

BIOLOGICAL SERIES



საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИИ  
PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES  
OF GEORGIA

784-1  
1992

ბიოლოგიის  
სერია  
СЕРИЯ  
БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1992 N2

თბილისი  
ТБИЛИСИ  
ТБИЛИСИ  
თბილი  
ТОМ  
VOL.

18

## დარგების წუსხა

### თეორიული ბიოლოგია

აღმნიანთა და ცხოველთა ფიზიოლოგია

(ნორმალური და პათოლოგიური)

მორფოლოგია

ანატომია

ეგზოლოგია და ჰისტოლოგია

ციტოლოგია

პათოლოგიური მორფოლოგია

ბიოქიმია

ფარმაკოლოგია

ზოტანიკა (ექსპერ. და თეორ.)

მცენარეთა ფიზიოლოგია

ფლოლოგია (ექსპერ. და თეორ.)

ენტომოლოგია

პარაზიტოლოგია

ველფინტოლოგია

პალეობიოლოგია

ბიოგეოცენოლოგია

ეკოლოგია

მიკრობიოლოგია

ვირუსოლოგია

იმუნოლოგია

გენეტიკა

რადიობიოლოგია

ბიოფიზიკა და მულტიპლური ბიოლოგია

ბიონიკა და ბიოკომპერნეტიკა

## СПИСОК РАЗДЕЛОВ БИОЛОГИИ, ПО КОТОРЫМ ПРИНИМАЮТСЯ СТАТЬИ

Теоретическая биология

Физиология человека и животных  
(норм. и патол.)

Морфология

Анатомия

Эмбриология и гистология

Цитология

Патологическая морфология

Биохимия

Фармакология

Ботаника (экспер. и теорет.)

Физиология растений

Зоология (экспер. и теорет.)

Энтомология

Паразитология

Гельминтология

Палеобиология

Биогеоценология

Экология

Микробиология

Вирусология

Иммунология

Генетика

Радиобиология

Биофизика

Молекулярная биология

Бионика и биокибернетика

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე  
(Сакартвелос მეцნიერებათა акадеმიის მაცნე)  
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИИ

ბიოლოგიის სერია  
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 18, № 2  
Том

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

**სარედაქციო კოლეგია:**

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

ლ. გაბუნია, ი. ელიავა, მ. ზაალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, გ. კვესიტაძე, კ. ნადარეიშვილი,  
ბ. ნანეიშვილი, გ. ნახუტრიშვილი, გ. სანაძე, ბ. ყურაშვილი, თ. ჭანიშვილი,  
ნ. ჭაგანიშვილი  
პასუხისმგებელი მდივანი ს. ლაბაძე

**РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:**

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

Л. К. Габунья, Н. А. Джавахишвили, М. М. Заалишвили,  
Г. И. Квеситадзе, Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили, Б. Р. Нанейшвили,  
Г. Ш. Нахуцришвили, Г. А. Санадзе, Г. Д. Туманишвили, Т. Г. Чанишвили,  
И. Я. Элиава

Ответственный секретарь С. Р. Лабадзе

**EDITORIAL BOARD:**

Editor-in-Chief V. Okujava  
Associate Editor T. Oniani  
Editorial Secretary G. Bekia

T. Chanishvili, N. Djavakhishvili, L. Gabunia,  
G. Kvesitadze, B. Kurashvili, K. Nadareishvili, B. Naneishvili,  
G. Nakhutsrishvili, G. Sanadze, G. Tumanishvili, M. Zaalishvili, I. Eliava

Executive Secretary S. Labadze

© Известия АН Грузии  
Серия биологическая, 1992

**რედაქციის მისამართი:**

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

**Адрес редакции:**

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

Корректор Д. Р. Арчвада е

Сдано в набор 11.12.91; Подписано в печать 10.04.92  
Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага № 1. Высокая печать  
6,3 усл.-печ. л. 7,23 кр.-отт. 4,3 уч.-изд. л.  
Тираж 1150 экз. Заказ 2668. Цена 2 руб.

---

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

---

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ. 19  
Типография АН Грузии, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

