по характеру изменений ФССЛЖ на уровне мембранны-

Таблица 4

Изменения параметров системной гемодинамики кроликов на разных этапах после электрического раздражения ЦЯ МК

| I | I | I | АРТЕРИАЛЬНОЕ | I | I | I | I | I | СИСТОЛИЧЕСКИЙ | I | I | I | I | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|-------------|--------|-----------------|------|------|------|------|-------|---------------|-------|------|--------|------|------|------|-------|-------|---------|-----|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| ЭТАПЫ И: | C | S | ДВИЖЕНИЕ | C | S | C | S | I' | ОБ'ЕМ | C | S | C | I | | | | | | | | | | | | | | | |
| VНД | T | T | МКС И МИН И СРД | 60 | I | I | I | I | МОК | ОПС | СН | Z | I | | | | | | | | | | | | | | | |
| I НАБЛЮДЕНИЯ | I | P | I | 30 | I | 31 | I | 32 | I | 33 | I | 34 | I | 35 | | | | | | | | | | | | | | |
| I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | I | | | | | | | | | | | | | | |
| ИГ-П-03-00 | I | X | I | 126 | 71 | 81 | 81 | 181 | 112600 | I | 16 | 01266 | 81 | 61 | 310 | 00011 | 36910 | 0001365 | 21 | 221 | I | 9.61 | 179 | I | | | | |
| I | Ф | О | Н | I | M1 | I | 2 | 3691 | 1 | 531 | 2 | 821281 | 711 | 0 | 421 | 4 | 271 | 2 | 331 | 0 | 001 | 0 | 001 | 7.491 | 8.561 | 0.111 | 3.341 | |
| ИГ-П-03-Р5 | I | X | I | 82 | 31 | 60 | 71 | 78 | 011240 | I | 19 | 21153 | 21 | 86 | 210 | 00012 | 06010 | 0001315 | 71 | 177 | I | 14.51 | 75.1 | I | | | | |
| I | I | M1 | I | 1 | 5391 | I | 141 | 1 | 91112 | I | 181 | 0 | 481 | 2 | 451 | 3 | 281 | 0 | 001 | 0 | 051 | 1 | 471 | 5.581 | 0.161 | 1.481 | | |
| ICPAPU ПР 3 ВИ Р1 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | | | |
| ИГ-П-06-Р5 | I | X | I | 75 | 71 | 55 | 21 | 64 | 0111539 | I | 19 | 501154 | 71 | 69 | 210 | 00011 | 9010 | 0001294 | 81 | 174 | I | 13.21 | 67 | I | | | | |
| I | I | M1 | I | 4161 | I | 131 | I | 75114 | I | 181 | 0 | 541 | 2 | 481 | 2 | 631 | 0 | 001 | 0 | 051 | 0 | 001 | 6.831 | 5.081 | 1 | 251 | | |
| ICPAPU ПР 6 ВИ Р1 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <05 | I | >0 | 5 | I | <001 | I | <05 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | | |
| I | I | P2 | I | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <05 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | | |
| ИГ-П-06-95 | I | X | I | 98 | 41 | 70 | 71 | 82 | 612525 | I | 15 | 21264 | 61 | 52 | 818 | 00011 | 30010 | 0001343 | 91 | 192 | I | 9.11 | 122 | I | | | | |
| I | ИЧЕР3 5 МНН | I | M1 | I | 1 | 8401 | I | 1321 | 2 | 27126 | 341 | I | 381 | 4 | 231 | 2 | 811 | 0 | 001 | 0 | 031 | 0 | 001 | 7.051 | 6.711 | 0 | 181 | 2.281 |
| I | И | ПР 6 В | I | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <05 | I | >0 | 5 | I | <01 | I | <05 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | |
| I | I | P2 | I | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <001 | I | <05 | I | <001 | I | <05 | I | <001 | I | | |
| ИГ-П-03-05 | I | X | I | 119 | 31 | 77 | 21 | 95 | 312578 | I | 16 | 91254 | 71 | 51 | 510 | 00011 | 40010 | 0001356 | 51 | 214 | I | 9.81 | 166 | I | | | | |
| I | ИЧЕР3 5 МНН | I | M1 | I | 2 | 2311 | I | 1441 | 2 | 66120 | 021 | I | 421 | 4 | 871 | 1 | 961 | 0 | 001 | 0 | 041 | 0 | 001 | 7.311 | 7.991 | 0 | 111 | 3.111 |
| I | И | ПР 3 В | I | P1 | I | <05 | I | <05 | I | <01 | I | <05 | I | <05 | I | <01 | I | <05 | I | <05 | I | <05 | I | <05 | I | <05 | I | |
| I | I | P2 | I | I | <001 | I | <01 | I | <01 | I | <01 | I | <01 | I | <01 | I | <01 | I | <05 | I | <05 | I | <05 | I | <05 | I | | |

при слабом раздражении, чем при сильном.

Характер направленности изменений СГ еще раз подтверждает высказанную мысль о том, что по критериям ФССЛЖ и СГ как слабое, так и сильное электрическое раздражение ЦЯ МК вызывает как симпатикотропный, так и парасимпатикотропный эффект. При этом по динамике изменений параметров ФССЛЖ и СГ симпатикотропный эффект более выражен при сильном раздражении, тогда как более выраженное учащение дыхания отчетливее при слабом. Следует отметить также и то, что при подборе порогового значения раздражающего тока первоначально проявляется именно учащение дыхания, а не гемодинамические сдвиги.

Суммируя все вышеизложенное можно констатировать, что через нейроны ЦЯ МК могут быть включены механизмы центральной симпатической и парасимпатической регуляции

миофibrillлярной связи, с определенной вероятностью можно допустить, что эффект реализуется через экстра-кардиальные нервные механизмы. Более того, отрицательное инотропное и дромотропное действие не характерны как для положительных, так и для отрицательных эмоциональных реакций. Кроме того, при эмоциональном шоке АД повышается, а не падает, как это имеет место при раздражении ЦЯ МК. Однако тот факт, что наблюдаемые сдвиги не элиминируются в течение пяти, а по некоторым параметрам — 10—15 мин, позволяет утверждать, что кардио-гемодинамические эффекты электрической стимуляции ЦЯ МК не являются простыми нервно-рефлекторными актами. Эти вопросы будут рассмотрены в дальнейших публикациях, посвященных эффектам электрического раздражения других ядер миндалевидного комплекса.



1. О. Г. Бахлаваджяни, В. С. Еганова, В. А. Скоболева, Е. А. Худоян. Физиологический журнал СССР им. И. М. Сеченова, 70, 6, 737—745, 1984.
2. В. В. Карпинский, С. В. Словеснов, Р. А. Рерих. Пат. физiol. и эксп. тер., 1, 74—77, 1986.
3. А. Г. Кацева, Н. З. Васильева. В кн.: Актуальные проблемы современной патофизиологии, Киев, 1981, 165—166.
4. К.Ш. Надарейшвили, М.М. Джанджава, Л.А. Почиани, О.И. Сианебидзе, Н.Б. Шарашенидзе, М.Н. Хурция. Вопр. биолог. и мед. техники, 2, 1974, 203—210.
5. К.Ш. Надарейшвили, Г.В. Фейгин, А.Ф. Алибеков, М.М. Джанджава, Е.Б. Шарашенидзе.
6. Е.Фифкова, Дж. Маршал. Стереотаксические атласы мозга кошки, кролика и крысы (Приложение к книге Я. Буреш, М. Петрань, И. Захар «Электрофизиологические методы исследования»). М., 1962, 384—412.
7. С.Н. Оленов. Конструкция мозга, «Медицина», Л., 1987.
8. С.А. Чепурков, Н.Е. Чепурнова. Миндалевидный комплекс мозга, Изд-во МГУ, 1981.
9. J. P. Aggleton, M. Mishkin. Theory, Research and Experience, 3, (ed. by R. Plutohik and H. Kellerman), AP, N. Y., 1985.
10. J. Donald, M. D. Reis, J. E. Ledoux. Circulation, Suppl., Part 2, 76, 1, 1987.
11. D. J. Reis, M. C. Oliphant. Neurophysiology, 27, 893—912, 1964.

ცუშისებრი კომპლექსის ცენტრალური გირთვის
მლეჩტრული გაღიზანიშის გავლენა პოვვერების
პარდიო-ჰიგოლინგინისაზე

ა. ხურცია, გ. ნადარეიშვილი

საქართველოს მეცნიერებათა ეკადემიის ი. ბერიაშვილის სახელობის
ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაჩენებია, რომ ბოცვერის თავის ტვინის ნუშისებრი კომპლექსის ცენტრალური ბირთვის ელექტრული გაღიზინება იწვევს ორტერიული წნევის მნიშვნელოვან დაქვეითებას, ბრადიკარდიას და სუნთქვის სიხშირის. მომატებას. ერთდროულად მნიშვნელოვნად იცვლება გულის ცირკლის ფაზური სტრუქტურა და სისტე-

მური ჰემოდინამიკის ძირითადი პარამეტრები. მოცემული სტრუქტურის გაღიზინების დროს ქრონოტროპულთან ერთად გამოვლინდა უარყოფითი დრომო. დაინოტროპული მოქმედება. განხილული გამოვლენილი ცვაძებების შესაძლო მექანიზმები.

CARDIO-HAEMODYNAMIC EFFECTS OF ELECTRICAL STIMULATION OF CENTRAL NUCLEUS IN THE RABBIT'S AMYGDALOID COMPLEX

M. N. KHURTSIA, K. Sh. NADAREISHVILI

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

Summary

The electrical stimulation of the central nucleus in the amygdaloid complex was shown to cause a sharp decrease in the arterial pressure, bradycardia and an increase in the respiration rate. Simultaneously, there were pronounced changes in the phase structure of the

cardiac cycle and basic parameters of systemic haemodynamics. Apart from the chronotropic action, stimulation of this structure was found to have negative dromo and inotropic effects. A possible physiological mechanism of these effects is discussed.

УДК 577.17.049/95+611.813.14

ГИСТОЛОГИЯ

КИНЕТИКА ИЗМЕНЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ЦИНКА И МЕДИ В ГИППОКАМПЕ КРЫС В ОНТОГЕНЕЗЕ

Л. Г. Гегенава, И. К. Сванидзе, Л. М. Мосулишвили,
А. Н. Рчеулишвили

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

Поступила в редакцию 01.03.1989

На поздних этапах эмбриогенеза и ранних этапах постнатального развития, а также у половозрелых крыс атомно-адсорбционным методом изучена концентрация цинка и меди в гиппокампе. Обнаружено, что в пренатальном и начале постнатального периода в гиппокампе содержится высокая их концентрация.

Это объясняется важной ролью, которую играют тяжелые металлы в процессе дифференцировки, участвуя в белковом синтезе.

Значительная часть работ, выполненных гистохимическим, авторадиографическим и атомно-адсорбционным методами и посвященных изучению количества тяжелых металлов, особенно цинка, свидетельствуют об их преимущественной локализации в гиппокампе [14, 9, 18]. В частности, отмечается увеличение цинка в мицелльных волокнах гиппокампа приблизительно к 20-му дню жизни. Между 18–22 днями количество цинка растет и достигает уровня, характерного для взрослого животного. Авторадиографические наблюдения указывают на возможность аксоноплазматического транспорта цинка от перикариона гранулярных клеток к терминальным ботонам. Эти данные свидетельствуют об участии цинка в созревании и функционировании мицелльных волокон [7].

Зердахели и Каса [24] нашли наиболее быстрый рост концентрации цинка с 11 по 20-й день постнатального развития, периодом который совпадает со структурной дифференцировкой [3] и физиологическим [5] созреванием терминалов мицелльных волокон гиппокампа.

Большое количество цинка было выявлено в гиппокампе, мозжечке и в целом мозгу новорожденных крыс.

Содержание цинка в поле САЗ гиппокампа и хилусе зубчатой фасции незначительно отличается от его содержания в целой гиппокамповой формации. Содержание цинка во внутриклеточных фракциях велико в синаптосомах и митохондриях [17].

Многочисленные данные указывают на роль цинка в синаптической передаче [8, 16]. Недостаток цинка влияет на синаптическое проведение импульсов от зубчатой фасции к нейронам поля САЗ гиппокампа [15] и оказывает селективное и кратковременное действие на рост головного мозга у мышей [13], в течение первых трех постнатальных недель замедляет созревание клеток Пуркинье, дендриты которых уменьшены в размере и имеют немногочисленные ветви. Замедлено также и развитие цитоплазматических структур [10].

Медь известна как важный компонент многих энзимов и протеинов и играет жизненно важную роль в осуществлении ряда физиологических реакций. Медь обнаружена в глиальных клетках архимозжечка, гиппокампа, гепатоцитах, поджелудочной железе и тонкой кишке [25].

Изучение изменения концентрации меди в мозжечке на различных этапах постнатального развития показа-

ло, что медь уменьшается в первые дни жизни и затем вновь возрастает [19].

Нами изучено содержание цинка и меди в развивающихся нейронах, а

также выявлена возможная зависимость между концентрацией металлов и структурной дифференцировкой гиппокампа в пре- и постнатальном периоде.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На белых беспородных крысах атомно-адсорбционным методом изучалась концентрация цинка и меди в гиппокампе 20-дневных эмбрионов, 1, 10, 15, 21-дневных крысят и половозрелых животных.

После декапитации животным удаляли гиппокамп, высушивали до постоянного веса, взвешивали и переносили в пробирки. Для разложения добавляли 0,5 мл концентрированного HNO_3 , затем образцы нагревали и для улучшения озоления прибавляли несколько капель H_2O_2 . После озоления доливали до 10 мл бидистиллированную воду. Эталонные растворы

$0,12 \frac{\text{мкг}}{\text{мл}}$ Zn, $0,24 \frac{\text{мкг}}{\text{мл}}$ Zn и $0,187 \frac{\text{мкг}}{\text{мл}}$ Cu

приготавливали растворением металлического цинка и меди с последующим разбавлением полученного раствора. Измерения проводили на двухлучевом атомно-адсорбционном спектрометре «Бекман-495». Сигналы адсорбции регистрировали самописцем в величинах поглощаемой способности. Была использована двухщелевая горелка длиной 10 см и пламя ацетилен — воздух. Применялась резонансная линия цинка ($\lambda = 213,8 \text{ нм}$) и меди ($\lambda = 324,7 \text{ нм}$), излучаемая спиральной лампой типа ЛСП-1. Режим питания лампы, ширина щели монохроматора

и усиление выбирались оптимальными.

Концентрацию металлов вычисляли по формуле:

$$C_x = \frac{Ax}{A_{st}} \cdot \frac{y}{m} \cdot C_{st},$$

где C_x — исследуемая концентрация (мкг/г) сухого веса ткани;

C_{st} — концентрация стандарта (мкг/мл);

A_{st} — сигнал стандарта в относительных единицах;

A_x — сигнал исследуемого образца в относительных единицах;

у — целый объем приготовленного образца (мл);

м — сухой вес образца (г).

Цифровой материал обрабатывали по критерию Стьюдента-Фишера.

Для обнаружения суммарной локализации тяжелых металлов (цинка и меди) в гиппокампе половозрелых животных применяли метод Тимма. Кусочки ткани фиксировали 70° спиртом, насыщенным сероводородом. Парафиновые срезы толщиной 6 $\mu\text{мк}$ обрабатывали AgNO_3 в течение 1,5—2 ч на свету под контролем микроскопа и докрашивали гематоксилином.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из данных, представленных в таблице, следует, что в течение онтогенеза крысы происходит закономерное изменение концентрации тяжелых металлов в гиппокампе. Если принять за контроль концентрацию цинка у 20-дневных эмбрионов ($86,65 \pm 1,9$), то оказывается, что концентрация снижается и наименьших величин достигает у половозрелых животных ($64,9 \pm 1,8$, $p > 0,05$). Снижение происходит постепенно, хотя на 1-й день постнатального развития наблюдается лишь незначительное увеличение концентрации по сравнению с эмбри-

ональным уровнем ($93 \pm 3,1$, $p < 0,1$).

Согласно многочисленным данным не менее 80% гранулярных клеток пролиферируют постнатально [4,23]. Хотя наличие мицестных волокон отмечается уже на первый день постнатального развития, они являются незрелыми и окончательно их рост и установление синаптических контактов с пирамидными нейронами гиппокампа достигается лишь на 14—21-й день постнатальной жизни [3]. К моменту рождения пирамидные клетки гиппокампа, на которых оканчиваются аксоны гранулярных клеток, т. е.

Кинетика изменения концентрации цинка и меди в гиппокампе крыс в онтогенезе

14.01.2020
18:25:09

| возрастные группы животных | Концентрация в мкг | |
|----------------------------|--------------------|-------------|
| | Zn | Cu |
| 20-дневные эмбрионы | 86,65 ± 1,9 | 20 ± 2,5 |
| 1-дневные животные | 93 ± 3,1 | 26,7 ± 0,96 |
| 10-дневные животные | 83,05 ± 0,1 | 15,6 ± 0,8 |
| 15-дневные животные | 83,9 ± 1,5 | |
| 21-дневные животные | 73,8 ± 2,9 | 14,7 ± 1,2 |
| взрослые животные | 64,9 ± 1,8 | 12,6 ± 1,2 |

мшистые волокна, являются мало-дифференцированными. В течение двух недель происходит быстрый рост дендритов с соответствующим увеличением числа коллатералей и шипиков. Рост дендритного дерева пирамидных нейронов стабилизируется к четвертой неделе жизни [11].

Наши данные, полученные методом Тимма, подтвердили преимущественную локализацию цинка и меди в мшистых волокнах гранулярных клеток [9, 20]. Однако цинк, выявленный атомно-адсорбционным методом в мшистых волокнах, принимает участие в синаптической передаче и составляет 8% от общего цинка в гиппокампе [12].

Рассматривая возможные причины падения концентрации цинка в процессе гистогенеза гиппокампа, можно прийти к заключению, что наблюдаемый высокий уровень цинка в пренатальном и в первые дни постнатального периодов объясняется важной ролью, которую он выполняет в синтезе и стабилизации структуры белка и РНК, участии в ингибиции рибонуклеазы [21, 22]. Наиболее интенсивно эти процессы происходят в период активной дифференцировки нервной ткани в пренатальном и начале постнатального периодов [2]. Также известна роль цинка в металлоэнзимах и металлопротеинах [25], найдено, что цинк входит в состав

кислого белка, выявляемого в гиппокампе [1].

Что же касается интенсивной реакции в мшистых волокнах при выявлении цинка методом Тимма, то это обстоятельство указывает на участие цинка в синаптической передаче [15, 16].

Схожие данные были получены при изучении в гиппокампе концентрации меди. По сравнению с эмбриональным уровнем ($20 \pm 2,5$), концентрация меди существенно увеличивается у новорожденных ($26,7 \pm 0,96$, $p > 0,05$) и затем падает у половозрелых животных ($12,6 \pm 1,2$, $p > 0,05$).