СОДЕРЖАНИЕ — შიგნაგისი — CONTENTS

- Т. К. Иоселиани, Т. А. Натишвили, Н. А. Ормоцадзе. Роль хвостатого ядра в выполнении классической и инвертированной отсроченных реакций 77
- თ. იოსელიანი, თ. ნათიშვილი, ნ. ორმოცაძე. კუდიანი ბირთვის როლი კლასიკური და ინვერტირებული დაყოვნებული რეაქციების შესრულებაში
- T. Ioseliani, T. Natishvili, N. Ormotsadze. The role of caudate nucleus in the performance of classical and inverted delayed responses
- Л. С. Николаишвили, Л. Ш. Гобечия. Динамика местного кровотока и напряжения кислорода ( $pO_2$ ) в различных областях гипоталамуса в цикле бодрствование-сон 86
- ლ. ნიკოლაიშვილი, ლ. გობეჩია. ადგილობრივი სისხლის ნაკადისა და ქანგბადის ძაბვის ( $pO_2$ ) დინამიკა ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბანში ძალ-ღეიძის ციკლისას
- L. Nikolaiashvili, L. Gobechia. Microflow and  $pO_2$  in different hypothalamic areas in the wakefulness-sleep cycle
- В. Б. Парцвания. О неравномерном распределении кальциевых каналов на мембране пейсмекерного нейрона 99
- ბ. ფარცვანია. პეისმეკერული ნეირონის  $Ca^{++}$ -ის იონთა არხების არათანაბარი განაწილების შესახებ
- V. Partsvania. On uneven distribution of  $Ca^{++}$  ions channels on the membrane of the pacemaker neurons
- М. Г. Жвания, И. Л. Лазриев. Характеристика аксо-дендритных синапсов центрального ядра миндалины крысы в норме и после влияния 40-дневной гипокинезии 98
- მ. ქვანია, ი. ლაზრიევი. ვირთავის ნუშისებრი სხეულის ცენტრალური ბირთვის აქსო-დენდრიტული სინაფსების ელექტრონულ მიკროსკოპულ რაოდენობრივი ანალიზი ნორმასა და 40-დღიანი ჰიპოკინეზიის შემდეგ
- M. Zhvania, I. Lazriev. The quantitative electronmicroscopic study of axodendritic synapses of rat's central nucleus of amygdala in norm and after influence of 40-day hypokinesia
- Н. П. Митагвария, М. И. Небиеридзе. Изменение количественных параметров звездчатых нейронов IV слоя слуховой области коры больших полушарий крыс в процессе старения 104
- ნ. მითაგვარია, მ. ნებიერიძე. თეთრი ვირთავების დიდ ჰემისფეროთა სმენითი ქერქის IV შრის ვარსკვლავისებური ნეირონების რაოდენობრივი მანვენებლების სიბერით გამოწვეული ცვლილებები
- N. Mitagvaria, M. Nebieridze. Changes of the quantitative characteristics of star-shaped neurons in layer of the rats auditory cortex in the aging
- Л. У. Русия, М. Ш. Симоидзе, Ц. Д. Гамквелидзе, К. Ш. Куридзе, М. М. Заалишвили. Изучение взаимодействия  $\alpha$ -актинина и актина методом химической модификации 110
- ლ. რუსია, მ. სიმონიძე, ც. გამყრელიძე, კ. ქურიძე, მ. ზაალიშვილი.  $\alpha$ -აქტინინის და აქტინის ურთიერთქმედების შესწავლა ქიმიური მოდიფიცირების მეთოდით
- L. Rusia, M. Simonidze, Ts. Gamkrelidze, K. Kuridze, M. Zaalishvili. Investigation of  $\alpha$ -actinin and actin interaction by chemical modification

- В. Р. Субелиани. Ультраструктура эпидермальной ткани и мезофилла листа некоторых растений субнивального пояса Центрального Кавказиონი 116  
 ვ. სუბელიანი. ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალური სარტყლის ზოგიერთი მცენარის ფოთლის ეპიდერმალური და მეზოფილური ქსოვილის ულტრასტრუქტურა
- V. Subeliani. The ultrastructure of epidermal and mesophilic leaf tissue of some subnival zone plants of the Central Caucasus
- И. М. Матиташвили, Э. Н. Кецховели, Е. Д. Бадаева, Н. С. Бадаев, [Г. В. Канделаки] Сравнительный цитогенетический анализ спонтанных пшенично-ржаных амфидиплоидов и содержание в них пластидных пигментов 123  
 ი. მათითაშვილი, ე. კეცხოველი, ე. ბადაევა, ნ. ბადაევი, [გ. კანდელაკი.] ხორბალ-შვავის სპონტანური ამფიდიპლოიდების შედარებითი ციტოგენეტიკური ანალიზი და მათში პლასტიდური პიგმენტების შემცველობა
- I. Matitashvili, E. Ketskaveli, E. Badaeva, N. Badaev, [G. Kandelaki.] Comparative cytogenetic study of spontaneous wheat-rye amphidiploids and their pigmental composition
- Е. Г. Кордикова. Обзор ископаемых трехкоготных черепях СССР . . . 131  
 ე. კორდიკოვა. ნამარხი სამხლიქიანი კუს განხილვა
- E. Kordikova. Review of fossil trionychids in the Soviet Union

ХРОНИКА  
 საიუბილეო თარიღები  
 JUBILEE DATES

- И. М. Айвазашвили. К 90-летию со дня рождения А. Брегадзе . . . 142  
 ი. აივაზაშვილი. ამაგდარი მეცნიერი (ა. ბრეგაძის 90 წლისთავისადმი)
- I. Aivazashvili. A. Bregadze — to the 90 - th anniversary of birth

УДК 612.833.81+591:51+159.91

ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგია

კუდიანი ბირთვის როლი კლასიკური და ინვირტირებული  
დაყოვნებული რეაქციების უმსრულეობაში

თ. იოსელიანი, თ. ნათიშვილი, ნ. მარგოლაძე

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

შემოსულია რედაქციაში 19.02.91

26102

შეისწავლბოდა კუდიანი ბირთვის ანტეროდორსალური უბნის დაზიანების გავლენა კლასიკური და ინვირტირებული დაყოვნებული რეაქციების შესრულებაზე ვირთაგვებში. ცდებმა გვიჩვენა, რომ ჩვენს მიერ გამოყენებული მეთოდის პირობებში ნორმალური ვირთაგვები ამ ამოცანის გადაწყვეტისათვის იყენებენ „ხისტი“ ეგოცენტრული ლოკალიზაციის სტრატეგიას. დაყოვნებული რეაქციების შესრულებისას ისინი სწავლობენ „დამიზნების რეფლექსის“ შენარჩუნებას დაყოვნების პერიოდის განმავლობაში. კუდიანი ბირთვის თავის ბილატერალური დაზიანება იწვევს დაყოვნებული რეაქციების შესრულების დარღვევას. საეარაუდლოა, რომ კუდიანი ბირთვის აღნიშნული ნაწილი პასუხისმგებელია „დამიზნების რეფლექსის“ ინსტრუმენტალიზაციისათვის, ე. ი. სტიმულთა „ხისტი“ ეგოცენტრული ლოკალიზაციისათვის.

არსებობს მოსაზრება, რომ კუდიანი ბირთვის (კბ) მთლიანობა აუცილებელია ისეთი ქცევითი ამოცანების შესრულებისათვის, რომელთა საერთო მოთხოვნაა სივრცითი ინფორმაციის გადამუშავება. ასეთ ამოცანათა რიცხვს მიეკუთვნება კლასიკური სივრცითი დაყოვნებული რეაქცია, დაყოვნებული მორიგეობა და სივრცითი გადაკეთება [7, 15].

მ. პოტეგალის [12, 13] აზრით, კბ-ის მონაწილეობა ამ ამოცანების შესრულებაში განპირობებულია იმით, რომ ტვინის ეს სტრუქტურა დაკავშირებულია სტიმულთა ე. წ. ეგოცენტრული ლოკალიზაციის ორგანიზაციასთან.

სტიმულთა ეგოცენტრული ლოკალიზაციის ქვეშ იგულისხმება მათი ადგილმდებარეობის შეფასება საკუთრივ ცხოველის და არა რაიმე გარეშე „ათვის სისტემის“ (ორიენტირის) მიმართ. ცხადია, რომ სივრცითი ლოკალიზაციის ეს სისტემა განსაკუთრებულ მნიშვნელობას

იძენს იმ შემთხვევაში, როცა გარემო ერთგვაროვანია, ე. ი. არ შეიცავს საგანგებო საყრდენ ორიენტირებს.

ამ პრობლემასთან დაკავშირებული ლიტერატურის ანალიზი გვიჩვენებს, რომ შეიძლება გამოვყოთ ეგოცენტრული ლოკალიზაციის ორი არსებითად განსხვავებული სისტემა (სტრატეგია): პირველი დაკავშირებულია სტიმულით აღძრულ საორიენტაციო რეაქციასთან („დამიზნების რეაქცია“) და მას პირობითად შეიძლება ვუწოდოთ „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრატეგია, ხოლო მეორე კი ემყარება სტიმულის ხატის წარმოქმნას და მას შეიძლება ვუწოდოთ „მოქნილი“ ეგოცენტრული სტრატეგია [5]. დღემდე არ არის გარკვეული ამ ორი სტრატეგიის ხვედრითი მონაწილეობა სივრცითი მეხსიერების ისეთო ტესტის შესრულებაში, როგორცაა დაყოვნებული რეაქცია. იგივე ითქმის კბ-ის მნიშვნელობაზე ამ ორი სტრატეგიის (ან ერთ-ერთის) განხორციელებაში. ამიტომ

საქართველოს  
საბუნებისმეტყველო



მატ, ჩვენ მიზნად დავისახეთ შეგვესწავლა ვირთაგვებში კბ-ის როლი კლასიკური დაყოვნებული რეაქციების (კდრ) და ინვერტირებული დაყოვნებული რეაქციების (იღრ) შესრულებაში. ამასთან იღრ-ის

ტესტი ავირჩიეთ იმის გამო, რომ იგი უწყვეტი დატვირთვა „მოქნილ“ ცენტრულ სტრატეგიაზე საკმაოდ დიდა [1].

**მეთოდობა**

ცდისთვის აყვანილი იყო ვისტარის ხაზის ზრდასრული ვირთაგვები (წონით 150—200 გ), რომლებიც ექსპერიმენტის დროს მოთავსებულნი იყვნენ ინდივიდუალურ გალებში. ცდები აგებული იყო კვებით მოტივაციაზე, რისთვისაც ცხოველებს ეძლეოდათ საკვების ნორმირებული ულუფა — ყოველდღიურად 8—10 გ მარცვლეული. წყალი ეძლეოდათ შეზღუდვის გარეშე.

ექსპერიმენტი მოიცავდა შემდეგ თანმიმდევრულ ეტაპებს:

- 1) ცხოველთა მიჩვევა საექსპერიმენტო სიტუაციასთან;
- 2) კვებითი ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსის გამომუშავება;
- 3) 0 წმ-იანი დაყოვნებული რეაქციების ტესტირება კლასიკური ვარიანტით;
- 4) 10 წმ-იანი დაყოვნებული რეაქციების ტესტირება კლასიკური ვარიანტით;
- 5) დაყოვნებული რეაქციების ტესტირება ინვერტირებული ვარიანტით;
- 6) ოპერაცია;
- 7) დაყოვნებული რეაქციების პოსტოპერაციული ტესტირება კლასიკური 0 წმ-იანი და 10 წმ-იანი ვარიანტით;
- 8) დაყოვნებული რეაქციების პოსტოპერაციული ტესტირება ინვერტირებული ვარიანტით;
- 9) მორფოლოგიური კონტროლი (სურ. 5).