В литературе встречаются лишь единичные указания относительно концентрации и локализации меди в нервной ткани. Например, известно, что содержание меди в сером веществе в 1,56 раз выше, чем в белом веществе. Показано, что в постнатальном периоде содержание меди в мозгу человека снижается [6].

Обращает внимание широкое распространение меди в глиальных клетках. Так, например, медь обнаружена в глиальных клетках головного и спинного мозга. Предполагается, что ионы меди играют важную роль в функционировании глиальных клеток, а также в процессах, обеспечивающих взаимодействие глии с нейронами [26].

ЛИТЕРАТУРА

1. Кузнецов В. И., Петухов В. В., Новоселов В. И., Кондратьев В. Б. В сб.: Лимбическая система мозга, Пущино, 1973.
2. Палладин А. В., Белик Я. В., Полякова И. М. Белки головного мозга и их обмен, «Наукова думка», Киев, 1972.
3. Amaral D. G., Dent J. A. J. Comp. Neurol., 195, 51—86, 1981.
4. Bayer S. A. J. Comp. Neurol., 190, 87—114, 1980.
5. Bliss T. V. P., Chung S-H., Stirling R. V. J. Physiol. (London), 239, 92—94, 1974.

6. Bonilla E., Salazer E., Villasmil J. J., Villalobos R., Gonzales M. Davila J. O. Neurochem. Res., 9, 11, 1543—1548, 1984.
7. Crawford I. L., Connor J. D. J. Neurochemistry, 19, 14—51, 1972.
8. Crawford I. L., Connor J. D. Nature, 244, 442—443, 1973.
9. Dancher G., Fjerdingstad E. J., Fjerdingstad E., Fredens K., Brain Res., 112, 442—446, 1976.
10. Dvergsten C. L., Johnson L. A., Sandstead H. H. Dev. Brain Res., 16, 21—16, 1984.
11. Engelhardt E., Esberard C. A., Albuquerque A. M. Compt. rend. Soc. Biol., 161, 1165—1168, 1967.
12. Frederickson C. J., Kleitenik M. A., Manton W. I., Kirkpatrick J. B. Brain Res., 273, 335—339, 1983.
13. Golub M. S., Keen C. L., Gershwin M. E., Vijayan V. K. Nutr. and Behav., 3, 169—180, 1986.
14. Haug F.—M. S. Adv. Anat. Embriol. Cell Biol., 47, 1—171, 1973.
15. Hesse G. W. Science, 205, 1005—1007, 1979.
16. Howell G. A., Welch M. G., Frederickson C. J. Nature, 308, 736—738, 1984.
17. Kalinowski M., Wolf G., Markowski M. Acta Histochem., 73, 33—40, 1983.
18. Kozma M., Ferke A., Kasa P. Acta Histochem., 62, 142—154, 1978.
19. Kozma M., Ferke A. Acta Histochem., 65, 219—227, 1979.
20. Kozma M., Szerdahelyi P., Kasa P. Acta Histochem., 69, 12—17, 1981.
21. Pfeiffer C. C., Braverman E. R. Biol. Psychiat., 17, 513—532, 1982.
22. Sandstead H. H. Nutr. Res., 1, 324—330, 1985.
23. Schlessinger A. R., Cowan W. M., Gottlieb D. I. J. Comp. Neurol., 159, 149—176, 1975.
24. Szerdahelyi P., Kasa P. Anatomy and Embriology, 167, 140—149, 1983.
25. Szerdahelyi P., Kasa P. International Review of Cytology, 89, 1—33, 1984.
26. Szerdahelyi P., Kasa P. Histochemistry, 85, 341—347, 1986.

თუთიდა და სპილენძის პონციონტრაციის ცვლილება პირობებას
ჰიპოკამპში ონთოგენეზის სხვადასხვა საფიცენაცია

ლ. გეგენავა, ი. სვანიძე, ა. მოსულიშვილი, ა. რჩეულიშვილი
საქართველოს მეცნიერებათა ექალემის ი. ბერიაშვილის სახელობის
ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ატომურ-მსორბციული მეთოდით შესწავლილ იქნა თუთიდა და სპილენძის კონცენტრაციის ცვლილება თეთრი ვიწოდებას ჰიპოკამპში ონთოგენეზის სხვადასხვა საფეხურზე. აღმოჩნდა, რომ უმცროვენესის მოვალეობა პერიოდში და ახალდაბდებუ-

ლი ცხოველის ჰიპოკამპში თუთიდა და სპილენძი განსაკუთრებით მაღალი კონცენტრაციით არის წარმოდგენილი, რაც განპირობებულია დიფერენცირების პროცესში და მეტალების ცილის სინთეზში აქტიური მონაწილეობით.

ALTERATION DYNAMICS OF ZINC AND COPPER CONCENTRATION IN THE RAT HIPPOCAMPUS DURING ONTOGENESIS

L. G. GEGENAVA, I. K. SVANIDZE, L. M. MOSULISHVILI, A. N. RCHEULISHVILI
I. S. Beritashvili Institute of Physiology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

Summary

By the atomic absorption method zinc and copper concentration in the rat hippocampus was measured at late stages of ontogenesis, early stages of postnatal development and in adult animals.

The hippocampus, in prenatal and early postnatal periods, appeared to con-

tain a high concentration of zinc and copper. This fact is likely to be explained by the significant role of heavy metals in the process of differentiation, i. e. by their participation in the protein synthesis.

УДК 576.3.31 : 581.8

ЦИТОЛОГИЯ

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НУЦЕЛЛУСА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ СУБНИВАЛЬНОГО ПОЯСА ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАСИОНИ

М. Н. Яшвили

Институт ботаники им. Н. Н. Кециховели АН Грузии, Тбилиси

Поступила в редакцию 28.04.89

Впервые исследована ультраструктурная организация нуцеллярных клеток некоторых растений субнивального пояса Центрального Кавказиона на высоте 3100 м. н. у. м. Для них характерна насыщенность органеллами, эффективное функционирование, активный обмен веществ, резервирование ассимилятов.

Субнивальный пояс Центрального Кавказиона, несмотря на скучный флористический состав, отличается относительно большим разнообразием жизненных форм, т. е. наличием растений с различными адаптивными морфологическими приспособлениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в экстремальных условиях субнивального пояса Казбегского района (Центральный Кавказ, 3100 м н. у. м.). По данным Нахуцишвили и Гамцемидзе [1] климат этого региона влажный, с холодным коротким летом и продолжительной суворой зимой. Наряду с этим, он характеризуется резкими колебаниями как суточной, так и годичной температуры; многообразием характера ветра и снежного покрова; высокой УФ-радиацией, низким атмосферным давлением, а также низким парциальным давлением углекислого газа и водного пара. Все названные факторы являются в разной степени лимитирующими для жизнедеятельности растительного организма.

Фиксировали семяпочки следующих

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

SAXIFRAGA FLAGELLARIS. Клетки нуцеллуса, прилегающие непосредственно к зерлу зародышевому

Для установления ультраструктурной организации адаптивных реакций мы впервые изучили ультраструктуру нуцеллярных клеток некоторых из них, так как нуцеллус является определяющим звеном связи зародышевого мешка с окружающей средой.

растений: *Saxifraga flagellaris* Willd ex Sterb. (сем. Saxifragaceae), *Potentilla gelida* C. A. Mey (сем. Rosaceae) *Cerastium polymorphum* Rupr. (сем. Caryophyllaceae), *Veronica telephiifolia* Vahl. (сем. Scrophulariaceae).

Для сбора и фиксации материала в конце июля — начале августа и в конце августа — начале сентября 1984—1987 гг. были организованы экспедиции. Материал фиксировали по общепринятой методике глутаральдегидом с постфиксацией осмиевой кислотой; смесь заключали в эпон-812 с аралдитом и резали на микротоме LKB; наблюдения и съемки проводили на микроскопе ЭМ-200.

мешку, активны, имеют крупные ядра, заполнены густой цитоплазмой и насыщены органеллами. В большом

количество, часто расположенные группами, встречаются митохондрии (рис. 1-2,6) разной формы и размеров (округлые, гантелеобразные, чаще удлиненные) с густым матриксом и в основном удлиненными, реже укороченными

зернами одним крахмальным зерном. В них происходит процесс гидролиза крахмала, что обуславливается волнистый контур. Аппарат Гольджи (рис. 1-5,7,8) развит сильно, представлен всем комплексом и интенсив-

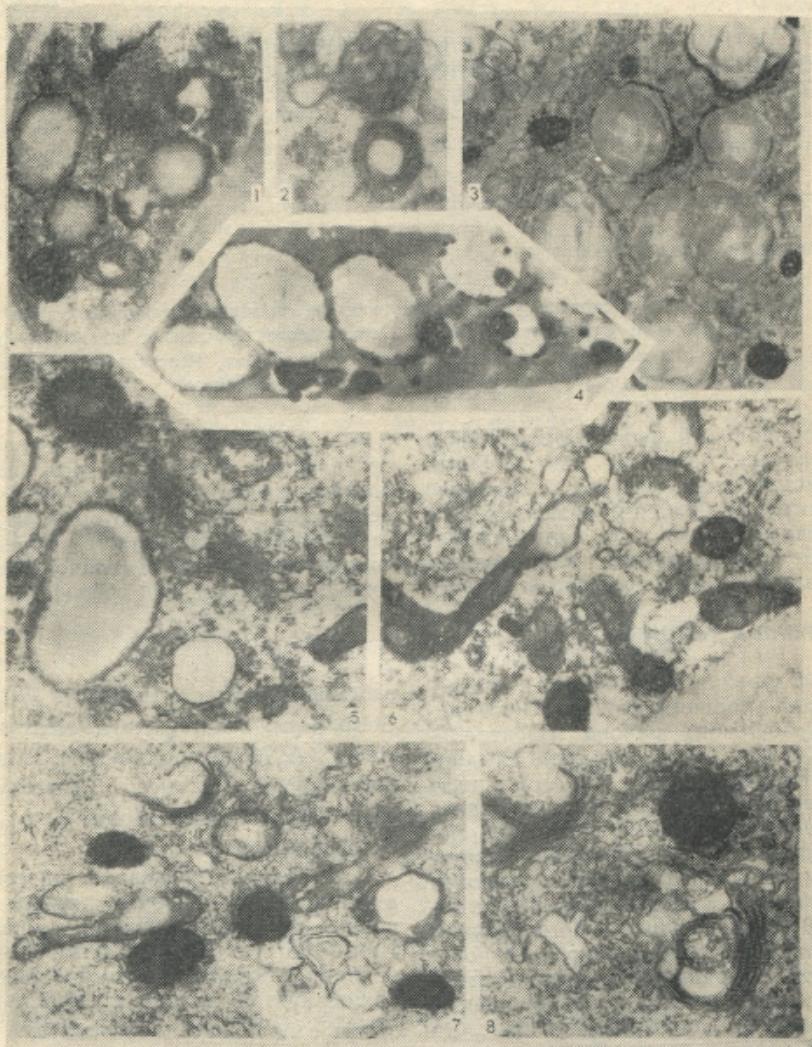


Рис. 1. Ультраструктура пушцелярных клеток *Saxifraga flagellaris*: 1—x80000; 2—x33 000; 3—x10 000; 4—x16 000; 5—x33 000; 6—x24 000; 7—x27 000; 8—x39 000

ченными расширенными кристаллами (рис. 1,7). Пластиды встречаются реже, но они крупнее митохондрий (рис. 1—1,3,4) и, как правило, запол-

но продуцирует пузырьки. Эндоплазматический ретикулум (рис. 1-3,6) в основном гранулярного типа, представлен одинарными длинными и ко-

роткими цистернами, разбросанными по всей клетке, однако нередко образует эргастоплазму. Гранулярный эндоплазматический ретикулум чаще встречается в клетках у микропиле, а агранулярный — у халазальной части зародышевого мешка, что, по-видимому, обусловлено разными функцио-

После оплодотворения в клетках нукеллуса, в особенности у микроцизийской лярной части зародышевого мешка, встречается разной морфологии аппарат Гольджи (рис. 1—7,8), интенсивно продуцирующий пузырьки. Усиливается процесс образования концентрических мембранных структур. Эндо-

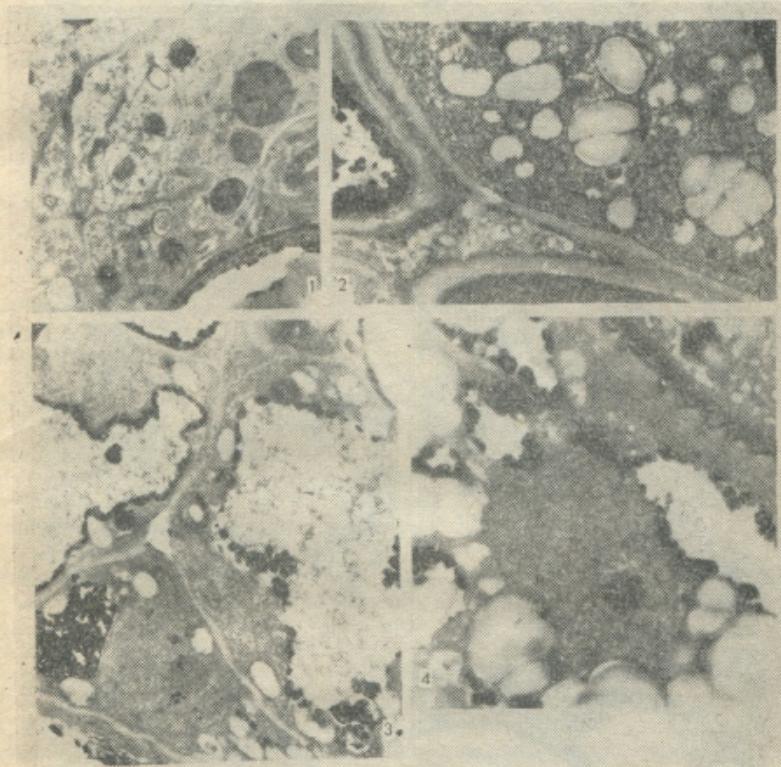


Рис. 2. Ультраструктура нукеллярных клеток *Potentilla gelida*: 1— $\times 3\,000$; 2— $\times 7\,000$; 3— $\times 10\,000$; 4— $\times 9\,000$

нальными нагрузками этих частей. Плазма (рис. 1—5,6) густая и насыщена рибосомами. Надо указать на наличие сильной осмиофильной глобуляции (рис. 1—1,3,4), в особенности в микропиллярной части: часто встречаются крупные осмиофильные включения в цитоплазме; мелкие вакуоли окаймлены мелкими глобулами осмиофильных веществ; нередко они включены также внутрь вакуолей. У халазальной же части они содержат аморфные электроноплотные вещества. Изредка встречаются многокомпонентные цитосегресомы.

плазматический ретикулум фрагментируется. Часто обнаруживаются собранные в группы мелкие осмиофильные глобулы. Количество митохондрий, как и до оплодотворения, превышает количество пластид; у большинства просветляется матрикс и в них появляются темноокрашенные мелкие глобулы. Пластиды с крахмалом чаще наблюдаются в халазальных клетках. Здесь долго сохраняется мощно развитый эндоплазматический ретикулум с немногими рибосомами. Плазмалемма становится волнистой. Чаще встречаются многоком-

понентные цитосегрегомы, т. е. интенсифицируется процесс автолиза. Наи много понижена осмиофильтная глюбуляция.

ки нуцеллуса находятся в активном состоянии, ядра крупные, эндоцитоплазма максимально насыщена органеллами. Пластиды представлены амилопластами



Рис. 3. Ультраструктура нуцеллярных клеток *Cerastium polymorphum*: 1— $\times 3\,000$; 2— $\times 7\,000$; 3— $\times 5\,000$; 4— $\times 5\,000$; 5— $\times 13\,000$; 6— $\times 24\,000$

POTENTILLA GELIDA. Хотя этот вид характеризуется большим процентом растений с нарушенной женской генеративной сферой, однако при нормальном протекании мегаспорогенеза в фазе зрелого зародышевого мешка прилегающие к нему клет-

ми (рис. 2—2,4), содержащими крахмальные зерна разных величин и в разном количестве (1-6). Митохондрии (рис. 2—2) мелкие, с плотным матриксом и мелкими разбухшими кристами. В обилии представлены моно- и полисомы (рис. 2—2). Эндоплаз-

матический ретикулум (рис. 2—1,2) агранулярного типа в основном встречается в виде мелких цистерн, однако иногда представлен и длинными цистернами. Многочисленны пузырьки разных величин, продуцируемые аппаратом Гольджи. Разных размеров вакуоли структурированы (рис. 2—3,4), в большинстве случаев окаймлены осмиофильными глобулами и содержат электронноплотные аморфные структуры. Нередки многокомпонентные цитосегрегосомы. Для всех нущеллярных клеток характерна сильная осмиофильная глобуляция и содержание максимального количества крахмала, однако с преобладанием первого в нущеллярных клетках у микропилярной, а второго у халазальной части зародышевого мешка.

После оплодотворения активизируется процесс гидролиза в особенности у микропилярной части, что, по-видимому, обусловлено увеличением ее функциональной нагрузки.

CERATSIUM POLYMORPHUM. Клетки нущелуса вокруг зародышевого мешка содержат крупное ядро, довольно прозрачную цитоплазму с органеллами и вакуоли разных размеров. Особенностью этого растения является наличие наряду с нормальными гигантскими пластид с густым матриксом, содержащим в разном количестве крахмальные включения (рис. 3—1,2,5,6). Эти пластиды иногда занимают почти всю клетку и имеют необычный вид: густой матрикс, насыщенный рибосомами, одинарные разной длины тилакоиды и многочисленные разной величины осмиофильные включения. Митохондрии здесь обнаруживаются реже чем пластиды; они небольших размеров с мелкими многочисленными кристами и нередко окаймлены осмиофильными глобулами. Многочисленны продуцируемые аппаратом Гольджи мелкие пузырьки. Эндоплазматический ретикулум чаще встречается в виде разбухших цистерн. Сравнительно электроннопрозрачная гиалоплазма содержит в основном моносомы и часто обнаруживаются скопления осмиофильных глобул. Темноокрашенные вещества непрерывной нитью прослеживаются также вдоль клеточной оболочки.

После оплодотворения самым примечательным является усиление гид-

ролиза крахмала (рис. 3—3,4). Часто создается впечатление, что пластиды дегенерируют раньше, чем происходит гидролиз крахмала, и тогда крахмальные зерна находятся непосредственно в плазме клетки иногда целиком, а иногда в процессе растворения. Такая особая форма обеспеченности нущеллярных клеток крахмалом, надо думать, указывает на своеобразную форму углеводного обмена. Наряду с этим, чаще встречаются многокомпонентные цитосегрегосомы.