ვირთაგვების ქეცვის შესასწავლად გამოყენებული გვქონდა სპეციალური გალია, რომლის სქემატური გამოსახულება მოცემულია სურ. 1-ზე (მარცხნივ). ექსპერიმენტს ვიწყებდით ცხოველთა მიჩვევით ამ გალისადმი, რისთვისაც მათ ყოველდღიურად 20 წთ-ით ვათავსებდით შიგ და ვასწავლიდით საკვების ამოღებას საკვებურიდან. ამის შემდეგ გადავდიოდით კვებითი ინსტრუმენტული პირობითი რეფ-

ლექსის (კიპრ) გამომუშავებაზე ნატურალურ პირობით გამოიზიანებლზე. პირობით გამოიზიანებელს წარმოადგენდა პუარის ბურთულა, რომელსაც ვაჩვენებდით პინცეტით, ვაყნოსებდით და შესაბამისი მხარის საკვებურზე ვუკაკუნებდით. ცხოველი უნდა მისულყო იმ მხარეს, საიდანაც მას ეძლეოდა გალიზიანება, მარჯვნივ ან მარცხნივ. სწორი გადაწყვეტის შემთხვევაში იღებდა გასამრჯელოს, არასწორი გადაწყვეტის შემთხვევაში კი არა. პირობითი სიგნალის მიწოდება რანდომიზირებული იყო გელერმანის მიხედვით [8]. დღიური ცდა შედგებოდა 20 სინჯიანი სესიებისაგან. სწორი გადაწყვეტის კრიტერიუმად აღებული გვქონდა 90% დონე სწორი რეაქციებისა, ე. ი. არა უმეტეს 2 შეცდომისა 20 თანმიმდევრული სინჯიდან, ანუ 1 სესიაში. კიპრ-ის კრიტერიალურ დონემდე მიღწევის შემდეგ გადავდიოდით კდრ-ის [7], ხოლო შემდეგ იღრ-ის ტესტირებაზე [1].

იღრ წარმოადგენს სივრცითი მეხსიერების შესწავლის ერთ-ერთ ტესტს, რომელშიც, კდრ-თან შედარებით, უფრო მკაცრი მოთხოვნებია წაყენებული სივრცეში სტიმულის „მოქნილი“ ეგოცენტრული ლოკალიზაციის მიმართ [2]. ეს ტესტი კდრ-ისაგან განსხვავდება მხოლოდ იმით, რომ დაყოვნების პერიოდში ცხოველი გადაგვყავს სატესტო გალის სარკისებურად სიმეტრიულ მდგომარეობაში და ამ ახალი მდგომარეობიდან ხდება მისი გამოშვება დაყოვნების პერიოდის დამთავრებისას (სურ. 1, მარჯვნივ). ექსპერიმენტში მიღებულ შედეგებს ვამუშავებდით არაპარამეტრული სტატისტიკის მეთოდებით [6].





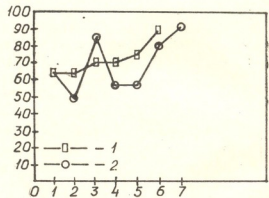
ვირთაგვა №	სწორ რეაქციათა 90% კრიტერიუმი 0 წმ-იანი დაყოვნებისათვის		სწორ რეაქციათა 90% კრიტერიუმი 10 წმ-იანი დაყოვნებისათვის	
	სინჯთა რაოდენობა	შეცდომათა რიცხვი	სინჯთა რაოდენობა	შეცდომათა რიცხვი
1	100	31	0	0
2	120	42	0	0
3	140	50	0	0
4	120	26	0	0
5	120	36	20	6
6	120	38	0	0
7	100	43	0	0
8	140	47	0	0

კლრ-ის ტესტირების დროს ყველა ვირთაგვა აღწევს 90%-იან კრიტერიალურ დონეს, რისთვისაც მათ საშუალოდ (მედიანა) 120 სინჯი სჭირდებათ. შეცდომათა რიცხვის მედიანა 40-ია. დაყოვნების გახანგრძლივება 10 წმ-დე კლრ-ის შესრულებაში დარღვევებს არ იწვევს. მნიშვნელოვანია, რომ ამ ტესტს ჩვენს პირობებში ვირთაგვები წყვეტენ ძირითადად „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის გამოყენებით, თუმცა გამორიცხული არ იყო მათ ამოცანის გადაწყვეტის განსხვავებული სტრატეგია აერჩიათ. ამ თვალსაზრისს საფუძვლად დაედო დაკვირვებები, რომელსაც ვაწარმოებდით ვირთაგვების სხეულის ორიენტაციაზე 10 წმ-იანი დაყოვნების პერიოდში ორი სესიის განმავლობაში. დაკვირვების შედეგები მოცემულია მე-2 ცხრილში.

ცხრილიდან ჩანს, რომ შეცდომები ძირითადად განპირობებულია დაყოვნების პერიოდში არასწორი ორიენტაციის აღებით, თუმცა ისიც უნდა აღინიშნოს, რომ ცხრილში მოყვანილ მონაცემთა სტატისტიკურმა დამუშავებამ არ გვიჩვენა სარწმუნო კორელაციის არსებობა ცხოვილის მიერ ამოცანის სწორ გადაწყვეტასა და დაყოვნების პერიოდში სათანადო საკვებურზე სხეულის ორიენტაციის შენარჩუნებას შორის (სპირმენის რანგთა კორელაციის კოეფიციენტი  $r_s = 0,65, p > 0,05, [6]$ .

სურ. 2-ზე მოცემულია კლრ-ის ტესტის დასწავლის დინამიკის ამსახველი ტიპიური მრუდი (1) № 1 ვირთაგვის მაგალითზე და არატიპიური მრუდი (2) № 2 ვირთაგვის მაგალითზე.

კლრ-ის ტიპიური მიმდინარეობის შემთხვევაში დასწავლას თითქმის ექსპონენციალური ხასიათი აქვს. დასწავლის პროცესში სწორ რეაქციათა რაოდენობა თან-



სურ. 2. კლასიკური დაყოვნების რეაქციის ტესტის შესრულების მრუდები: 1—ტიპიური, 2—არატიპიური შემთხვევები; აბსცისთა ღერძზე გამოსახულია სესიები, რომლებიც 20 სინჯისაგან შედგება; ორდინატთა ღერძზე სწორ რეაქციათა პროცენტი

დათანობით იზრდება და მე-6-ე სესიაზე (100 სინჯის მერე) აღწევს კრიტერიალურ დონეს. 10 წმ-იან დაყოვნებაზე აღნიშნული კრიტერიალური დონე შენარჩუნებულია. თითქმის ასეთივე მიმდინარეობა აქვს კლრ-ის დასწავლას 6 დანარჩენ ვირთაგვაშიც. კლრ-ის დასწავლის არატიპიური მიმდინარეობის შემთხვევაში (№ 2 ვირთაგ-



ვა), დასწავლის პროცესის დინამიკაში შეინიშნება მკვეთრი ფლუქტუაციები. აღნიშნული ცხოველი უკვე მე-3-ე სესიაზე აღწევს სწორი გადაწყვეტის 85%-იან დონეს, შემდეგ სესიაზე კი ეცემა 55%-იან დონემდე.

იღრ-ის ტესტშიც გამოვლინდა ამ ტესტის შესრულების ტიპური და არატიპური (2 ვირთავვა) ხასიათი (სურ. 3). ნახაზიდან ჩანს, რომ იღრ-ის დასწავლის პროცესის დასაწყისში, ამ ტესტის სწორი გადაწყვეტის პროცენტი, როგორც ტიპური, ასევე არატიპური მრუდების შემთხვევაში ძალიან დაბალია: პირველ შემთხვევაში უდრის 30%-ს, მეორე შემთხვევაში 45%-ს. მაგრამ დასწავლის ტიპური მიმდინარეობის შემთხვევაში სწორი გადაწყვეტის პროცენტი იღრ-ის ტესტში 65—70%-ს არ სცილდება, ხოლო არატიპური მიმდინარეობის დროს კი (№ 2 ვირთავვა) მე-5 სესიაზე 90%-ს აღწევს, ხოლო მე-7 სესიაზე — 95%-ს.

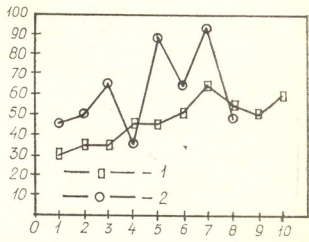
საინტერესოა თ. ნათიშვილის, ნ. სიხარულიძის და ა. ქადაგიშვილის მიერ მოყვანილი ექსპერიმენტული მონაცემები [3], სადაც ავტორები იღრ-ის ტესტში განსხვავებული მეთოდის გამოყენებისას აღწევდნენ ვირთავვებში სწორ რეაქციათა 80%-იან დონეს. მათ ექსპერიმენტში საკვების ადგილმდებარეობის აღქმას, გარდა მხედველობითი, ყნოსვითი, სმენითი გაღიზიანებისა, რომელიც ჩვენ გვკონდა გამოყენებული, თან ერთვოდა ვესტიბულური და კინესთეტიური რეცეპციები. ამ მონაცემთა და ჩვენ მიერ მიღებული მონაცემების ურთიერთშედარების საფუძველზე შეგვიძლია ვიფიქროთ, რომ იღრ-ის სწორი გადაწყვეტის უფრო მაღალი დონის მისაღებად აუცილებელია საკვების ადგილმდებარეობის აღქმაში მონაწილეობდეს კინესთეტიური და ვესტიბულური აფერენტაციები.

როგორც ჩანს ამ უკანასკნელი პირობის დაცვისას ვირთავვებს უადვილდებათ კღრ-ის და იღრ-ის გადაწყვეტა „მოქნილი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის გამოყენებით, ე. ი. ისეთი სტრატეგიის გამოყენებით, რომლის საფუძველია საკვების ადგილმდებარეობის ხატის დამახსოვრება.