VERONICA TELEPHILIFOLIA. Самой примечательной чертой этого растения, выделяющего его среди других исследуемых растений, является наличие интегументального тапетума (эндотелия), характеризующегося своеобразной ультраструктурной организацией: особой насыщенностью органеллами и наличием хлоропластов (рис. 4—1,2,3). Ядро у них крупное, цитоплазма плотная, а вакуоль разных размеров и количества. Хлоропласты эллипсоидные (рис. 4—1), их грани содержат мало (2-4) сросткованных ламелл удлиненной формы; некоторые пластиды включают до 3-х крахмальных зерен, имеют хорошо развитый периферический ретикулум. Их довольно много, что говорит о наличии мощного фотосинтетического аппарата в семяпочке, редко встречающейся у покрытосеменных растений. Также можно развит хондриосомный аппарат (рис. 4—2,3,5): митохондрии разной формы с преобладанием округлой, некоторые с плотным, а некоторые с просветленным матриксом и многочисленными кристами; расположены чаще группами, однако нередко разбросаны по всей клетке. Аппарат Гольджи (рис. 4—2,5) представлен в большом количестве всем комплексом с компактно расположенными диктиосомами; они имеют наряду с нормальной, аномальной структуру. Разной длины цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 4—2) создают разной густоты сети, образуя местами мощные системы эргастоплазмы. Цитоплазма насыщена моно- и полиривбосомами. В клетках у микропиле обнаруживаются крупные ломасомы. Вакуоли в клетках непосредственно у зародышевого мешка мельче и их меньше — по сравнению с остальными клетками; большей частью они

что свидетельствует об особо высоком уровне коммуникабельности этих клеток. Эти контакты усиливаются после оплодотворения.

Также особо надо отметить в клет-



Рис. 4. Ультраструктура нуклеолярных клеток *Veronica telephiifolia*: 1— $\times 3\,000$; 2— $\times 13\,000$; 3— $\times 3\,000$; 4— $\times 3\,000$; 5— $\times 6$; 6— $\times 5\,000$; 7— $\times 3\,000$; 8— $\times 3\,000$

митохондрий с эндоплазматическим ретикулумом, эндоплазматического ретикулума с микротельцами и т. д.,

ках от халазальной части до середины зародышевого мешка, в особенностях после оплодотворения, обилие

концентрических мембранных образований (рис. 4—4,6,7,8), расположенных как внутри клетки, так и плотным слоем вдоль ее стенки. Следует так-

же отметить, что у этого растения не обнаруживается, в отличие от других изученных растений, резервирование обменных веществ.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

При исследовании адаптационных процессов трудно разграничить, с одной стороны, ультраструктурные параметры, связанные с индивидуальным развитием, а с другой — обусловленные влиянием экстремальных условий — тогда, когда в клетке адаптированного к этим условиям растения уже создано внутриклеточное динамическое равновесие (гомеостаз). Однако сравнительный анализ разных растений, надо думать, все-таки дает возможность в некоторой степени определить характер признаков, связанных с адаптивными процессами, и соответственно квалифицировать разные ультраструктурные показатели, что мы и постарались сделать на нашем материале.

Изученные нами растения за исключением *V. telephifolia*, у которой имеется интегументальный тапетум, характеризуются развитым нуцеллусом. У всех растений наблюдается насыщенность окружающих зародышевый мешок клеток органеллами (в этом отношении особенно выделяется *V. telephifolia*). Ультраструктурная организация этих клеток находится в определенной зависимости от расположения по отношению к разным частям зародышевого мешка и функционального состояния последних. Хотя это выражено у различных растений не в одинаковой степени, однако если обобщить, то можно указать на следующие особенности: клетки, расположенные у микропилярной части зрелого зародышевого мешка, характеризуются большей активностью, преимущественным наличием гранулярного эндоплазматического ретикулума, более сильной осмиофильной глобуляцией, множеством пузырьков аппарата Гольджи, ломасом; а у халазальной части — наличием преимущественно агранулярного ретикулума, вакуолей с осмиофильными включениями, максимальной обеспеченностью крахмалом (у *V. telephifolia* также мощные концентрические мембранные структуры).

Сравнительный анализ изученных нами растений показал, что, наряду с общими, каждое исследуемое растение имеет индивидуальные, отличающиеся от других растений, свойства.

Пластиды всех растений богаты крахмальными включениями, однако наименьшее количество обнаруживается у *S. flagellaris*, наибольшее — у *P. gelida*, а у *C. polymorphum* имеются особой формы гигантские пластиды с большим количеством крахмала. Исключительным своеобразием отличается *V. telephifolia*, у которой в клетках интегументального тапетума содержатся хлоропласти с гранальной системой, периферическим ретикулумом и крахмалом. Митохондрии активны во всех растениях. У *C. polymorphum* обнаруживается преобладание пластидной системы, у *S. flagellaris* — хондриосомной системы, а у *P. gelida* и *V. telephifolia* — одинаковое их развитие. У *V. telephifolia* более, чем у других изученных нами растений, обнаруживается мощная система обоих органелл. Аппарат Гольджи в комплексе сильно развит у *S. flagellaris* и в особенности у *V. telephifolia*; у *P. gelida* и *C. polymorphum* в большом количестве в цитоплазме находятся продуцируемые им пузырьки, при меньшей встречаемости остальных компонентов комплекса. Наиболее сильно развитый, в основном гранулярного типа эндоплазматический ретикулум, нередко образующий мощную эргастоплазму, встречается у *V. telephifolia* и *S. flagellaris*; а у *P. gelida* и *C. polymorphum* — преимущественно агранулярный с разной длины цистернами, а чаще фрагментированный. Примечательно, что вакуоли структурированные и с осмиофильными включениями встречаются у всех растений. У *V. telephifolia* они характеризуются также наличием многочисленных включений мембранных концентрических струк-

тур. Моно- и полисомы в обилии находятся у всех растений, кроме *C. polymorphum*, который содержит в основном моносомы. У последнего также, в отличие от остальных растений, цитоплазма более просветленная. Очень высока внутриклеточная сопряженность, проявляющаяся в наличии большого количества разных ассоциаций, в особенности у *V. telephifolia*. Следует отметить у всех растений, за исключением *V. telephifolia*, наличие высокой осмиофильтной глобуляции во всех частях клетки (в особенности у *S. flagellaris*). Необходимо указать также на наличие (в особенности после оплодотворения) многокомпонентных цитосегрегем у всех растений (за исключением *V. telephifolia*) и концентрических мембранных структур (в особенности у *V. telephifolia*).

При рассмотрении своеобразия изученных нами растений следует отметить следующее: *C. polymorphum* характеризуется более мощным развитием пластидома; у *S. flagellaris* усилен хондрион; у *P. gelida* обеспечивается необходимый внутриклеточный обмен веществ за счет обоих этих систем; у *V. telephifolia* наличием мощной ультраструктурной организации достигается активное протекание метаболических процессов, что обуславливает слабую способность этого растения к резервированию метаболиков. Следовательно, все исследуемые растения специфичными путями достигают нужного уровня обмена веществ для обеспечения существования в экстремальных условиях, что является их жизненной стратегией при экологической адаптации. Суммируя результаты исследования, можно сказать, что для изученных нами растений субнивального пояса Центрально-Кавказиони характерны: насыщенность органеллами, наиболее их эффективное функционирование, резервирование ассимилянтов и активный обмен веществ.

Одной из важнейших стратегий выживания цветковых растений в экстремальных условиях высокогорий Нахуцишвили и Гамцемлидзе [1] называют прохождение всех фаз развития в короткие сроки в относительно благоприятный промежуток времени года. Этим обстоятельством и объясняются результаты наших исследований, указывающие на то, что в усло-

виях субнивального пояса Центрального Кавказиони в клетках *assimilans* направлено на наиболее эффективное функционирование, в результате чего происходит максимальная мобилизация и реализация адаптационных возможностей, создающие максимум энергетических и метаболических ресурсов. Однако, в связи с частыми и резкими колебаниями жизненнообязательных факторов среды высокогория, особо важными являются репраторная способность и свойства растения к маневрированному метаболизму. Эти последние дают возможность растению переносить нестабильные, нередко стрессовые, ситуации, характерные для этого региона. Преодолению экстремальных условий способствует стратегия адаптации изученных нами растений, выражаящаяся в резервировании ассимилянтов или интенсификации метаболизма за счет увеличения количества и функциональной нагрузки органелл, или же обоих параметров одновременно. При этом следует отметить, что соответственно изменениям факторов среды происходит метаболическая перестройка и связанная с ней интенсификация регуляторных функций клеточных структур, последствием которых является изменение ритма метаболических процессов по ходу онтогенетического развития растений как на клеточном, так и на организменном уровне. При временных изменениях среды, порой самого неожиданного характера, преодолеваются колебания факторов — в основном фенотипической пластичностью многопараметровой, но единой системы клетки. А при повторяющихся изменениях средырабатываются адаптационные реакции на основе генетической вариабельности, с помощью которой стабилизируется ритм онтогенетического развития. Хотя спектр структурных изменений органелл лимитируется параметрами их морфоструктуры, однако преодоление воздействия экстремальных условий может осуществляться наличием широкого диапазона функционирования



каждой органеллы в отдельности и внутриклеточной интегрированной системы клетки в целом. Такая система жизненной стратегии при экологической адаптации особо важна в жизнедеятельности нуклеолярных кле-

ток, так как от этой ткани во многое зависит характер развития и функционирования как отдельных элементов, так и в целом зародышевого мешка, а следовательно, воспроизведения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нахуцишвили Г. Ш., Гамцемли-
дзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных

условиях высокогорий. Л., «Наука», 1984.

2007-2010 კაციასიონის სუბნივალური სარტყელის ზოგიერთი მომენტი
მცნობის შეცვლის ულტრასტრუქტურული მოგანიხილავი

8. იაშვილი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბორბოლის ინსტიტუტი,
თბილისი

რეზიუმე

ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალური სარტყელის ზოგიერთი მოცენარის ნუცელუსის ულტრასტრუქტურა პირებული იქნა შესწავლით. ზოგადად მისთვის დამახასიათებელია, ორგანელთა სიმრავლე, მათი ეფუძნებული ფუნქციონირება, ასიმილაციების რეზერვირების მიღლივი ხარისხი და ნივთიერებათა ეტოური ცვლა; ამასთანავე მაქსიმალური ენერგეტიკული და

მეტაბოლური რესურსების შექმნის საფუძველზე აღაპტაციური შესაძლებლობების მობილიზება და რეალიზაცია. ყოველივე ეს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ნუცელუსის უჯრედების ცხოველმყოფელობისათვის, რადგან მათზე ბევრადა დამოკიდებული ჩანასახის პარკის განვითარება და ფუნქციონირება.

NUCELLAR CELL ULTRASTRUCTURE OF SOME PLANTS IN THE SUBNIVAL ZONE OF CENTRAL CAUCASUS

M. N. IASHVILI

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

Summary

Nucellar cell ultrastructure of some plants in the subnival zone (3100 a. s. l.) of the Central Caucasus has been investigated for the first time. Investigated plants have been characterized by: organelle saturation and their effective functioning, high interorganic integration, and high capacity of assimilant accumu-

lation. Creating maximum energetic and metabolic resources, maximum mobilization and realization of adaptation ability take place. This is most important for nucellar cell vital activity, as the character of embryo sac development and functioning is mainly determined by all this.

УДК 591.134

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ПЕЧЕНИ И СЕРДЦА КУРИНОГО ЗАРОДЫША 11—19 ДНЕЙ ИНКУБАЦИИ

В. А. Гогичайшвили, Н. В. Саламатина, Г. Д. Туманишвили

Тбилисский государственный университет им. И. Джавахишвили

Поступила в редакцию 12.01.90

Исследовалась динамика роста печени и сердца куриных зародышей с 11 по 19-й день инкубации. Определение влажного и сухого веса органов, а также митотического индекса и концентрации (плотности упаковки) ядер в тканях исследованных органов показали, что по форме кривые роста печени и сердца мало отличаются друг от друга, хотя количественные различия и имеют место. Совпадает также динамика изменения митотического индекса (МИ) и концентрации ядер (C_N). Кроме того, на определенных этапах развития зародышей ауксетический рост преобладает над пролиферативным.

Закономерности роста органов изучаются достаточно давно. Однако, несмотря на это, проблема роста продолжает оставаться актуальной, поскольку до последнего времени обнаруживаются особенности, в той или иной степени меняющие наши представления об этом важнейшем компоненте развития. Интересны не только самые общие закономерности роста, но и некоторые частные стороны этого процесса, выяснение которых, несомненно, положительно влияет на понимание явления в целом. Вне всяко-го сомнения важно установить, как соотносится динамика роста одного органа с ростом какого-либо другого органа.

Как известно, рост как организма, так и его частей обычно описывается гладкой S-образной кривой, имеющей довольно длинный линейный отрезок [3, 8, 9, 10, 11, 12]. Предложены соответствующие уравнения, описывающие эти кривые. Обычно предполагалось, что рост происходит за счет размножения клеток (пролиферативный рост). Вклад увеличения объема клеток в рост органов обычно считался менее значительным. Однако уже в 1976 г. было показано, что при линей-

ном характере увеличения влажного веса органа, его сухой вес меняется не линейно, а образует ступени, вследствие чего вся кривая приобретает ступенчатый характер. Подобные данные были получены как для хрусталика, так и для сердца куриных зародышей [3] и привели авторов к заключению, что «ступеньки» на кривой роста того или иного органа компенсируются поступлением в клетки воды, что, в свою очередь, повышает их обмен. При этом предполагалось, что увеличение размеров органа в этом случае происходит без увеличения числа клеток. Недавно подобное явление было обнаружено В. Я. Бродским и его сотрудниками на сердце и печени мышей [1, 2, 6]. Таким образом, по-видимому, можно считать установленным, что в процессе зародышевого развития происходит смена пролиферативного роста ауксетическим.

До настоящего времени не выяснено, происходит ли смена типов роста во всех органах одновременно, или же переход от одной формы роста к другой происходит в разное время. Неясно также, каковы корреляции между различными органами в этом отношении.

С целью решения упомянутых вопросов и более детального исследования закономерностей смены одной

формы роста органов другой и была проведена настоящая работа.

ЗАРЯДОВА
ЗОЛОТОЙ ОКУЛЯР

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для опытов были использованы линейные куриные зародыши. Определения начинали с 11-го и продолжались до 19-го дня инкубации.

С целью исследования динамики и типа роста использовались следующие критерии:

1. Влажный и сухой вес органов. Для определения влажного веса, извлеченные из зародышей печень и сердце взвешивали на аналитических весах (ВЛР200). Сухой вес печени и сердца определяли путем их высушивания в сушильном шкафу при 100°C до тех пор, пока 3 последовательных измерения не давали совпадающих величин.

2. Митотический индекс (МИ). Извлеченные из зародышей печень и сердце после обычной гистологической обработки заключали в парафин. Из полученных блоков готовили срезы толщиной в 5 мкм и подсчитывали в них число митозов на 1000 клеток.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из полученных данных можно заключить, что изменения сухого и влажного веса как печени, так и сердца более или менее соответствуют друг другу. Рассматривая рис. 1, можно заключить, что рост исследованных органов не может быть изображен в виде гладкой S-образной кривой. Действительно, вес обоих изученных нами органов образует как минимум одно плато. Следовательно, в течение определенного времени происходит задержка роста органов. Несмотря на подобие кривых, изображающих изменения влажного и сухого веса органов, между ними наблюдается различие, имеющее немаловажное значение: в то время как влажный вес даже в периоды задержки роста все же несколькорастет, возрастание сухого веса за соответствующий отрезок времени во все прекращается, что соответствует появлению на кривой участка, параллельного оси абсцисс. Как отмечалось выше, подобное расхождение

3. Концентрация ядер (C_N). Одновременно с определением МИ считали число ядер на поле зрения. Полученное число соответствует концентрации ядер в ткани, поскольку срез представляет собой определенный объем. Для установления фактического числа ядер в срезе использовали поправку на диаметр ядра, предложенную Эберкромби [5], а именно

$$C_N = F \frac{d}{d + t}, \text{ где } C_N - \text{концентрация ядер; } F - \text{число ядер, полученное при реальном подсчете; } d - \text{средний диаметр ядер; } t - \text{толщина среза. Диаметр ядер измерялся с помощью обычного окуляромикрометра МОВ-1. Измеряли по 100 ядер на зародыш. Для микроскопических исследований на каждую точку брали по 5 зародышей.}$$

4. Вес зародыша. Взвешивание производилось так же, как и взвешивание органов.

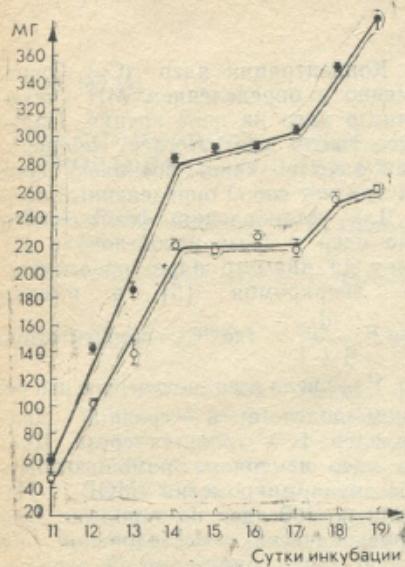
кривых влажного и сухого веса отмечено и при исследовании хрусталика куриного зародыша [4], а также сердца [3].

Следует подчеркнуть, что изменение веса всего зародыша 11–19 суток инкубации имеет линейный характер (рис. 2). Следовательно, «ступеньки» на кривых, изображающих изменения веса печени и сердца, не могут быть объяснены техническими причинами, влияющими на рост зародыша в целом.

Сравнение кривых роста исследуемых органов показало, что печень в изученный период времени растет несколько равномернее, чем сердце. Кроме того, за исследованный срок влажный вес печени возрастает в 5,5 раз, а сухой в 5 раз, тогда как влажный и сухой вес сердца возрастает лишь в 2,5 и в 2,8 раза соответственно.

Для более полной характеристики роста печени и сердца куриных зародышей были предприняты определение

ния митотического индекса (МИ) и концентрации ядер (C_N) — рис. 3 и 4.