ცნობილია, რომ იღრ-ის გადაწყვეტა

მოითხოვს ცხოველისაგან თავისებურ სეკომპენსაციო მექანიზმის ამოქმედებას. მექანიზმის ამოცანაა კორექტირება გაუკეთოს ადრე აღქმული საკვების ადგილმდებარეობის კვალს გამომდინარე ცხოველის შეცვლილი ადგილმდებარეობიდან. მ. პოტეგალის და თ. ნათიშვილის ჰიპოთეზის მიხედვით ასეთ კორექტირებაში წამყვან როლს უნდა თამაშობდეს ვესტიბულური და კინესთეტიური ინფორმაცია [2, 13].

იღრ-ის შესრულების ტიპური და არატიპური მრუდების (სურ. 3) შედარებიდან ჩანს, რომ ტიპური მიმდინარეობის შემთხვევაში, ისევე როგორც კღრ-ის ტესტში (სურ. 2), სადაც სტიმულის ადგილმდებარეობის განსაზღვრა, როგორც ჩანს ხდება „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრა-



ფრ. 3. ინვერტირებული დაყოვნებული რეაქციის ტესტის შესრულების მრუდები: 1—ტიპური; 2—არატიპური შემთხვევა

ტეგიით, დასწავლას ფლუქტუაციები არ ახასიათებს, ხოლო არატიპური მიმდინარეობის შემთხვევაში შეინიშნება მკვეთრი ფლუქტუაციები: 35%-იანი დონე მე-4 სესიაში, 90%-იანი დონე მე-5 სესიაში, 65%-იანი დონე მე-6 სესიაში. შემდეგ სწორ გადაწყვეტათა პროცენტი ისევ მკვეთრად იწევს 50%-დე.

შეიძლება ვიფიქროთ, რომ აღნიშნული სხვაობა იღრ-ის შესრულების ტიპურ და არატიპურ მრუდებს შორის განპირობებულია იმით, რომ პირველ შემთხვევაში ვირთავვები ამ ტესტის გადაწყვეტასაც „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის გამოყენებით ცდილობენ დასწავლის მთელი

კლასიკური დაყოფილებული რეაქციის ტესტში სწორ გადაწყვეტათა დამოკიდებულება ცხოველის ორიენტაციაზე დაყოფილების პერიოდში.  
 დაყოფილების ხანგრძლივობა 10 წმ

დაკვირვების №	ცხოველის №	სწორ გადაწყვეტათა რიცხვი 20 სინჯიდან	ცხოველის მიმართულება ემთხვევა გალიზიანების მიმართულებას და ინარჩუნებს ამ პოზიციას	ცხოველი ასრულებს სხვადასხვა სახის მოძრაობებს	
				გამოსვლის მომენტისათვის აქვს სწორი ორიენტაცია	არა აქვს სწორი ორიენტაცია
1	1	15	8	3	4
	2	17	6	7	4
	3	17	10	5	2
	4	18	15	2	1
2	1	15	9	3	3
	2	14	5	7	2
	3	16	7	5	4
	4	17	9	7	1

კლასიკური დაყოფილებული რეაქციის ტესტში არასწორ გადაწყვეტათა დამოკიდებულება ცხოველის ორიენტაციაზე დაყოფილების პერიოდში.  
 დაყოფილების ხანგრძლივობა 10 წმ

დაკვირვების №	ცხოველის №	არასწორ გადაწყვეტათა რიცხვი 20 სინჯიდან	ცხოველის მიმართულება ემთხვევა გალიზიანების მიმართულებას და ინარჩუნებს ამ პოზიციას	ცხოველი ასრულებს სხვადასხვა სახის მოძრაობებს	
				გამოსვლის მომენტისათვის აქვს სწორი ორიენტაცია	არა აქვს სწორი ორიენტაცია
1	1	5	2	0	3
	2	3	0	0	3
	3	3	1	0	2
	4	2	0	0	2
2	1	5	1	0	4
	2	6	2	1	3
	3	4	2	0	2
	4	3	0	0	3

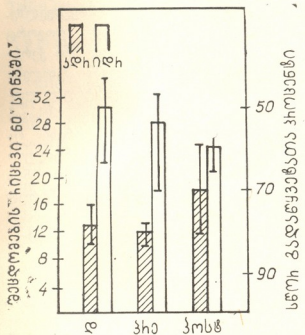
პერიოდის განმავლობაში, ხოლო მეორე შემთხვევაში კი ვირთაგვა იყენებს მიზნის მიღწევის განსხვავებულ სტრატეგიას, შესაძლოა მოქნილ ეგოცენტრულ სტრატეგიას, რომლის დროსაც ხდება საკვების ადგილმდებარეობის დამახსოვრება სათანადო ხატის კორექტირებით ინვერტირების პროცესში, ან შესაძლოა იმახსოვრებს გარეშე სივრცით სტიმულებს, ორიენტირებს, სივრცითი ლოკალიზაციის ე. წ. ალოცენტრული სისტემის გამოყენებით [11, 14].