а

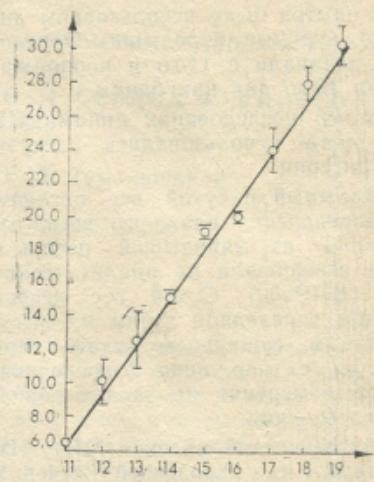
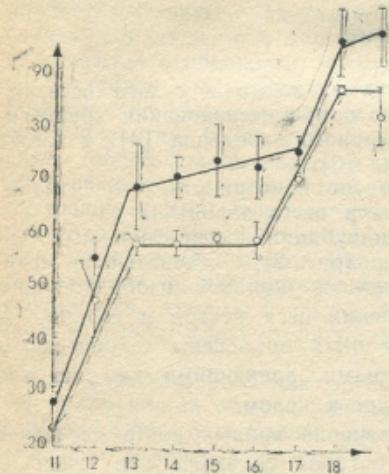


Рис. 2. Изменения влажного веса всего зародыша в течение 11—19 суток инкубации; ось абсцисс — сутки инкубации; ось ординат — вес зародыша в мг



б

Рис. 1. Динамика влажного и сухого веса печени и сердца куриных зародышей 11—19 суток инкубации: а — изменения веса печени; б — веса сердца; черные кружочки — влажный вес органа; белые — сухой вес; ось абсцисс — сутки инкубации; ось ординат — вес органа в мг

402

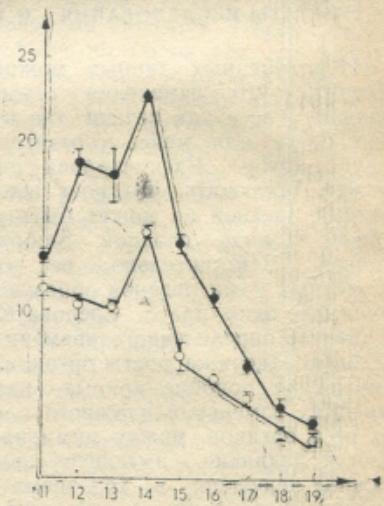


Рис. 3. Изменения митотического индекса в ткани печени и сердца куриного зародыша в течение 11—19 суток инкубации; ось абсцисс — сутки инкубации; ось ординат — митотический индекс: черные кружочки — МИ печени; белые — МИ сердца

Довольно высокие значения обоих упомянутых величин свидетельствуют о том, что в первой половине изученного нами периода развития куриных зародышей рост органов определялся в основном пролиферативный компонент. Хотя, по-видимому, и в этом случае имеет место рост объема клеток и пролиферация клеток вносит более весомый вклад в возрастание веса органов. Обращает на себя внимание увеличение скорости роста органов у зародышей 14 дней инкубации, которому соответствуют максимумы на кривых МИ и C_N (рис. 3 и 4).

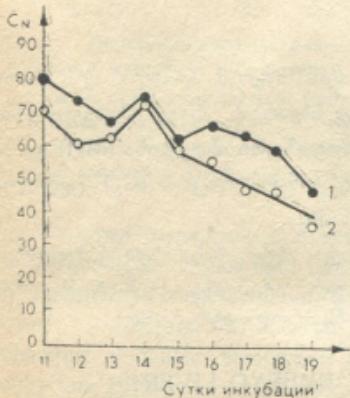


Рис. 4. Изменения концентрации ядер (C_N) в ткани печени и сердца куриного зародыша в течение 11—19 суток инкубации: ось абсцисс—сутки инкубации; ось ординат— C_N ; черные кружочки— C_N в ткани печени, белые— C_N в ткани сердца

После 15-го дня инкубации картина существенно меняется, а именно при неуклонном снижении МИ и C_N происходит увеличение влажного веса органов. При этом МИ приближается к нулю, а C_N , по всей вероятности, стремится к величине, ха-

рактеризующей равновесное состояние в соответствующей ткани. Отставание сухого веса от влажного указывает на то, что увеличение объема органа в известной мере происходит за счет поступления в клетки воды. Следует подчеркнуть, что и в этом случае речь может идти лишь о преобладании какой-либо нормы роста, а не полного сведения к ней увеличения размеров органа.

Нельзя не признать, что наши результаты не дают основания полагать, что рост печени и сердца полностью изучен, а его закономерности окончательно установлены. Не удается объяснить, например, довольно резкое повышение веса органов между 16 и 19-ым днями инкубации, сопровождающееся неуклонным снижением МИ. Обращает на себя внимание также и то, что при снижении C_N с приблизительно одинаковой крутизной вес печени и сердца возрастает неравномерно.

Несмотря на то, что некоторые вопросы, относящиеся к процессу роста печени и сердца куриного зародыша, требуют дополнительных исследований, некоторые выводы уже могут быть сделаны. Нам кажется несомненным, что: рост органов, в противоположность росту всего зародыша, происходит неравномерно и не описывается гладкой S-образной кривой; рост органов происходит как пролиферативным, так и ауксистическим (за счет увеличения объема клеток) путем (при этом эти формы роста осуществляются в основном одновременно с попараллельным преобладанием одной из них); рост печени и сердца происходит более или менее синхронно, на что указывает подобие кривых их роста (однако подобный вывод не может быть распространен на все органы); рост печени заметно опережает в темпе рост сердца.

ЛИТЕРАТУРА

- Бродский В. Я., Арефьева А. М., Цирекидзе Н. Н. Цитология, 25, 3, 266—271, 1983.
- Бродский В. Я., Цирекидзе Н. Н., Арефьева А. М. Цитология, 25, 4, 434—439, 1983.
- Давиташвили А. Н. Сообщение АН ГССР, 80, 3, 737—739, 1975.
- Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных, «Наука», М., 1976.
- Туманишвили Т. Г. Сообщение АН ГССР, 82, 1, 209—212, 1976.

6. Abercrombie M. Anat. Res., 94, 230—247, 1946.
7. Brodsky V. Ja. Uryvaeva I. V. Genome multiplication in growth and development. Biology polyploid cells, Cambridge Univ., Press, Cambridge, London, New York, Rochelle, Melbourne, Sydney, 1985.
8. Fabens J. A. Growth, 29, 265—279, 1965.
9. Laird A. K. Growth, 29, 249—263, 1965.
10. Laird A. K., Sylvanus A. D. Barton A. D. Growth, 29, 233—248, 1965.
11. Spenser R. P., Coulombe B. S. Growth, 30, 277—284, 1966.
12. Summers W. C. Growth, 30, 333—338, 1966.

ჩათმის ჩანასახის ღვიძლისა და გულის ზრდის კანონზომიერებაზი
ინკუბაციის 11—19 ღღების განვალობაში

3. გოგიაშვილი, 6. სალამათიძე, 8. თუმანიშვილი

ი. ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

რეზიუმე

შესწავლის იქნა ქათმის ჩანასახის ღვიძლისა და გულის ზრდის დინამიკა ინკუბაციის 11—19 ღღებში.

გამოსაყვლევა ორგანოთა ნედლი და მშრალი წონის, აგრეთვე მიტოზური ინდექსისა და ქსოვილში ბირთვების კონცენტრაციის განსაზღვრამ გვიჩვენა, რომ ღვიძლისა და გულის ზრდის მრუდები ფორმით მცირდედ განსხვავდებიან ერთმა-

ნეთისაგან, მაგრამ აღვილი აქვს რომელი მნიშვნელოვანი სხვაობას. ასევე ემთხვევა ერთმანეთს მიტოზური ინდექსისა (MI) და ბირთვების კონცენტრაციის (C_N) ცვლილებათა დინამიკა.

გარდა ამისა, ჩანასახთა განვითარების გარევეულ ეტაპებზე აუქსეტური ზრდა ჭარბობს პროლიფერატიულს.

THE GROWTH REGULARITY OF THE CHICK EMBRYO LIVER AND HEART DURING 11—19 DAYS OF INCUBATION

V. A. GOGICHAISHVILI, N. V. SALAMATINA, G. D. TUMANISHVILI

I. Javakhishvili State University, Tbilisi

Summary

The dynamics of growth of the chick embryo liver and heart during 11—19 days of incubation was studied.

Observations have shown that the growth curves of wet and dry weight, mitotic index and concentration of nuclei hardly differ from each other, but there

are quantitative differences. Similar is also the dynamics of changes in mitotic index and nuclear concentration. In addition, at definite stages of embryo development the cell volume growth predominates over the proliferative growth.

УДК 561.551.782

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

РОД CASTANEA В ПАЛЕОФЛОРЕ КАВКАЗА

Л. Т. Челидзе

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

Поступила в редакцию 01.03.89

Детальное изучение ранее существующего, а также собственного палеоботанического материала по каштанам Кавказа позволило установить четыре ископаемых вида по отпечаткам листьев: *Castanea gigas* (Goepp.), *Iljinskaja*, *Castanea longifolia* Borsuk, *Castanea pliosativa* Kol., *C. sativa*. Первые два из них — вымершие формы, аналоги которых ныне имеются в Китае и Японии. *Castanea pliosativa* — тоже вымерший вид, оставивший в Закавказье и в Средиземье своего потомка *Castanea sativa* Mill.

Род *Castanea* относится к подсемейству *Castaneoidea* семейства *Fagaceae*, представленного современными родами *Castanea*, *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Tribulus* и одним вымершим родом *Dryophyllum* [9].

Каштаны встречаются в северном полушарии между тропиком Рака и 45° с. ш. в трех обособленных друг от друга местах: в Средиземье, в Восточной Азии (Китай, Япония, Корея) и на Атлантическом побережье Северной Америки, повсюду в местностях с гористым рельефом.

В роде различают две секции: *Eucastanop* и *Balanocastanop*, которые содержат 12 видов, из которых на Кавказе растет лишь один — *Castanea sativa* Mill.

Представители отдельных секций распространены следующим образом. Секция *Eucastanop*: Восточная Азия (3 вида), Северная Америка (1 вид), Средиземье и Кавказ (1 вид). Секция *Balanocastanop*: Восточная Азия (1 вид), Северная Америка (6 видов).

Каштаны — высокие деревья, кустарники или кустарнички. Это растения теплого, умеренно-влажного климата, близкого к субтропическому. Каштан теневыносливее дуба, но уступает в этом отношении грабу, буку и пихте.

Ареал каштана на Кавказе охватывает Закавказье (за исключением южного и юго-западного Закавказья). В Восточном Закавказье *C. sativa* дико растет только в Азербайджане и в бассейне р. Алазани. На Северном Кавказе встречается небольшими насаждениями в бассейне р. Белой.

В Западном Закавказье максимум лесов каштана сосредоточен между 300—700 м абсолютной высоты. Нижний горный пояс Колхиды иногда называют поясом каштана по широко распространенным в нем каштановым и буково-каштановым лесам.

Экологическая амплитуда каштана уже, чем у бука. Основную область его распространения составляет узкая и прерывистая полоса в нижней части буковой зоны.

Кавказский *Castanea sativa* в настоящее время не однороден морфологически, но по сравнению с буком и дубом имеет мало форм. Каштан на Кавказе имеет рано и поздне цветущие плодоносящие расы, отличающиеся по величине, форме и цвету плодов и различные по характеру строения игол на плоское.

Для каштановых лесов, которые приурочены к мягкому средиземноморско-атлантическому климату, характерно наличие вечнозеленых пород и лиан во втором ярусе и в подлеске.

Ключ для определения ископаемых и современных видов *Castanea* Кавказа по листьям

| Параметры | Ископаемые | | | Современный <i>Castanea sativa</i> |
|-------------------------|--|--|--|--|
| | <i>Castanea gigas</i> | <i>Castanea longifolia</i> | <i>Castanea pilosativa</i> | |
| Форма и размеры листьев | Продолговато-ovalная, широко-продолговатая, длиной 7—20 см, шириной 5—9 см | Узко-продолговатая | Продолговатая, широко-линейная, ланцетно-ланцетная, иногда ланцетная, длиной 5—23 см, Шириной 2,3—4 см, но не больше 4 см | Эллиптическая, продолговато-яйцевидная в затененных частях кроны и продолговато-ланцетная в освещенных местах, длина 8—25 см, ширина 5—10 см |
| Основание | Широко-округлое, широкое слегка сердцевидное | Округло-клиновидное | Широко-клиновидное, клиновидное, широкое слегка выемчатое | Широко-клиновидное, узко-клиновидное, слегка сердцевидное |
| Верхушка | Треугольная, острая, постепенно суженная | Острая, кончается зубцами | Постепенно-оттянутая-заостренная | Заостренная, постепенно сбегающая к вершине |
| Зубцы | Крупные, иногда небольшие, треугольные, несколько крючковидные. Никогда не бывают в виде равнобедренного треугольника и никогда не имеют длинных щетинок. Начинаются от 1—2-й пары вторичных жилок | Короткие, тонкие, щетиновидные, начинаются с окончания первой пары вторичных жилок | Размеры меньше, чем у <i>C. gigas</i> ; клиновидно-изогнутые, с округлой горбатой наружной стороной, с коротким остревидным окончанием, направлены косо вверх. Начинаются обычно от 3-й пары вторичных жилок, иногда от самого основания листа | Крупные, острые, загнутое кверху, оканчивающиеся тонким острием или мелкие редуцированные почти до щетинок |
| Вторичные жилки | Слегка отогнутые и веерообразно расходящиеся, в числе 11—19 пар | Прямые, в числе 19—22 пары | Слегка дугообразно изогнутые, отогнутые в нижней части листа и веерообразно расходящиеся, в числе 11—24 пары | Слегка дугообразно изогнутые, отогнутые в нижней части листа, в числе 12—30 пар |
| Третичные жилки | Редкие, рыхлые | Редкие, перпендикулярны вторичным или проходят к ним под острым углом | Редкие, несколько косо расположенные по отношению к вторичным, на расстоянии 2—3 мм друг от друга | Редкие, перпендикулярны вторичным в положение полупластинки, прилегающей к глашине жилке, тогда как в глашине части многие проходят под острым углом |
| Вставочные жилки | Не имеются | Не имеются | Не имеются | Не имеются |

В буковых лесах вечнозеленые растения еще заходят в подлесок, но уже редко встречаются во втором ярусе и играют значительно меньшую роль.

Для диагностики ископаемых видов каштана по листьям, по мнению И. А. Ильинской [1], существенное значение имеет форма листа, его основание, особенности зубчатости, наличие или отсутствие вставочных жилок.

Колаковский [3] считает, что по общему типу строения и жилкования, листья *Castanea pliosativa* мало отличаются от листьев современного *Castanea sativa*. Основным и существенным отличием *Castanea pliosativa* является то, что листья у него никогда не бывают шире 4 см, в то время как у современного *Castanea sativa* они большей частью широкие — до 10 см. По И. А. Ильинской [2], *C. pliosativa* отличается от *C. gigas* высоким начинаящимися, с 3-й пары вторичных жилок, зубцами, их меньшей величиной и другой формой.

По нашим наблюдениям листья *C. gigas* и *C. pliosativa* четко отличаются друг от друга только по ширине листовой пластинки; по остальным признакам они могут перекрывать друг друга.

Сведения о времени появления каштана на Кавказе дают палеоботанические материалы.

На Кавказе в ископаемом состоянии сравнительно многочисленны пыльцевые зерна каштана, а отпечатки листьев и плодов единичны. Большинство отпечатков листьев имеют плохую сохранность, часто в виде фрагментов листьев, которые трудно поддаются достоверному определению.

Самые ранние по возрасту остатки (пыльца) на Кавказе, отнесенные к роду *Castanea*, приводятся из нижнеалеоценовых отложений Северного Кавказа [11] и из среднего эоцена — среднего олигоцена Закавказья [12].

По макроостаткам появление рода на Кавказе отмечается лишь с сарматского времени.

Раньше отпечатки каштанов относились к трем видам: *Castanea atavia* Ung., *C. kubinii* Kov., *C. Ungerii* Heer. Позже эти виды были объединены в один — *Castanea atavia* Ung., который в своем новом значении широко употреблялся палеоботаниками. Под этим названием описаны разные ви-

ды каштанов, некоторые дубы и кастанопсисы.

И. А. Ильинская [1, 2] провела рецензию всего материала по каштанам и установила лектотип для *Castanea atavia* Ung.

По данным И. А. Ильинской [2] под названием *Castanea atavia* Ung. были описаны остатки *Castanea gigas* (Goep.) Планска из сарматских отложений Восточной (Джава, Патардзеули, Уджарма, Норио) и Западной (Ормети, Тхинвали) Грузии [15], а по нашему мнению — из мэотических (Чочхати) отложений Гурии [13], киммерийских (Дуаб) отложений Абхазии [4] и верхнесарматских (Армавир) отложений Северного Кавказа [8].

Castanea pliosativa Kol. впервые описана из pontических отложений Кодора [3]. По данным И. А. Ильинской [2] под названием *Castanea atavia* Ung. были описаны остатки *Castanea pliosativa* Kol. из среднесарматских (Бармыш, Мугудзырхва) отложений Абхазии [5], а по нашему мнению, — остатки из pontических (Пицунда) и среднеплейстоценовых (Гумиста) отложений Абхазии [6, 14].

Castanea longifolia Borsuk на Кавказе впервые по листьям определен нами из мэотиса Абхазии (Геджири). Из современных видов к нему очень близок японский каштан *Castanea crenata* Siebold et Zucc., Каштаны типа японского *C. crenata* встречаются на Кавказе начиная со среднего эоцена. Пыльца типа *Castanea crenataeformis* Samig. обнаружена в отложениях Ахалцихской депрессии (Южная Грузия) от среднего эоцена до среднего олигоцена [12].

В киммерийских отложениях Западной Грузии [10] Н. Д. Мчедлишвили отмечает пыльцу трех типов: *Castanea* sp. I близок к *Castanea crenata*, а *Castanea* sp. 3 — к *Castanea dentata* Borkh., произрастающему в приатлантической Северной Америке. Оба вида входят в ту же секцию *Eucastanop*, что и *Castanea sativa* Mill., однако *Castanea crenata* является более холдоустойчивой породой, чем *Castanea sativa* и *Castanea crenata*.



Ископаемые листья, сходные с *Castanea dentata*, на Кавказе пока не обнаружены.

Castanea sativa по листьям определен из мэотиса (Геджира, Галидзга) и верхнего плиоценена (Сухуми) Абхазии [7, 16], по плодам — из чаудинских (Чахвата) и узуналарских (Цкалицминда) отложений Гурии [17, 18]. Пыльцевые зерна *Castanea sativa* Mill. обнаружены в отложениях Западной Грузии от конца по голоцен включительно [19, 20].

Что касается других ископаемых остатков каштана на Кавказе, то некоторые из-за плохой сохранности не поддаются определению, другие же, по нашему мнению, можно пока что определить до рода.

При тщательном изучении существ-

ующего палеоботанического материала Кавказа по роду *Castanea* выявилось, что для палеофлоры Кавказа пока что установлено 6 ископаемых видов каштана. Из них по отпечаткам листьев определены лишь четыре: *C. gigas*, *C. longifolia*, *C. pliosativa*, *C. sativa*, а по плодам — один вид *C. sativa* и три вида по палинологическим данным: *C. sativa*, *C. dentata*, *C. crenata*.

Castanea dentata, *C. longifolia* и *C. gigas* — вымершие виды, аналоги которых ныне имеются в Японии, Китае и Северной Америке. *Castanea pliosativa* — тоже вымерший вид, оставивший на Кавказе своего потомка *Castanea sativa* Mill.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильинская И. А. В сб.: Систематика и эволюция высших растений, «Наука», Л., 1980.
2. Ильинская И. А. В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, 2, «Наука», Л., 1982.
3. Колаковский А. А. Плиоценовая флора Кодора, Сухуми, 1964.
4. Колаковский А. А. Тр. Сухумского бот. сада, II, 1958, 332—333.
5. Колаковский А. А., Шакрыл А. К. Тр. Сухумского бот. сада, 22, 1976, 116—117.
6. Колаковский А. А. Тр. Сухумского бот. сада, 14, 1962, 41—43.
7. Колаковский А. А. Тр. Сухумского бот. сада, 7, 1952, 103—104.
8. Кутузкина Е. Ф. Тр. БИН АН СССР, 8, 5, 1964, 196—197.
9. Меницкий Ю. Л. Дубы Азии, «Наука», Л., 1984.
10. Мchedlishvili N. D. Flora и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа, АН ГССР, Тбилиси, 1963, 106—107.
11. Панова Л. А. В сб.: Палеомикрофитологические исследования для целей стратиграфии, АН СССР, М., 1980, 66—79.
12. Панова Л. А., Малигонова Е. Ю., Табачникова И. П. В сб.: Споры и пыльца в отложениях фанерозоя, АН СССР, Л., 1984, 74—93.
13. Пурцеладзе Х. Н., Цагарели Е. А. Мэотическая флора Юго-Западной Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1974.
14. Ратiani И. К. Тр. Сухумского бот. сада, 13, 1960, 60—61.
15. Узладзе М. Д. Труды ГИН-а, АН ГССР, VIII (ХIII), Тбилиси, 1955, 36—39.
16. Челидзе Л. Т. Сообщения АН ГССР, 122, 1, 177—179, 1986.
17. Чочиева К. И. Flora и растительность чаудинского горизонта Гурии, «Мецниереба», Тбилиси, 1965.
18. Чочиева К. И. Узуналарская флора Цкалицминда, «Мецниереба», Тбилиси, 1980.
19. Шатилова И. И., Мchedlishvili N. Sh. Палинологические комплексы чаудинских отложений Зап. Грузии и их стратиграфическое значение, «Мецниереба», Тбилиси, 1980.
20. Шатилова И. И. История развития позднеплиоценовой растительности Западной Грузии, «Мецниереба», Тбилиси, 1984.

ღ. პალიტე

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ღ. დაცითაშვილის სახელმის
 პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

არსებული და საკუთარი პალეობოტანიური მასალის დეტალურად შესწავლის
 საფუძველზე კავკასიის პალეოფლორისა-
 თვის ფოთლების ანაბეჭდების მიხედვით
 დადგნილია წარმოს 4 სახეობა: *Castanea*
gigas (Goepp.) Iljinskaja, *Castanea* *longifolia* Borsuk, *Castanea* *pliosativa* Kol.,

Castanea *sativa* Mill. ამ სახეობის ებიდან პირვე-
 ლი სამი გადაშენებულია. *C. longifolia* და *C.*
gigas ანალოგები დღეისათვის გვხვდებიან ჩი-
 ნეთა და იპონიაში, ხოლო *C. pliosativa*-
 შთამობებალი—ამიერკავკასიასა და ხმელთაშუა-
 ზლეისპირეთში

THE GENUS CASTANEA IN THE PALEOFLORA OF THE CAUCASUS

L. T. CHELIDZE

L. D. Davitashvili Institute of Paleobiology, Georgian Academy
 of Sciences, Tbilisi

Summary

On the basis of studying in detail
 the existing paleobotanical material about
 the genus of *Castanea*, 4 fossil species
 were established. They are: *Castanea* *gi-*
gas (Goepp.) Iljinskaja, *C. longifolia*
 Borsuk, *C. pliosativa* Kol., *C. sativa*

Mill. The former two extinct species now
 have analogues in China and Japan. *Castanea* *pliosativa* Kol. is an extinct species
 too. Its descendants are found now in
 the Transcaucasian and Mediterranean
 areas.

УДК 579.28

მინისტრის
სამსახური

თავისუფლად მცხოვრები აზოტმაჟიდისირებელი ასოციაციების
ნიტროგნინაზული აქტივობის უსაფრთხოების

დ. პატარაია, ვ. ავითაძე, ნ. ჭოშჩიძე

საქართველოს მცხოვრების უსაფრთხოების მინისტრის ინსტიტუტი,
თბილისი

შესწავლილია თავისუფლად მცხოვრები აზოტმაჟიდისირებელი ბაქტერიების ასოციაციების და მათი ნიტროგნინაზული აქტივობა გამოვლენილია, რომ შერეულ კულტურებში ნიტროგნინაზული აქტივობა უფრო მძლავრი და მდგრადი, ვიდრე მონიცულტურაში. შესწავლილია 160 აქტინომიციურის ცალულობის დაშლის უნარი. გამოვლენილია მათ შერის აქტიური შემთხვევა და დაგვინილია სიმინდის თესლის გადასაცემი „აგამეთის თეთრის“ სტერილურად გალევების პირობები.

არაბარკოსანი მცხნარეების რიზოსფეროსა და ფილოსფეროზე სახლდებიან ახალი უცნობი აზოტფიქსაციის უნარის მქონე თავისუფლად მცხოვრები მიკროორგანიზმები. ცნობილი აზოტფიქსაციის ფორმებისაგან განსხვავებით მათ მიიღეს სახელწოდება ასოციაციური აზოტფიქსაციორებისა [2]. ასოციაციური აზოტფიქსაციის ყველაზე მნიშვნელოვანი მიღწევა ის არის, რომ აზოტფიქსაციის მასშტაბი მცხნარის თანაბოძისა გაცილებით მეტია, ვიდრე ნიადაგში. ბუნებრივ პროცესებში ასოციაციური აზოტფიქსაციის პროდუქტულობა განისაზღვრება აგრეთვე ნიადაგის ტენიანობით და მასში მინერალური აზოტის არსებობის დონით [7]. ასოციაციური აზოტფიქსაცია ყველაზე ძლიერად მიმდინარეობს მცხნარის რიზოსფეროში მისი განვითარების აქტიურ პერიოდში. აზოტფიქსატორი ბაქტერიები ნიადაგში უამრავია და მათი აქტივობა გაცილებით მეტია, როდესაც ისინი ვითარდებიან ცალულობის დაშლის მიკროორგანიზმებთან ერთად

ასოციაციაში [3, 6]. ბოლო ხანებში გაფართოვდა შერეული კულტურების გამოყენება ბუნებრივ ასოციაციებში. ბუნებრივი მიკროორგანიზმები არსებობენ თანასაზოგადოებაში სხვადასხვა პოპულაციების სახით, რომელიც ერთმანეთთან არიან მყიდროდ დაკავშირებული და განაზორებულებენ ნივთიერებათა ცელს. მიზრაციულ უპირატესობა შერეულ კულტურებისა მონიკულტურებთან არის შემდეგი:

1. რთული არაერთვაროვანი სუბსტრატის გარდაქმნის უნარი.
2. რთული ორგანული ნივთიერების მინერალიზაცია.
3. ორგანული ნივთიერების ბიოტრანსფორმაციის უნარი.
4. მდგრადობა ტოქსიკური ნივთიერებების, მათ შერის მიმიქე მეტალების მიმართ.
5. მაღალი პროდუქტიულობა.
6. მდგრადობა გარემო ფაქტორების ცელილებების მიმართ.
7. შესაძლებელი უნარი გენეტიკური ინფორმაციის გაცვლის სხვადასხვა სახეობებს შორის [5].

ვათოდინა

თავისუფლად მცხოვრები აზოტმაჟიდისირებელი ბაქტერიების ასოციაციების ნიტროგნინაზულ აქტივობას ვსწავლობდით

დონაშივაში აცეტილენის მეთოდით [8]. გამოვიყვინით *Azospirillum brasiliense* Г-3 ბუნებრივი ცვალებაზობა მინერალურ



და ორგანულ საკვებ არეებზე [1]. გამოვყავით ნიადაგიდან აქტინომიცეტების შტამი *Geodermatophilus obscurus* და შევისწავლეთ მისი ბიოლოგიური თვისებები. ჩავატარეთ უჯრედის კედლის ანალიზი ლეშევალის მეთოდით [4, 9]. აქტინომიცეტე-

ბის მიერ ცელულოზის დაშლის უნარი განვხაზღვრეთ გეტჩინსონის საკვებ ანტიცელულის [1], ხოლო *Promicromonospora citreae* ცელულოზის დაშლის უნარი შევისწავლეთ სომოვისა და ნელსონის მიხედვით [10, 11].

ზაღვაზა და მათი განხილვა

განსხვავებული ასოციაციების მისაღებად აღვტოლი გვერნდა აზორმაფიქსირებელი შტამი *Azospirillum brasiliense* Г-3, *Geodermatophilus obscurus*, ალულინის დაშლელი *Promicromotiospora citreae* და *Pseudomonas fluorescens*. *Azospirillum brasiliense* Г-3 გამოყოფილია ლომის რიზოფერონდან ერთერთი ჩენთაგანის მიერ და გამოკვლეულია მისი მორფოლოგიურ-კულტურალური თვისებები. შესწავლილია *Azospirillum brasiliense* Г-3 ბუნებრივი ცვალებადობა, გამოვლენილია, რომ კულტურა შედგება ორი განსხვავებული ფორმის და ფერის კოლონიებისაგან. უჯრედების რაოდენობა და გამოვლენის ხარისხი დამკიდებულია საკვები არის შემადგენლობაზე. დადგენილია, რომ ვარდისფერ და თეთრი ფერის კოლონიებს ახასიათებს

აზორფიქსაციის უნარი. მათ შორის გამოვლენილია ორი შტამი, რომელიც მშობლიურ ფორმასთან შედარებით მაღალი ნიტროგენაზული აქტივობით ხასიათდება. *Geodermatophilus obscurus* გამოყოფილია წაბლა ნიადაგიდან. შესწავლილია მისი მორფოლოგიური, კულტურალური, ბიოქიმიურ-ფიზიოლოგიური, ანტიგონისტური თვისებები და უჯრედის კედლის შემაღებულობა. დადგენილია, რომ შტამი თავისი ნიშან-თვისებებით მიეკუთხება *Geodermatophilus obscurus* Ludenman-ს [4]. გამოკვლეულია ამ შტამის ბუნებრივი ცვალებადობა. დადგენილია, რომ მშობლიურ შტამს გააჩნია უფრო მაღალი აზორფიქსაციის უნარი, ვიდრე მისგან გამოყოფილ ვარიანტებს.

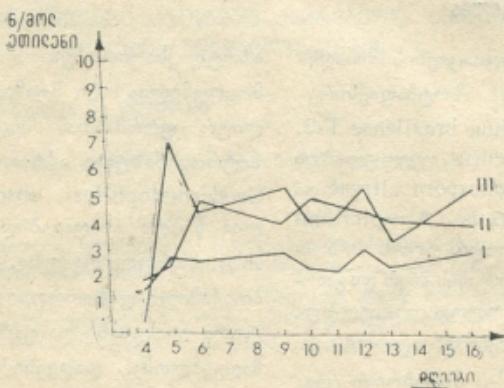
ცხრილი

მიკრობრეგანიზმთა სხევადსხევა ასოციაციის აზორფიქსაციის უნარი (ნიტროგენაზული აქტივობა, ნ/მოლ ეთოლენი 1 მლ საკვებ არეზე; აცეტიცენის შემოლოდნები)

| ასოციაცია | უნარის მოხსნის ვარა დონეების მიხედვით | | | |
|---|---------------------------------------|------|------|------|
| | 4 | 10 | 16 | 18 |
| <i>Azospirillum brasiliense</i> Г - 3 | 1,65 | 2,43 | 3,07 | 3,42 |
| <i>Azospirillum brasiliense</i> Г - 3 + <i>Geodermatophilus obscurus</i> 2'ЛД | 2,83 | 3,07 | 3,54 | 1,78 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>G. obscurus</i> + <i>Promicromonospora citreae</i> 7260 | 2,12 | 3,30 | 3,42 | 2,95 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>G. obscurus</i> + <i>Pseudomonas Fluorescens</i> | 2,24 | 2,88 | 2,83 | 2,4 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>Prom. citreae</i> 7260 | 1,88 | 4,95 | 4,01 | 2,95 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>Prom. citreae</i> + <i>G. obscurus</i> II | 2,24 | 3,54 | 4,95 | 2,00 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>G. obscurus</i> | 2,59 | 4,01 | 3,66 | 1,29 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>Pseudomonas Fluorescens</i> | 3,18 | 3,42 | 4,01 | 5,43 |
| <i>A. brasiliense</i> + <i>G. obscurus</i> + <i>Pseudomonas Fluorescens</i> | 0,47 | 4,25 | 5,31 | 10,6 |

რიგ მკელევართა აზრით ნიადაგის მიკროორგანიზმების აზოტმაჟუქსირებელი აქტივობა გაცილებით მეტია შერეულ ფულტურებში, ველულობის დამშენებლ მიკროორგანიზმებთან ერთად [3, 6].

აქტინომიცეტებს ვზრდით გეტჩინსონის საკვებ არეზე. ღალავნილია, უსაკუთრებული კულტურიდან 107 შტამი ან ინტენსიული საკვებ არეზე, ე. ი. არ პქონდა ცალულობის დაშლის უნარი. 35 აქტინომიცეტი სა-



სურ. 1. ასოპირიების ნიტროგენაზელი აქტივობა: I—*Azospirillum brasiliense* Г-3, II—*A. brasiliense* + *Promicromonospora citreae*; III—*A. brasiliense* + *Geodermatophilus obscurus*+*Pseudomonas Fluorescens*



სურ. 2. სიმინდის ზრდის ინტენსივობა კონტროლთან შედარებით თესლის აქტინომიცეტით ინფიცირებისას

თმისათვის, რომ გამოვევლინა ცელულოზის დამშენებელი აქტიური შტამი საქართველოს ბუნებრივი სუბსტრატებიდან (ნიადაგი, თერმული წყლები) გამოყოფილ

შეალო ზრდის უნარს ამერავნებდა ფილტრის ქაღალდზე, ხოლო დანარჩენი კი შედარებით ინტენსიური განვითარებით ხსნდიდებოდა. მთ შორის შევარჩიეთ კულტურა



Promicromonospora citreae 7260 და გან-
კაზლერეთ მისი აქტივობა ნელსონისა და
სომოხის შეთოლით. ოღონჩნდა, რომ *Prom.
citreae* ხასიათდება ცელულოზის დაშლის კა-
გი უნარით, კერძოდ მისი აქტივობა ტოლია
0,92 ერთ/მლ ფილტრის ქაღალდის მიხედვით.

Pseudomonas fluorescens გამოყოფი-
ლია სიმინდის რინოსფეროდან. სხვადა-
სხვა ასოციაციების მისაღებად აღებული
გვქონდა ზემოთ ჩამოთვლილი ოთხი კულ-
ტურა. ბუნებრივ პირობებთან მიახლო-
გდის მიზნით შევისწავლეთ რეა განსხვავე-
შული ასოციაციის აზოტფექსაციის უნა-
რი (ცხრილი). კონტროლად აღებული
გვქონდა მონკულტურა *Azospirillum
brasiliens* Г-3. აქტივობას კაზლერავდით
დინამიკაში, გამოვლინდა, რომ შერეულ
კულტურებში ნიტროგენული აქტივობა
უფრო მაღალია, ვიდრე მონკულტურაში,
ვრაფიქზე ნათლადაა გამოხატული, რომ
განსაკუთრებით ინტენსიური აზოტის ფიქ-
საციონ ხასიათდებოდა ასოციაცია: *Azospirillum
brasiliense* Г-3 + *Promicromonospora citreae* და *Azospirillum brasiliense* Г-3 + *Geodermatophilus obscurus* + *Pseudomonas fluorescens*.

შემდგომ მიზნად დაეისახეთ შევვაწვდება და
ლა ზემოთ სენტრული ოთხივე კულტურული გვქონდა
ზეგავლენა სიმინდის თესლის ჭიშმა „აჯამე-
თის თერტიი“ გაღვივების ინტენსიურიაზე:
მიკროორგანიზმებს გზრდიდით კარტოფი-
ლის სავეგბ არეზე. განვითარების მეზურე
დღეს სიმინდის თესლს ვასნებოვნებდათ
ბაქტერიებით. გაღვივებისას თესლი სოკო-
თი იფარებოდა. ამ მოვლენის ასაკილებ-
ლად შევისწავლეთ სიმინდის თესლის სტე-
რილურად გაღვივების პირობები. მრავა-
ლი ანტისეპტიკის გამოყენების შემდეგ და-
ვაღიინეთ თესლის გაღვივებისათვის ოპ-
ტიმალური პირობები: სულემის 0,25 %
სსნარი, ექსპონტი 10 წუთი. ჩატარებუ-
ლი ექსპერიმენტის შემდეგ გამოვლინდა,
რომ *Azospirillum brasiliense*, *Geodermatophilus obscurus*, *Pseudomonas fluorescens*-
Promicromonospora citrea სიმინდის თეს-
ლის ინფიცირების შემთხვევაში, აღილი აქტი-
ვუნარის ინტენსიურ ზრდა-განვითარებას
(სურათ).

მრავალ, ჩვენ მიერ შესწავლილია თა-
ვისუფლად მცხოვრები აზოტმაფიქსირე-
ბელი ბაქტერიების ბიოლოგიური თვისე-
ბები და სხვადასხვა ასოციაციაში მათი
აზოტფექსაციის უნარი.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Т. В., Владимира-
ская М. Е. Большой практикум по
микробиологии, М., 1962.
- Кретович В. Л. Усвоение и метаболи-
зм азота у растений, М., «Наука»,
1987.
- Калининская Т. Л. Азотфиксация в
лесных биогеоценозах, М., «Наука», 1987.
- Краткий определитель бактерий (под ре-
дакцией Берга), М., 1980.
- Лобак Л. Г., Золашко М. В. Био-
технология—сельскому хозяйству, М., 1988.
- Умаров М. М. Изв. АН СССР, Сер.
биол., I, 93—100, 1982.
- Умаров М. М., Куракова Н. Г.,
Садыков Б. Ф. Минеральный биоло-
гический азот в земледелии СССР, М.,
1982.
- Hardy R. W. Plant Physiol., 48, 5, 11—
85, 1968.
- Lechevalier M. P., Lechevalier
N. H. Intern. J. Syst. Bacteriol., 20, 435—439,
1970.
- Nelson H. S. Biol. Chem., 153, 2, 375—
379, 1944.
- Somogi M. J. Biol. Chem., 125, 19—23,
1952.