ჩვენს მიერ გამოთქმულ მოსაზრებას, ნორმალური ვირთაგვების მიერ იდრ-ის

ტესტში სტიმულის ადგილმდებარეობის განსაზღვრის „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის გამოყენების თაობაზე, ადასტურებს შეცდომათა რიცხვის მკვეთრი ზრდა და მამასადამე სწორი გადაწყვეტის პროცენტის შემცირება იდრ-ის შესრულების საწყის სესიებში კდრ-ის ბოლო სესიებთან შედარებით. მათ შორის შეინიშნება უარყოფითი კორელაციური დამოკიდებულება: რაც მაღალია სწორი გადაწყვეტის პროცენტი კდრ-ის ტესტის შესრულებისას, მით დაბალია აღნიშნული პროცენტული მაჩვენებელი იდრ-ის ტესტის გადაწყვეტისას.

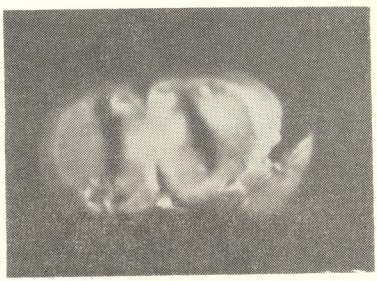
ოპერაციის შემდგომ პერიოდში კლრ-ის ტესტში შეინიშნება ამ ტესტის შესრულების დარღვევა. დარღვევა უკეთ არის გამოსახული პოსტოპერაციული ტესტირე-

რიალურ დონეზე. რაც შეეხება იდრ-ის პოსტოპერაციული ტესტირების სწორი 60 სინჯს, აქ სწორი გადაწყვეტის პროცენტი მატულობს დაახლოებით 10%-ით და შემდეგ მყარდება იგივე მდგომარეობა, რაც ოპერაციამდე ქონდათ — საშუალოდ 50%-იანი დონე სწორი რეაქციებისა. სურ. 4-ზე ნაჩვენებია 8 ვირთაგვას ტესტირების შედეგები კლრ-ისა და იდრ-ის ტესტებში, რომელიც აგებულია დასწავლის პერიოდის ბოლო 60 სინჯის, ოპერაციის წინა პერიოდის 60 სინჯისა და ოპერაციის შემდგომი პერიოდის პირველი 60 სინჯის მონაცემთა შედარების საფუძველზე.



სურათიდან ჩანს, რომ დასწავლის ბოლო და პრეოპერაციულ სინჯებში, როცა კლრ-ის ტესტის საშუალო პროცენტული მაჩვენებელი 80%-ია, იდრ-ის სწორი გადაწყვეტის პროცენტი 50%-ს უტოლდება. ოპერაციის შემდგომ პირველ 60 სინჯში შეინიშნება დარღვევა კლრ-ის ტესტის შესრულებაში. სწორ გადაწყვეტათა პროცენტი ეცემა 70%-მდე (უილკოსონის ტესტი წყვილადი შედარებისათვის:  $T^+=35$ ;  $P=0,008$ ), ხოლო იდრ-ის ტესტში სწორი გადაწყვეტის პროცენტული მაჩვენებელი კი 10%-ით იზრდება (უილ-

სურ. 4. ვირთაგვების ტესტირების შედეგები კლრ-ისა (დასწრისული) და იდრ-ის ტესტებში; ვერტიკალური ხაზები გვიჩვენებენ ინდივიდუალურ მონაცემთა საზღვრებს; დ—დასწავლის პერიოდის დასასრული; პრ—ოპერაციის წინა მონაცემები; პოსტ—ოპერაციის შემდგომი პერიოდი (მონაცემები მოკვანილია 60 სინჯიანი ბლოკებისათვის)



სურ. 5. მორფოლოგიური კონტროლი (მუქად ჩანს დაზიანებული ფარგალი)

ბის პირველ 60 სინჯში, შემდეგ კი დეფიციტი კლებულობს და ოპერირებული ცხოველები კლრ-ს ასრულებენ კრიტი-

კოსონის ტესტი წყვილადი შედარებებისათვის:  $T^+=6,5$ ;  $P=0,0074$ ).

მიღებულ მონაცემთა საფუძველზე შე-



იძლება ვივარაუდოთ, რომ კბ-ის თავის ანტეროდორსალური ნაწილი მონაწილეობს საკვების ადგილმდებარეობის შეფასებაში „ხისტი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის მიხედვით. ფაქტიურად ეს სტრუქტურა ხელს უწყობს საკვების ადგილმდებარეობის აღქმისას აღმოცენებული საორიენტაციო რეაქციის („დამიზნების რეაქციის“) შენახვას დაყოვნების მთელი პერიოდის განმავლობაში. უფრო ზუსტად რომ ვთქვათ, დაყოვნებული რეაქციის ტესტირებისას ეს სტრუქტურა ხელს უწყობს საკვების ადგილმდებარეობის აღქმისას აღძრული საორიენტაციო რეაქციის („დამიზნების რეაქციის“) ინსტრუმენტალიზაციას, ე. ი. დაყოვნებული რეაქციის დასწავლას კრიტერიუმამდე. ცხოველი