К ИЗУЧЕНИЮ НИТРОГЕНАЗНОЙ АКТИВНОСТИ
СВОБОДНОЖИВУЩИХ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ БАКТЕРИЙ
В АССОЦИАЦИЯХ



Д. Г. Патарая, В. А. Аветян, Н. Н. Нуцубидзе

Институт биохимии растений АН Грузии, Тбилиси

Р е з ю м е

Изучены биологические свойства некоторых свободноживущих бактерий и их азотфикссирующая способность в разных ассоциациях. Установлено, что в ассоциациях азотфикссирующая способность выше, чем в монокультурах. С целью повышения азотфикссирующей способности ассо-

циаций из 160 культур актиномицетов выявлен активный штамм, разрушающий целлюлозу. Установлено положительное влияние *Azospirillum brasiliense*, *Geodermatophilus obscurus*, *Promicromonospora citraeae*, *Pseudomonas fluorescens* на прорастание семян кукурузы.

ON THE STUDY OF NITROGENASE ACTIVITY OF FREE LIVING
NITROGEN FIXING BACTERIA IN ASSOCIATIONS

D. G. PATARAIA, V. A. AVETIAN, N. N. NUTSUBIDZE

Institute of Plant Biochemistry, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

S u m m a r y

Biological characteristics of some free living bacteria and their nitrogen fixing ability in different associations were studied.

In associations nitrogen fixing stability was shown to be higher than in monocultures.

In order to increase the nitrogen fixing

ability from 160 actinomycete cultures active strains were detected, destroying the cellulose.

Azospirillum brasiliense, *Geodermatophilus obscurus*, *Promicromonospora citraeae*, *Pseudomonas fluorescens* were found to have a positive effect on maize seed growth.

УДК 619 : 578.76

ВИРУСОЛОГИЯ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ДИАГНОСТИКИ ПАРАГРИППА-3 КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ГРУЗИИ

И. И. Георгадзе, И. И. Сесиашвили, Д. Г. Годердзишвили

НПО «Бактериофаг» им. Г. Г. Элшава, Тбилиси

Тбилисский научно-исследовательский институт вакцин и сывороток

Поступила в редакцию 10.03.89

Использование ряда методов диагностики парагриппа-3 крупного рогатого скота — ретроспективное установление этиологического агента по серологии в РЗГА, ИФА и прямой метод иммунофлуоресценции — выявили наличие инфекции, вызванной этим вирусом. Результаты подтверждены клиническим и патоморфологическим диагнозами. Примененные методы по выделению вируса парагриппа-3 крупного рогатого скота не дали положительных результатов. Своевременная диагностика способствует в дальнейшем проведению санитарных и карантинных мероприятий по изоляции контактировавших и больных животных, что значительно сократит экономический ущерб, наносимый сельскому хозяйству.

Остропротекающее контагиозное заболевание дыхательных путей вирусной этиологии, транспортная лихорадка, поражающая главным образом телят, наносят значительный экономический ущерб животноводству [9]. Этиологический агент вирусной природы впервые был изолирован от телят с поражением респираторных органов. Роль вируса как возбудителя парагриппа-3 крупного рогатого скота неоднократно подтверждалась изоляцией штаммов [1], наличием и при-

ростом антител [2, 4, 7, 8, 11, 12]. Все штаммы, выделенные в разных местах как от телят, так и от взрослых животных, оказались идентичными по антигенной структуре и соответствовали прототипному штамму.

За последние годы возникла необходимость диагносцирования этого заболевания среди телят, находившихся в животноводческих хозяйствах Грузии. Именно этому вопросу посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Расшифровка данного заболевания проводилась методами лабораторной диагностики (обнаружение антигена в слизистой оболочке носа прямым методом иммунофлуоресценции; выделение возбудителя из слизистой оболочки носа и из патологического материала на куриных эмбрионах и культуре ткани), ретроспективно — путем выявления специфических антител в сыворотках крови в реакции задержки гемагглютинации (РЗГА) и методом иммуноферментного анализа

(ИФА). Исследовали патологический материал от больных телят: мазки и тампоны со слизистой носа, кровь (одиночные и парные сыворотки); скобы с бронхов, взятые в период максимального проявления клинических признаков заболевания (воспалительные процессы верхних дыхательных путей, температурная реакция) и после вскрытия — опеченные участки легких.

Выявление антигена проводили методом иммунофлуоресценции, исследуя

для тампоны со слизистой носовой полости, обработанные согласно методическому указанию МСХ СССР [5].

Реакцию задержки гемагглютинации ставили как с одиночными, так и с парными сыворотками телят — так же по общепринятой методике [5].

Выделение вируса проводили путем заражения патологическим материалом куриных эмбрионов и первично-трипсинизированных клеток почек телят. Пробирки с патологическим материалом инкубировали при 37°C в течение 1—1,5 ч, затем из них удаляли внесенную жидкость и добавляли питательную среду с антибиотиками. После чего пробирки вновь инкубировали при 37°C в течение 2-х недель. Для выявления возможного цитопатического действия (ЦПД) вируса пробирки ежедневно просматривали под микроскопом. Куриным эмбрионам 9—11-дневного возраста патологический материал вводили в амниотическую полость и инкубировали при 37°C в течение недели. Контроль зараженных эмбрионов проводили овоскопированием. Гибель их в первые дьое суток считали неспецифической. В последующие дни из мертвых эмбрионов отсасывали аллантоисную и амниотическую жидкости. Последние проверяли с эритроцитами пегуха — 0,5%, барана — 10%, морской свинки — 0,5% на гемагглютинирующую

активность [12] и при отсутствии ее проводили последующее трехкратное пассирование материала на куриных эмбрионах.

ИФА для выявления специфических антител к парагриппу-3 крупного рогатого скота в сыворотках крови животных проводили с диагностическим набором, любезно предоставленным Республиканской ветеринарной лабораторией г. Тбилиси. Сыворотки до постановки опыта хранили при —20°C. Проверенные на отсутствие бактериальной и грибковой флоры 20 проб сывороток в разведении от 1:200 до 1:25600 одновременно исследовали в полистирольных микропанелях. Результаты реакции учитывали визуально через 15 мин. Положительные пробы имели оранжево-коричневую окраску, отрицательными же считали пробы, пожелтевшие или не изменившие аналогичную цвету отрицательного контроля окраску. Затитр сыворотки принимали наибольшее ее разведение, в котором наблюдалось изменение окраски по сравнению с контролем. Сыворотки с титром 1:200 и выше считали положительными. Диагноз на парагрипп-3 крупного рогатого скота, наряду с лабораторными данными, ставили, учитывая ситуацию в хозяйстве и наличие клинических и патологоанатомических признаков заболевания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование подвергались заболевшие телята, у которых вирус вызывал характерную картину болезни, выражющуюся в поражении респираторного тракта, серозно-гнойных выделениях из носа, трахеите, бронхопневмонии, повышении температуры.

Результаты исследований по обнаружению антигена вируса парагриппа-3 крупного рогатого скота методом иммунофлуоресценции представлены в табл. 1. Как видно, антиген парагриппа-3 крупного рогатого скота обнаружили в пробах, полученных из всех хозяйств, подозреваемых на наличие этой инфекции. В исследуемом материале, окрашенном флуоресцирующей сывороткой, пораженная ткань флуоресцировала тусклым зеленовато-серым цветом. Вирусный антиген, выявлен-

ный в виде ярких зеленовато-желтых свечений, обнаруживался в цитоплазме клеток. Только в отдельных случаях одновременное свечение с цитоплазмой наблюдали и в ядрышках клеток цилиндрического эпителия. Флуоресцирующие клетки обнаруживали как в первые дни заболевания, так и в более поздние сроки наблюдений. Антиген парагриппа-3 крупного рогатого скота в среднем выявлялся в 83,72% случаев с колебаниями в отдельных хозяйствах от 65 до 100%.

Результаты исследования аллантоисной и амниотической жидкостей куриных эмбрионов, зараженных патологическим материалом, для выделения вируса парагриппа-3 крупного рогатого скота, показали следующее. В некоторых пробах исследуемая жидкость, полученная из зараженных ку-

Таблица 1
ЗАПОЛНЕНЫ
ЗДАЧИ ПОДРОБНО

Выявление антигена ПГ-3 крупного рогатого скота прямым методом иммунофлуоресценции

| Хозяйственный комплекс | Всего исследовано | Положительных | | Флуоресцирующие клетки в поле зрения | Локализация антигена |
|------------------------|-------------------|---------------|-------|--------------------------------------|-------------------------|
| | | абс. | % | | |
| Джандарский — 1 | 26 | 26 | 100 | от 2-х клеток до сплошного пластика | в цитоплазме |
| Телетский | 20 | 13 | 65 | от 1 до 6-ти клеток | в цитоплазме и ядрышках |
| Карельский | 22 | 13 | 87,8 | от 4 до 5-ти клеток | в цитоплазме и ядрышках |
| Джандарский — 2 | 18 | 15 | 83,3 | от нескольких клеток до пластика | в цитоплазме |
| Всего | 88 | 76 | 83,72 | — | — |

риных эмбрионоз, давала положительные результаты с эритроцитами барабана — 1%, морской свинки — 0,5%. Однако в разведениях материала положительных результатов не давал, что подтверждается работами других авторов [10]. Не удалось отметить подтверждения положительных результатов гемагглютинации и в неразведенных пробах инфекционного материала по мере трехразового пассирования на куриных эмбрионах.

Инфицированные патологическим материалом первично-трипсинизированные клетки почек телят в случае развития инфекции давали характерные патологические изменения, выражавшиеся в нарушении клеточного монослоя, в появлении очагов округления, зернистости клеток симплектов и синцитиальных клеток. При отсутствии отмеченного эффекта в первом пассаже было проведено три последовательных пассажа и каждое патоло-

Таблица 2

Результаты исследования одиночных сывороток крови в РЗГА на наличие антител против вируса ПГ-3 крупного рогатого скота

| Хозяйственный комплекс | Количество исследованных проб | Результат по данным РЗГА | | Реагировали в разведении по данным РЗГА | | | | | | | | |
|------------------------|-------------------------------|--------------------------|---------------|---|----------|---------|----------|---------|---------|--------|--------|--------|
| | | отрицательных | положительных | 0 | 8 | 16 | 32 | 64 | 128 | 256 | 512 | |
| Джандарский — 1 | 27 100% | 13 48 | 14 52 | 2 7 | 11 40 | 3 11 | 3 11 | 2 7 | 3 11 | — — | 1 3 | 2 7 |
| Хведуретский | 25 100% | 12 48 | 13 52 | 3 12 | 9 33 | 3 12 | 4 16 | — — | 2 8 | — — | 2 8 | 2 8 |
| Телетский | 22 100% | 8 36 | 14 64 | 3 13 | 5 22 | 3 13 | 3 13 | 3 13 | 4 18 | — — | 1 4 | — — |
| Всего | 74 100% | 33 44 | 41 56 | 8 10 | 25 33 | 9 12 | 10 13 | 5 6 | 9 12 | — — | 4 5 | 25 |

Примечание: здесь и в табл. 3: знак — отсутствие положительных результатов; в РЗГА указаны обратные величины титра антител к антигемагглютинирующими антителам

гическое изменение клеток проверяли в реакции гемадсорбции с эритроцитами морской свинки. В положительных случаях были видны группы эритроцитов, прикрепившихся к клеткам. Такие островки с эритроцитами отсутствовали в контрольных пробирках. При обнаружении в клетках патологического процесса и при наличии положительной реакции гемадсорбции

отрицательный результат на ^{1:32} значение антител наблюдался в 36 случаях.

При обследовании парных сывороток (табл. 3) из 69-ти больных телят положительные реакции, имевшие диагностическое значение (четырехкратное нарастание титра антител), наблюдали в 52-х случаях. В 12-ти слу-

Таблица 3

Результаты исследования парных сывороток крови в РЗГА на наличие антител против вируса ПГ-3 крупного рогатого скота

| Хозяйственный комплекс | Всего проб | Порция | Количество сывороток с титрами | | | | | | | | |
|------------------------|------------|--------|--------------------------------|---|---|---|----|----|----|-----|-----|
| | | | 0 | 2 | 4 | 8 | 16 | 32 | 64 | 128 | 256 |
| Джандарский | 25 | 1 | 14 | 1 | 7 | 2 | — | 1 | — | — | — |
| | 25 | 2 | 3 | — | 5 | 4 | 5 | 3 | — | — | — |
| Хведуретский | 22 | 1 | 22 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| | 22 | 2 | 3 | 1 | 6 | 2 | 6 | 1 | 1 | 2 | 2 |
| Телетский | 22 | 1 | 11 | 1 | 7 | 1 | — | 2 | — | — | — |
| | 22 | 2 | 1 | — | 5 | 3 | 6 | 2 | — | 2 | 1 |

проводили идентификацию вируса методом иммунофлуоресценции.

Данные ретроспективной диагностики парагриппа-3 крупного рогатого скота выявили заметные колебания

чаях имели антитела в титре 1:0, 1:4, 1:8 без последующего нарастания. Всего в обследованных парных сыворотках положительные реакции наблюдали в 58 случаях. В процентном

Таблица 4

Результаты исследования парных сывороток крови методом ИФА на наличие антител к вирусу ПГ-3 крупного рогатого скота

| Порции парных сывороток | | Титры сывороток | | | | | | | Кратность прироста антител | |
|-------------------------|----|-----------------|----|-----|-----|-----|-----|---|----------------------------|-----|
| 1 | 2 | <50 | 50 | 100 | 200 | 400 | 800 | — | 2 | > 2 |
| 40 | — | 40 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| — | 40 | 22 | 2 | 6 | 4 | 2 | 4 | — | 22 | 18 |

Примечание: знак — отсутствие положительных результатов;
титры — числами указаны обратные величины титров

в степени положительно реагирующих сывороток. В исследованных одиночных сыворотках (74) положительными считали реакцию с титрами антител 1:16 и выше. Как видно из табл. 2, высокие титры антител от 1:64 до 1:1024 выявлены в 22 случаях, низ-

отношении положительный результат при исследовании одиночных сывороток наблюдали в 78,38% случаев, а при изучении парных сывороток в 82,86%.

В порядке производственного опыта для апробации и подтверждения

SOME POINTS OF CATTLE PARAINFLUENZA DIAGNOSTICS IN GEORGIA



I. I. GEORGADZE, I. I. SESIASHVILI, D. G. GODERDZISHVILI

G. G. Eliava Industrial Amalgamation of Bacteriophage, Tbilisi
Tbilisi Institute of Vaccines and Sera, Tbilisi

Summary

Parainfluenza-3 virus, causing lesion of the respiratory system in cattle was found to be widely spread on the cattle-breeding farms in Georgia.

The use of a number of methods of cattle parainfluenza-3 diagnostics—retrospective establishment of etiologic agent by serology in Hemagglutination-inhibition (HI) reaction, enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA), direct method of immunofluorescence revealed the presence of infection in calves, caused by

cattle parainfluenza-3 virus that was confirmed by clinical and pathomorphological studies.

The applied methods for the isolation of cattle parainfluenza-3 virus did not yield positive results. Timely diagnostics helps in further realization of sanitary and quarantine measures for isolation of sick animals and those being in contact with them, that can considerably reduce the economic detriment of agriculture.

УДК 577.391.517.963.3

РАДИОБИОЛОГИЯ

ДЕЙСТВИЕ Х-ЛУЧЕЙ НА ТЕПЛОВЫЕ СВОЙСТВА ДНК И САТЕЛЛИТНЫХ ДНК

Т. В. Саная

Институт физиологии им. И. С. Беритавили АН Грузии, Тбилиси

Поступила в редакцию 15.06.89

Применена методика поэтапного выделения кривых тепловой денатурации как основной структуры ДНК, так и каждого его сателлита. Показано, что сателлитные ДНК более чувствительны к радиации, чем структура генома. Из трех сателлитных ДНК наиболее чувствительна к радиации структура, денатурирующая при высоких температурах (91—97°C). Предполагается, что это сателлитное ДНК функционально отличается от остальных сателлитных ДНК и представляет самостоятельную функциональную единицу в структуре генома. Предполагается также, что первые два сателлитных ДНК компактнируют структуру генома.

В ранее опубликованных работах [1, 2] были приведены кривые тепловой денатурации ДНК на которых, кроме пика плавления ее основной структуры, регистрировались три пика сателлитных ДНК, которые выявлялись при больших значениях температуры плавления и исчезали после облучения раствора ДНК в дозе 38 Гр. Для аналогичного или соизмеримого изменения основного пика ДНК была необходима вдвое большая

доза. С целью изучения в модельных опытах *in vitro* механизмов радиационного повреждения ДНК и его сателлитов в настоящей работе была применена методика поэтапного или поочередного выделения кривых тепловой денатурации как основной структуры ДНК, так и его каждого сателлита. Такой подход был использован ранее для исследования и анализа кривых тепловой денатурации многокомпонентных систем [3].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились при помощи дифференциального адиабатического сканирующего микрокалориметра ДАСМ-4 (СССР). Скорость прогрева равнялась 1 °C/мин, охлаждение произвольное. Объем микрокалориметрических камер — 0,5 см³. Препарат ДНК селезенки быка отечественного производства растворяли в 0,15 M NaCl. Рабочий раствор готовили путем растворения 32 мг препарата ДНК в 16 мл 0,15 M NaCl. Раствор ДНК облучали на спаренной рентгеновской установке РУТ-17. Мощность дозы равнялась 7 Гр/мин. Процедура измерений и расчетов, а

также техника эксперимента была аналогично использованной в работах [1, 2]. Для поочередного выделения основной структуры ДНК и его каждого сателлита раствор ДНК нагревали в калориметрических камерах до определенной температуры, затем охлаждали до температуры 15°C и в течение 5 мин поддерживали до начала повторного прогрева. Для получения пика основной структуры ДНК достаточно построить симметричную кривую по заднему и, частично, по переднему фронту тепловой денатурации ДНК (рис. 1, Аа).

Для выделения первого сателлитного ДНК достаточно в калориметрических камерах нагреть раствор ДНК до температуры $87,5 \pm 0,2^\circ\text{C}$, когда наступает уменьшение плавления основной структуры ДНК и в середине этого уменьшения перевести микрокалориметр на произвольное охлаждение до температуры 15°C . После пятиминутного охлаждения структуры при 15°C начинали вторичную тепло-

охлаждение до температуры 15°C и через 5 мин после охлаждения структуры ДНК и сателлитных ДНК перевести прибор на нагрев. Вторичная денатурация раствора сателлитных ДНК образует задний фронт и часть переднего фронта второго сателлитного ДНК, а это дает возможность построить полный пик второй сателлитной ДНК (рис. 1, В в). Для получения третьего сателлитного ДНК необходимо про-

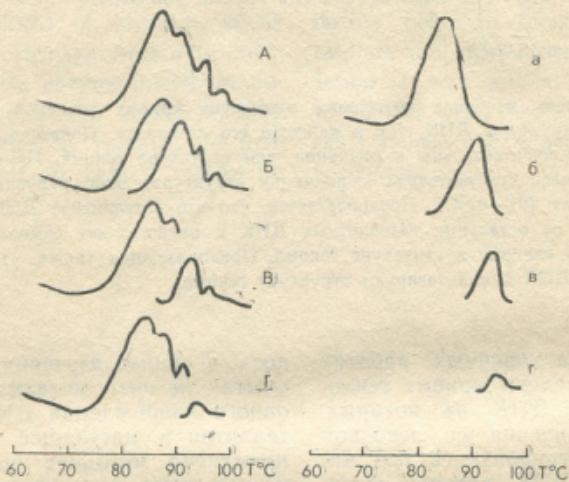


Рис. 1. Постепенное выделение кривых тепловой денатурации основной структуры ДНК (А, а) и каждого сателлитного ДНК; Б, б — первый сателлит, Б, в — второй сателлит, Г, г — третий сателлит

вую денатурацию раствора ДНК. В этом случае, из-за необратимости основной структуры ДНК, ее пик исчезал и мы получали задний фронт и часть переднего фронта первого сателлитного ДНК. Остальные структуры сателлитных ДНК, такие как в контроле остались неизменными. По заднему фронту и частично переднему первого сателлитного пика строили симметричный пик, соответствующий первому сателлитному ДНК (рис. 1, Б б). Для выделения второго сателлитного ДНК достаточно провести тепловую денатурацию раствора ДНК до температуры $90,1 \pm 0,2^\circ\text{C}$, соответствующей уменьшению теплоемкости первого сателлитного пика, затем перевести микрокалориметр на

ввести тепловую денатурацию раствора ДНК до температуры $92,5 \pm 0,2^\circ\text{C}$, когда наступает уменьшение теплоемкости второго сателлитного ДНК, затем охладить структуру до 15°C и после пятиминутного охлаждения начать вторичную денатурацию. В этом случае четко выделяется пик третьего сателлитного ДНК (рис. 1, Г г). Первый сателлитный пик составляет 54,33% генома, второй — 26,3%, третий — 18,55% генома. После статистической обработки кривых тепловой денатурации ДНК и каждого сателлитного ДНК были получены следующие термодинамические параметры: энталпия денатурации основной структуры ДНК (ΔH) равнялась $70,51 \pm$

1,33 Дж/г, максимальное изменение относительной теплоемкости (ΔC_{pm}) — $7,21 \pm 0,93$ Дж/г град; энталпия денатурации первого сателлитного ДНК соответствовала $38,31 \pm 1,35$ Дж/г, максимальное изменение относительной теплоемкости (ΔC_{pm}) равнялось $5,31 \pm 0,57$ Дж/г град; соответственно, для второго сателлитного ДНК $\Delta H = 18,55 \pm 1,21$ Дж/г, а $\Delta C_{pm} = 3,13 \pm 0,41$ Дж/г град; третье сателлитное ДНК: $\Delta H = 4,12 \pm 0,73$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 0,96 \pm 0,08$ Дж/г град. Начальная температура (T_0) тепловой денатурации ДНК соответствовала $72,3 \pm 0,69$ °С; максимальная (T_m) равнялась $84,4 \pm 0,78$ °С, конечная (T_k) $91,1 \pm 1,0$ °С. Соответственно, температура первого сателлитного ДНК $T_0 = 78,3 \pm 1,0$, $T_m = 87,2 \pm 1,0$ °С и $T_k = 92,4 \pm 1,0$ °С; второго: $T_0 = 85,2 \pm 1,0$ °С, $T_m = 90,3 \pm 1,0$ °С и $T_k = 94,2 \pm 1,0$ °С, третьего: $T_0 = 91,2 \pm 1,0$ °С, $94,3 \pm 1,0$ °С.

Поэтапное выделение основной структуры ДНК и каждого сателлитного ДНК проводили и с облученными в различных дозах растворами ДНК. После облучения раствора ДНК в дозе 20 Гр изменения термодинамических параметров были обнаружены только у третьего сателлитного ДНК, причем изменения существенные. Если для третьего сателлитного ДНК в контроле имели $\Delta H = 4,12 \pm 0,73$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 0,98 \pm 0,15$ Дж/г град, то после облучения раствора ДНК в дозе 20 Гр $\Delta H = 1,47 \pm 0,31$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 0,28 \pm 0,08$ Дж/г град. При этой дозе облучения раствора ДНК не были обнаружены статистически достоверные изменения как в структуре ДНК, так и его первых двух сателлитов. Это наталкивает на мысль, что третий сателлитный пик ДНК структурно и функционально отличается от остальных сателлитов. Облученный в дозе 25 Гр раствор ДНК дал небольшие статистически достоверные изменения во втором сателлитном ДНК, а третий сателлитный пик полностью исчез. Если в контроле для второго сателлитного ДНК имели такие термодинамические параметры: $\Delta H = 18,55 \pm 1,21$ Дж/г и для $\Delta C_{pm} = 3,13 \pm 0,41$

Дж/г град, то после облучения $\Delta H = 16,65 \pm 1,21$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 2,69 \pm 0,35$ Дж/г град. После облучения раствора ДНК в дозе 30 Гр были обнаружены статистически достоверные изменения термодинамических параметров как в структуре ДНК, так и его первых сателлитов. Если в контроле для ДНК имели $\Delta H = 70,51 \pm 1,33$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 7,21 \pm 0,93$ Дж/г град, то после облучения в дозе 30 Гр $\Delta H = 68,31 \pm 0,85$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 6,11 \pm 0,66$ Дж/г град. Если ΔH первого сателлитного ДНК соответствовала $38,31 \pm 1,35$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 5,31 \pm 0,57$ Дж/г град, то после облучения раствора ДНК в дозе 30 Гр термодинамические параметры первого сателлитного ДНК равнялись $\Delta H = 35,21 \pm 0,78$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 5,48 \pm 0,37$ Дж/г град. Термодинамические параметры второго сателлитного ДНК соответствовали: контрольные — $\Delta H = 18,55 \pm 1,21$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 3,13 \pm 0,41$ Дж/г град; после облучения в дозе 30 Гр $\Delta H = 14,34 \pm 0,38$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 1,83 \pm 0,66$ Дж/г град. После облучения раствора ДНК в дозе 30 Гр обнаружено уменьшение термостабильности ДНК и его двух сателлитов на $1,50 \pm 0,13$ °С. Были обнаружены изменения в структуре ДНК и его сателлитов и после облучения раствора ДНК в дозе 35 Гр. Термостабильность ДНК уменьшается на $2,0 \pm 0,15$ °С. Если в контроле $\Delta H = 70,51 \pm 1,33$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 7,21 \pm 0,93$ Дж/г град, то после облучения $\Delta H = 65,31 \pm 1,41$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 6,71 \pm 0,84$ Дж/г град. Термодинамические параметры первого сателлитного ДНК равнялись $\Delta H = 35,21 \pm 0,47$ Дж/г и $\Delta C_{pm} = 5,81 \pm 0,84$ Дж/г град; второго $\Delta H = 10,83 \pm 0,91$ Дж/г град, а $\Delta C_{pm} = 1,89 \pm 0,47$ Дж/г град.

Из полученных результатов можно заключить, что сателлитные ДНК более чувствительны к радиации, чем структура ДНК. Из трех сателлитных ДНК наиболее чувствительно к радиации третье сателлитное ДНК. После существенного повреждения третьего сателлитного ДНК не были обнаружены статистически достоверные изменения в основной структуре ДНК и первых двух его сателлитов.

Это указывает на то, что третье сателлитное ДНК отличается структурно и функционально от двух первых и не принимает участия в компактизации структуры ДНК. Можно предположить, что этот сателлит, находясь в структуре генома, выполняет самостоятельную функцию. Что касается первых двух сателлитов, то, как показали эксперименты, они более чувствительны к радиации, чем структура генома, и их радиационное повреждение оказывается на структуре ДНК, учитывая при этом, что для повреждения только структуры ДНК необходимы дозы радиации, превышающие вышеуказанные. В данном случае можно предположить, что эти сателлитные ДНК компактизируют структуру ДНК. Поэтому, предполо-

жение, высказанное в работе [4], о том, что сателлитные ДНК пассивные структуры и они компактизируют структуру ДНК, нашими экспериментами подтверждается.

Окончательно можно сделать вывод, что первые два сателлитных ДНК представляют пассивные структуры и с них информация не снимается. Они компактизируют структуру ДНК. Третье сателлитное ДНК представляет самостоятельную функциональную единицу структуры ДНК, генетическая функция которой неизвестна, хотя в работах [4–7] показано специфическое «узнавание» сателлитных ДНК белками, что, по-видимому, может иметь место и в нуклеосомах гетерохроматина.

ЛИТЕРАТУРА

1. Саная Т. В. Изв. АН ГССР, сер. биол., 13, 3, 212–216, 1987.
2. Саная Т. В. Актуальные вопросы медицины и биологии (Приложение к ж. Изв. АН ГССР сер. биол.), Тбилиси, «Мечникеева», 1988, 312–317.
3. Геташвили Г. Р., Герасимов В. В., Заалишвили М. М. Физико-химические основы действия физических факторов на живой организм (симпозиум), М., 1974, 25–26.
4. Беридзе Т. Г. Сателлитные ДНК, «Наука», М., 1982.
5. Пташне Марк, В мире науки, 3, 15–21, 1989.
6. Wiche O., Corces V. G., Avila J. Nature, 273, 403–405, 1978.
7. Ptashne Mark. A Genetic Switch: Gene Control and phase Cell, Press, Blackwell Scientific Publications, 1987.

Х-სხივების გავლენა დნმ-ის და სატელიტური დნმ-ის სიმთხურ თვისტივიზმი

თ. ანაია

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის თ. ბერიძაშვილის სახელობის
ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

შრომაში გამოყენებულია დნმ-ის სტრუქტურის და ცალკე მისი სატელიტურის სიმთხური დენატურაციის მრადების ეტაპობრივი გამოყოფის მეთოდით. ნაჩვენებია, რომ სატელიტური დნმ-ი მეტად მგრძნობიარეა რადიაციის მიმართ, ვიღრე გენომის სტრუქტურა. სამ სატელიტური დნმ-ან მეტად მგრძნობიარეა რადიაციის მიმართ სტრუქტურა, რომელიც განიცალს

დენატურაციას მაღალ ტემპერატურაზე (91–97°C). ევარაციონი, რომ ეს სატელიტური დნმ ფუნქციონალურად განსხვავდება დანარჩენი სატელიტურისაგან და გენომის სტრუქტურაში წარმოადგენს დამოუკიდებელ ფუნქციონალურ ერთეულს; პირველი ორი სატელიტური დნმ იწვევს გენომის სტრუქტურის კომპაქტიზაციას.

THE ACTION OF X-RAYS ON THE THERMAL PROPERTIES OF DNA AND SATELLITE DNA

T. V. SANAIA

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

Summary

The step-by-step exudation method of thermal denaturation curves of both the main DNA structure and of its satellites was used. The satellite DNA is shown to be more sensitive to radiation, than the genome structure. The structure which denaturates during high temperature ($91-97^{\circ}\text{C}$) is more sensitive to radiation

of the three satellite DNA. It is supposed that this satellite DNA is functionally distinct from other satellite DNA and represents an independent functional unit in the genome structure. The first two satellite DNA are also supposed to compact the genome structure.

УДК 595

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НОВЫЕ ВИДЫ ПСИЛЛИД (HOMOPTERA, PSYLLOIDEA) С КАВКАЗА

А. М. Гегечкори

Государственный музей Грузии им. С. И. Джанаша АН Грузии, Тбилиси

По материалам, собранным автором в различных районах Кавказа, описываются 4 новых вида псилид, приводятся данные об их биологии и экологии.

Голотипы описываемых видов хранятся в коллекциях Государственного музея Грузии. Размеры тела насекомых даны в миллиметрах.

Craspedolepta iltoica Gegechkori, sp. n. (рис., 1—4).

Тело зеленовато-желтоватое, без рисунка на голове и спинке. Мембрана передних крыльев полуупрозрачная, беловато-желтая; | коричневато-желтые полосы вокруг жилок не сливающиеся; жилки бледно-желтые. Передние крылья наиболее широкие посередине, усики 10-члениковые, 5—8-й членики усииков — на вершине, 8—9-й почти целиком буровато-коричневые. Поверхностные шипики на мембране передних крыльев малы (при увеличении в 400 раз), тело голое. Гениталии самки весьма длинные, как у *C. promethea* Gegechk. [1]. Аналый сегмент узкий, в области ануса приподнят, к концу заужен; суженная часть вздута в виде небольшого бугорка. Генитальный сегмент треугольной формы.

Самец неизвестен.

Длина тела самки — 3,70; длина передних крыльев — 2,68, ширина — 1,02; ширина головы — 0,69; ширина темени — 0,41, длина — 0,19; длина усиkov — 0,99.

На *Anthemis rigescens*.

Материал. Грузия, центральная часть Большого Кавказского хребта;

Ахметский район, верховья р. Илто, 1900—2100 м над у. м., 15.07.1972, 2 ♀ (из них голотип).

Описываемый вид относится к группе видов, близких к *C. nervosa* (Frst.), более всего сходен с *C. promethea*, вместе с которым и обитает на кормовом растении, однако явно отличается деталями строения гениталий самок (у *C. promethea* поверхность анального сегмента почти прямая): у нового вида усики 10-члениковые (как у *C. bulgarica* Klimasz.), у генетически близкого вида — 9-члениковые (сходен с *C. pontica* Dobr. et Map.); отличается также деталями жилкования на передних крыльях.

C. iltoica sp. n., высокогорный мезофильный вид и, следовательно, стационарно и экологически отличается от ксеромезофильных и мезоксерофильных видов, трофически связанных с другими сложноцветными — тысячелистниками (*Achillea*). Новый вид, как и *C. promethea*, намного крупнее, чем генетически близкие степные и лесные псилииды на сложноцветных.

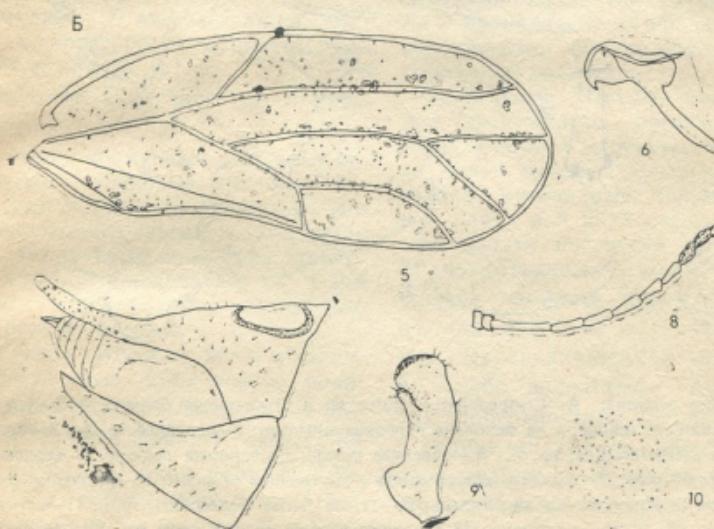
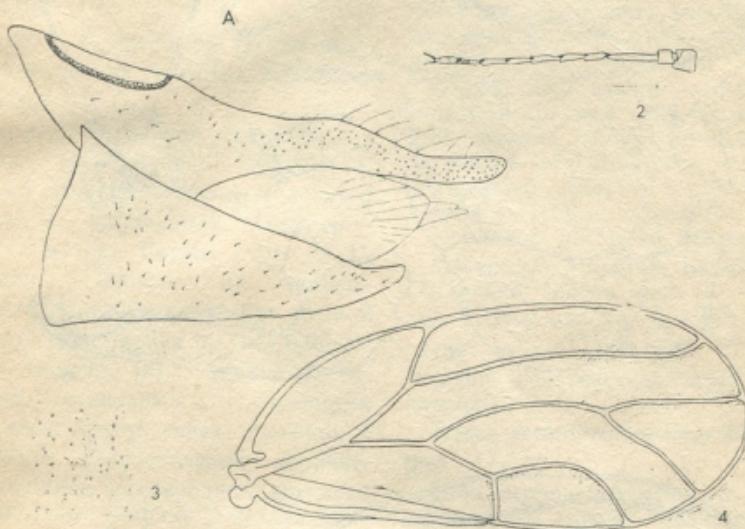
Craspedolepta azerbaidzhanica Gegechkori, sp. n. (рис., 5—10).

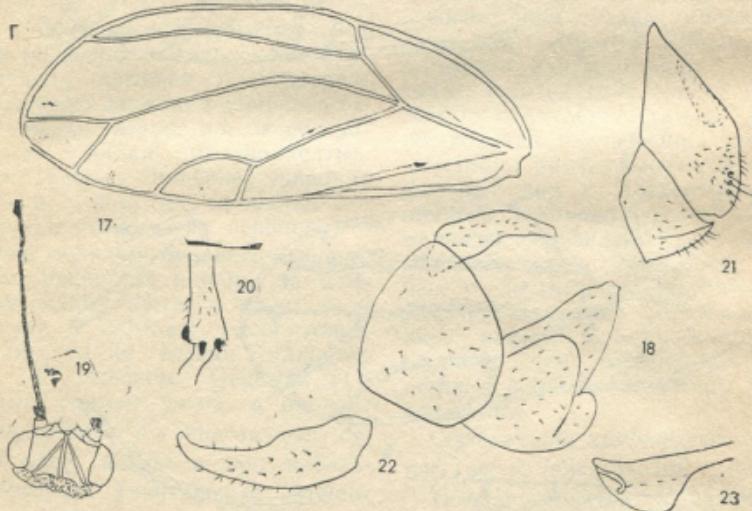
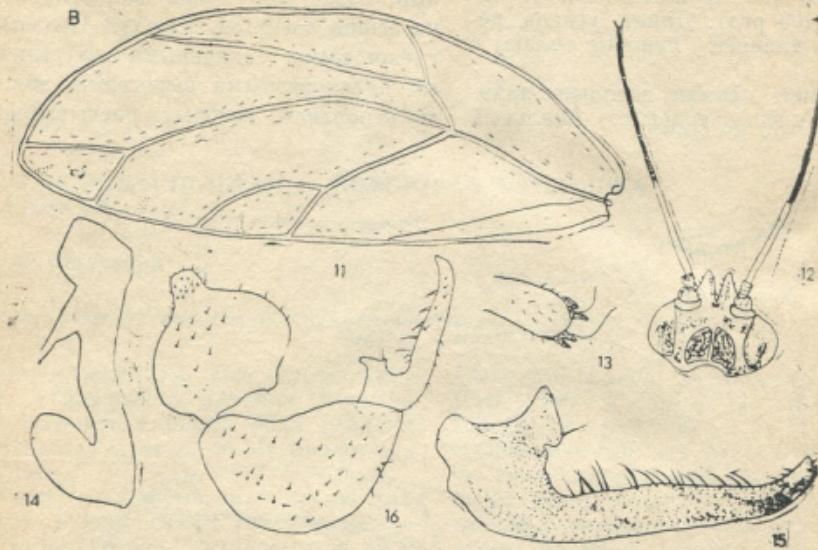
Тело зеленоватое, до беловато-зеленоватого, с бледно-коричневатым рисунком на голове и спинке груди. Мембрана передних крыльев молочно-беловатая, с четким, негустым рисунком из коричневатых пятнышек, соединяющихся вдоль жилок в более крупные пятна. Жилки светлые, почти в тон мембранны крыльев. Тело покрыто короткими светлыми щетинками; на передних крыльях щетинки располагаются вокруг жилок и в

ячейках с и си₂. Поверхностные шипики довольно крупные (при увеличении в 400 раз). Длина усиков несколько длиннее ширины головы с глазами.

Гениталии самки довольно длинные, не очень толстые. Аналыйный

сегмент превышает в длину генитальный, более или менее клиновидный, на конце загнутый кверху. Половые клещи самца с длинными внутренними пальцевидными выростами, вблизи основания которых расположена





Новые виды псиллид: А—*Craspedolepta iltoica*, sp. n.: 1—вершина брюшка ♀; 2—усик; 3—расположение шипиков на мемbrane передних крыльев; 4—переднее крыло; Б—*Craspedolepta azerbaidzanica*, sp. n.; 5—переднее крыло; 6—вершина пениса; 7—вершина брюшка ♀; 8—усик; 9—половые клещи самца с внутренней стороны; 10—расположение шипиков на мемbrane передних крыльев; В—*Trioza irinae* Gegechkori, sp. n.: 11—переднее крыло; 12—голова с усиками; 13—вершина голени задней пары ног; 14—вершина пениса; 15—парамера изнутри; 16—общий вид гениталий самца; Г—*Trioza xeranthemica* Gegechkori, sp. n.: 17—переднее крыло; 18—общий вид гениталий самца; 19—голова с усиками; 20—вершина голени задней пары ног; 21—общий вид гениталий самки; 22—парамера изнутри; 23—вершина пениса

многорядная хитиновая скульптура из микроскопических шипиков.

Длина тела самки 2,45—2,60; длина передних крыльев 1,89—2,00, ширина 0,75—0,83; ширина головы 0,50—0,57; ширина темени 0,32, длина 0,20; длина усиков 0,55—0,58. Длина тела самца 1,72—1,95; длина передних крыльев 1,42—1,46; ширина 0,56—0,58; ширина головы 0,49, ширина темени 0,30, длина 0,16; длина усиков 0,51—0,53.

Вместе с *Craspedolepta setosa* W.—Wagn. отмечен на *Artemisia meyeriana*, *A. fragrans*.

Материал. Польнина (каменистая) пустыня Азербайджана: 16.06.1974, 2♂♂, 6♀♀. В том числе голотип ♂ хранится в коллекциях Государственного музея Грузии им. С. Н. Джанашиа. Описан на небольшом материале. Сравнительно мелкий польниный вид. Сходен с *Craspedolepta armazhi* Gegechk. [2], однако от последнего отличается следующими признаками: отсутствием щетинок и характером распределения коричневых пятнышек на передних крыльях. Поверхностные шипики у нового вида более мелкие, не имеют тенденции к образованию компактной сети. Новый вид отличается от генетически близкого вида также деталями строения гениталий самцов и самок.

Стационарно *C. azerbaidzhanica* приурочен к предгорным пустыням (до 400—500 м над ур. м.).

Trioza irinae Gegechkori, sp. n. (рис., 11—16).

Тело черно-коричневое. Щечные конусы черные, усиковые впадины, боковые края темени коричневатые. Ноги коричневато-черные. Передние крылья бесцветные или едва желтоватые, жилки коричневатые. 1-й и 2-й членники усика темно-коричневые, 3-й — белый, 4—10 — черные.

Тело голое. Щечные конусы длинные, треугольные, чуть короче половины длины темени. Усики более чем в 2 раза длиннее ширины головы, 3-й членник почти в 3 раза длиннее 4-го. На вершине голеней задних ног 4(1+3) прыгательных шипа. Передние крылья наиболее широкие посередине

не, далее суженно-угловатые; заканчиваются до развилки M_1 , почти прямой; M_{3+4} — едва длиннее c_2 . Поверхностные шипики покрывают все ячейки, к жилкам не подходят, оставляя вдоль них более или менее широкие свободные полосы.

Анальная трубка самца широкая, имеет форму редиски, параметры в виде высокой неширокой пластинки, передне-вершинный угол которой вытянут внутрь в виде короткой ветви. Строение пениса достаточно своеобразное. Самка неизвестна.

Длина тела самца — 3,02; длина передних крыльев — 2,48; ширина — 1,00; ширина головы — 0,49, ширина темени — 0,23, длина — 0,14; длина щечных конусов — 0,15, длина усиков — 1,10.

Кормовое растение неизвестно.

Материал. Армения, Вединский р-н, Гегамский хребет, окр. г. Сарай-Булаг, 2100 м над ур. м. Субальпийское разнотравье, 11.06.1980. 1♂, он же голотип. Генетические связи не установлены.

Trioza xeranthemica Gegechkori, sp. n. (рис., 17—23)

Тело серовато-желтое, до соломенно-желтого, голова грязно-беловатая, основание головы темно-коричневое, 1-й член усиков в тон головы (беловатый), остальные члены — темно-коричневые, нижняя часть брюшка соломенно-беловатая, склериты брюшка коричневые. Передние крылья мутноватые, бледно-желтые; жилки соломенно-желтые.

Тело голое. Щечные конусы короткие, треугольные, обращены вниз и лишь концами отогнуты вперед. Усики почти вдвое превышают ширину головы, нитевидные, тонкие; 3-й членник почти в 3 раза длиннее 4-го. Голени задних ног несут 3 (обычно 1+2) прыгательных шипа. Передние крылья наиболее широкие посередине, на вершине — сужено-угловатые; Rs заканчивается за развилкой M , слабо волнистый; M_{3+4} длиннее c_2 . Поверхностных шипиков нет.

Гениталии самки короткие, тупоклиновидные, в довольно редких щетинках. Анальная трубка самца весьма своеобразного строения (рис. 18), вверху с узким «горлышком».

Параметры в виде невысокой неширокой пластинки, передне-вершинный угол, как у предыдущего вида — вытянут внутрь в виде короткой ветви.

Длина тела самки 2,65—2,80; длина передних крыльев 2,38—2,42, ширина — 0,82—0,85; ширина головы — 0,43—0,45, ширина темени 0,24—0,28, длина 0,12—0,14; длина щечных конусов 0,03, длина усиков 1,12—1,15. Длина тела самца 2,42—2,45; длина

передних крыльев 1,95—1,98, ширина — 0,72—0,74; ширина головы 0,04; длина усиков 1,08.

Собран кошением на *Xeranthemum squarrosum*.

Материал. Восточная Грузия, Цителцкаорский р-н, Ширакская степь, окр. Вашлованского заповедника, 14.05.1976, 8♀♀, 2♂♂, среди них голотип. Родственные связи не установлены.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гегечкори А. М. Энтомол. обозр., 56, I, 93—98, 1977.
2. Гегечкори А. М. Сообщения АН ГССР, 69, I, 318—320, 1973.

PSYLLOIDS (HOMOPTERA, PSYLLOIDEA) FROM THE CAUCASUS

АРБ. ГЕГЕЧКОРИ

Сафарчуковская биологическая станция Академии наук ССР, г. Тбилиси. Секретариат Сафарчуковской научной группы
Сафарчуковской биологической станции Академии наук ССР, г. Тбилиси

РУЧНОЙ

4 new species—*Craspedolepta iltoica*, sp. n.; *C. azerbaidzanica*, sp. n., *Trioza irinae*, sp. n., *T. xeranthemica*, sp. n. Described from various regions of the Cau-

casus. The paper contains some notes about biology and ecology of new psyllid species.

NEW SPECIES OF PSYLLIDS (HOMOPTERA, PSYLLOIDEA) FROM THE CAUCASUS

A. M. GEGECHKORI

S. N. Janashia, State Museum of Georgia, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

Summary

4 new species—*Craspedolepta iltoica*, sp. n., *C. azerbaidzanica*, sp. n., *Trioza irinae*, sp. n.—are described from various regions of the Cau-

casus. The paper contains some notes about biology and ecology of new psyllid species.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ ШЕСТНАДЦАТОГО ТОМА



А

- Абзианидзе Е. В. — № 1, 5; № 6, 365
 Аваков Г. С. — № 5, 314
 Австян В. А. — № 6, 410
 Айвазашвили И. М. — № 5, 293
 Аладашвили Г. Э. — № 4, 259
 Аладашвили Н. В. — № 5, 325
 Амаглобели И. Л. — № 5, 354
 Амирранашвили Л. Л. — № 4, 266
 Амирян Н. Б. — № 2, 97
 Аиели Дж. Н. — № 2, 129; № 4, 259
 Аиели Н. Д. — № 2, 129; № 4, 259
 Асатиани К. Д. — № 1, 10
 Ахвледiani Е. Н. — № 1, 51

Б

- Бабухадиа В. В. — № 2, 97
 Барбакадзе В. В. — № 1, 67
 Бахуташвили В. И. — № 4, 221
 Бегеладзе Л. Д. — № 1, 5; № 6, 365
 Бежитадзе М. О. — № 2, 136
 Берикашвили В. Ш. — № 5, 325
 Берилло Э. А. — № 5, 330
 Беришвили В. Г. — № 1, 5; № 6, 365
 Беришвили Т. Т. — № 5, 336
 Беселиашвили К. В. — № 1, 10
 Блигадзе М. Г. — № 3, 166
 Брегвадзе И. А. — № 3, 179
 Бурджанадзе Т. В. — № 2, 136
 Бусленко Н. С. — № 1, 10
 Бутхузи С. М. — № 1, 5; № 6, 365

В

- Вадачкория Г. Д. — № 2, 97
 Василидзе Т. В. — № 1, 10
 Васильев А. Н. — № 1, 35; № 2, 142; № 3, 184
 Вашақмадзе М. В. — № 1, 21
 Векуа М. Г. — № 2, 105
 Вембер В. В. — № 3, 184

Г

- Габисония Т. Г. — № 5, 318
 Гагелидзе Н. А. — № 4, 266
 Гаручава М. В. — № 1, 39
 Гахокидзе Р. А. — № 1, 67
 Гвасалия Д. Г. — № 1, 60
 Гветадзе Р. Д. — № 4, 221
 Гегенава Л. Г. — № 6, 387
 Гегечкори А. М. — № 6, 426
 Гелашвили Н. Ш. — № 4, 238
 Гелиташивили-Папидзе Д. Э. — № 5, 293
 Гсгоргадзе И. И. — № 6, 415
 Герасименко Т. И. — № 1, 35; № 3, 184
 Гогичайшвили В. А. — № 6, 400
 Гоглиздзе Р. И. — № 4, 284
 Годердзиншвили Д. Г. — № 6, 415
 Гурцкая Г. П. — № 1, 5; № 6, 365
 Гущина Л. Н. — № 1, 67

Д

- Данелия Г. И. — № 5, 347
 Данилевский М. Л. — № 2, 125
 Дараселия Г. Я. — № 4, 266
 Дарсавелидзе М. А. — № 5, 330
 Джавахишвили Н. А. — № 4, 221
 Джавелидзе И. Г. — № 2, 125
 Джариашвили Т. Я. — № 3, 188
 Джохадзе Д. И. — № 4, 284
 Диасамидзе И. А. — № 2, 97
 Дишимова Е. В. — № 3, 179
 Долидзе Д. А. — № 5, 325
 Дрессен-Мурванидзе Н. В. — № 3, 149

Е

- Егиазарова А. Р. — № 5, 341

Ж

- Жвания М. Г. — № 3, 166
 Жгенти К. О. — № 1, 45

З

- Заалишвили М. М. — № 3, 208
 Зардиашвили Т. Г. — № 2, 101
 Зоделава М. М. — № 1, 21

И

- Имедадзе М. Ш. — № 1, 56
 Иорданишвили Г. С. — № 1, 30
 Иосебашвили Т. С. — № 4, 318
 Исакадзе А. Л. — № 2, 116

К

- Какабадзе И. М. — № 4, 230
 Канделаки Г. В. — № 2, 97
 Канделаки М. Л. — № 5, 347
 Канделаки Р. Д. — № 2, 83
 Капанадзе Ж. С. — № 5, 330
 Капырина Н. А. — № 5, 330
 Карсанов Н. В. — № 4, 271
 Кахиашвили Х. А. — № 1, 39
 Качарава Т. К. — № 1, 55
 Кванталиани И. В. — № 3, 193
 Кения К. Ц. — № 1, 21
 Кереселидзе Т. С. — № 5, 318
 Кикнадзе М. П. — № 1, 27
 Кипшидзе Н. Н. — № 1, 35
 Кобаидзе И. А. — № 5, 298
 Кобаладзе Т. Л. — № 2, 129
 Кометиани З. П. — № 2, 105; № 3, 188
 Костенко Н. А. — № 4, 230
 Кратасюк Т. П. — № 5, 330
 Курашвили Н. В. — № 5, 309
 Куридзе И. Ш. — № 3, 208
 Куталия К. Д. — № 2, 105
 Кутовой А. И. — № 2, 142
 Кучеренко Н. Е. — № 3, 184

Л

- Ломая М. А. — № 2, 136
Ломинадзе Т. А. — № 3, 193
Лукеренко Р. В. — № 2, 142

М

- Мансая И. И. — № 2, 101
Малышева В. Ф. — № 5, 330
Мамукашвили И. И. — 2, 191
Манджгаладзе М. В. — № 1, 21
Мачаидзе Н. Л. — № 4, 259
Мегреладзе И. И. — № 4, 221
Меладзе Р. Н. — № 2, 116
Меликишвили М. М. — № 5, 341
Метревели Э. М. — № 5, 325
Микадзе Г. В. — № 5, 341
Микадзе Э. Л. — № 4, 238
Микая М. Ш. — № 2, 129
Мосулишвили Л. М. — № 6, 387
Мусхелишвили Л. В. — № 1, 21
Мхенидзе Е. Г. — № 3, 172; № 4, 246
Мхиян В. А. — № 5, 341

Н

- Надарейшвили К. Ш. — № 1, 60; № 3, 197;
№ 4, 221; № 6, 378
Надирашвили Н. Ш. — № 3, 208
Назарова Л. А. — № 4, 284
Нарсия Н. Н. — № 3, 156
Нацашвили Э. Я. — № 1, 51
Небольсина Л. М. — № 1, 15
Николайшвили М. И. — № 1, 30
Нуцубидзе Н. Н. — № 6, 410

О

- Ониани Д. А. — № 1, 67
Ормоцадзе Г. А. — № 1, 60
Ормоцадзе Л. Г. — № 3, 166

П

- Папава Д. Д. — № 3, 193
Патарая Д. Г. — № 6, 410
Пархомец Т. И. — № 1, 35
Пахурдзе П. В. — № 5, 309
Переметтина Л. Д. — № 5, 330
Петриашвили Н. Д. — № 5, 318
Петрик О. А. — 1, 35
Пирцхалава А. В. — № 3, 161
Пирцхалава М. В. — № 1, 35; № 2, 142;
№ 3, 184

- Пирцхалайшвили М. Ш. — № 4, 253; № 5,
303
Пятковская О. А. — № 3, 184

Р

- Рчеулишвили А. Н. — № 6, 387

С

- Салакая Р. Г. — № 2, 97
Саламатина Н. В. — № 6, 400
Самхарадзе Н. Г. — № 1, 51

Саная Т. В. — № 6, 421

Сванидзе И. К. — № 3, 179; № 6, 387

Сесиашвили И. И. — № 6, 415

Симонидзе М. Ш. — № 3, 208

Симония Г. В. — № 3, 156

Сукоян Г. В. — № 4, 271

Т

Табидзе З. Ш. — № 2, 111

Татишвили Н. И. — № 3, 156

Татулашвили Д. Р. — № 4, 271

Тевзадзе Н. Н. — № 4, 284

Тивадзе Г. В. — № 5, 347

Ткемаладзе Г. Ш. — № 1, 35

Ткемаладзе Л. М. — № 1, 35; № 2, 142;

№ 3, 184

Ткешелашвили М. Я. — № 5, 325

Тотибадзе Н. К. — № 2, 83

Туманишвили Г. Д. — № 4, 238; № 6, 400

Турабелидзе Д. Г. — № 2, 129

У

Уигнадзе А. А. — № 6, 372

Х

Харебава И. Г. № 4, 238

Хахиашвили И. М. — № 3, 156

Хачапуридзе Г. Г. — № 1, 55

Хачидзе О. Т. — № 2, 101

Хирсели Н. И. — № 1, 51

Хитаришвили М. Б. — № 3, 172; № 4, 246

Хундадзе М. Л. — № 1, 10

Хурция М. Н. — № 6, 378

Ц

Цагарели С. Н. — № 3, 149

Цакадзе Л. Г. — № 3, 188

Цинцадзе М. А. — № 1, 55

Цинцадзе О. В. — № 2, 97

Ч

Чанишвили Т. Г. — № 5, 318, 330

Черненская С. Н. — № 2, 142

Челидзе Л. Т. — № 6, 405

Чигвинадзе Т. Д. — № 2, 101

Чиджавадзе М. А. — № 5, 318

Чиквиладзе Д. П. — № 5, 318

Чикобава Г. В. — № 4, 221

Чиковани Л. А. — № 5, 318

Чиракадзе И. Г. — № 5, 318

Читая Т. П. — № 2, 77

Ш

Шарашидзе Л. К. — № 1, 21

Шарикадзе М. З. — № 3, 193

Шенгелая А. Т. — № 1, 21

Шония — № 5, 357

Э

Эристави Т. М. — № 5, 341

Я

Яшвили М. Н. — № 2, 89; № 6, 391

66/40

Цена 85 коп.

Индекс 76204
БИОЛОГИЧЕСКАЯ
ЛИТЕРАТУРА

ISSN — 0321 — 1665 Изв. АН Грузии, сер. биологическая, 1990, т. 16, № 6, 361—432