სწავლობს დამიზნების რეაქციის შენახვას დაყოვნების პერიოდში რეაქციების ინსტრუმენტული განპირობების საფუძველზე. რაც შეეხება დაყოვნებული რეაქციის გადაწყვეტას „მოქნილი“ ეგოცენტრული სტრატეგიის საფუძველზე. ამ პროცესში ძირითად როლს, როგორც ჩანს, თამაშობს პრეფრონტალური ქერქი [4, 5]. ნორმალურ ცხოველებში შეიძლება გამოყენებული იქნას ეგოცენტრული ლოკალიზაციის ორივე სტრატეგია, იმისაგან დამოკიდებულებით თუ ტესტირების რა პირობებია შექმნილი. პრეფრონტალური ქერქის დაზიანებისას ცხოველები უნდა გადადიოდნენ „ხისტ“ ეგოცენტრულ სტრატეგიაზე, ხოლო კბ-ის დაზიანებისას კი მოქნილ ეგოცენტრულ სტრატეგიაზე.

**ЛИТЕРАТУРА**

1. Натишвили Т. А. Сообщения АН ГССР, 93, 161—164, 1979.
2. Натишвили Т. А. В кн.: Гагрские беседы, VIII, «Мецинереба», Тбилиси, 1979, 378—397.
3. Натишвили Т. А., Сихарулидзе Н. И., Кадагишвили А. И. Сообщения АН ГССР, 99, 457—460, 1980.
4. Натишвили Т. А., Сихарулидзе Н. И., Кадагишвили А. И. Сообщения АН ГССР, 101, 429—432, 1981.
5. Натишвили Т. А. В кн.: Физиология поведения, «Наука», Л., 1987, 524—620.
6. Холендер М., Вулф Д. А. Непараметрические методы статистики, «Финансы и статистика», М., 1983.
7. Divac I. Acta Neurobiol. Exp., 32, 461—477, 1972

8. Gellerman L. W. J. Gen. Psychol., 21, 206—212, 1933.
9. Hunter W. S. Behav. Monogr., 2, 1—86, 1913.
10. König J. F. R., Klippel R. A. The rat brain, Williams and Wilkins, Baltimore, 1963.
11. Lawicka W. Acta Neurobiol. Exp., 32, 261—276, 1972.
12. Potegal M. Acta Neurobiol. Exp., 32, 478—494, 1972.
13. Potegal M. In: Spatial abilities, Academic Press, New York, 1982, 361—387.
14. Rosenkilde C. E. Acta Physiologica Scandinavica, Supl., 514, 1—47, 1983.
15. Rosvold H. E. Acta Neurobiol. Exp., 32, 429—460, 1972.

**РОЛЬ ХВОСТАТОГО ЯДРА В ВЫПОЛНЕНИИ КЛАССИЧЕСКОЙ И ИНВЕРТИРОВАННОЙ ОТСРОЧЕННЫХ РЕАКЦИЙ**

**Т. К. Иоселиани, Т. А. Натишвили, Н. А. Ормоцадзе**

Тбилисский государственный университет

**Резюме**

Исследовалось влияние поврежденной антеродорсальной части хвостатого ядра у крыс на выполнение классической и инвертированной отсроченных реакций. Опыты показали, что в условиях нашей методики нормальные крысы для решения этих задач используют «жесткую» стратегию эгоцентрической локализации: в ходе выполнения отсроченной реакции они обучаются поддерживать «рефлекс на-

целивания» на приманенную кормушку в течение периода отсрочки. Билатеральные поражения головки хвостатого ядра приводят к нарушениям в выполнении отсроченных реакций. Выказано предположение, что указанная часть хвостатого ядра может быть ответственной за инструментализацию «рефлексов нацеливания», т. е. за систему «жесткой» эгоцентрической локализации стимулов.

# THE ROLE OF CAUDATE NUCLEUS IN THE PERFORMANCE OF CLASSICAL AND INVERTED DELAYED RESPONSES

T. IOSELIANI, T. NATISHVILI, N. ORMOTSADZE

Tbilisi State University

## Summary

Effects of lesions of the anterodorsal part of caudate nucleus on the performance of classical and inverted delayed responses were studied in rats. Experiments have shown, that under the testing conditions employed rats solve these tasks by the use of "rigid" strategy of egocentric localization; in the course of delayed response performance they learn to maintain the "targeting reflex"

toward the baited foodwell during the delayed period. Bilateral lesions of the head of caudate nucleus lead to deficits in the delayed response performance.

We suppose, that the mentioned part of caudate nucleus may be responsible for the process of instrumentalization of "targeting reflexes", i. e. for the system of "rigid" egocentric spatial localization.

УДК 612.821+612.824

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

## ДИНАМИКА МЕСТНОГО КРОВотоКА И НАПРЯЖЕНИЯ КИСЛОРОДА ( $pO_2$ ) В РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЯХ ГИПОТАЛАМУСА В ЦИКЛЕ БОДРСТВОВАНИЕ-СОН

Л. С. Николайшвили, Л. Ш. Гобечия

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

Поступила в редакцию 01.02.91

В хронических опытах на кошках выявлено, что при парадоксальном сне в заднем гипоталамусе резко увеличивается местный кровоток, а в колебаниях  $pO_2$  доминируют быстрые волны длительностью 12—25 с, которые во время медленноволнового сна замещаются медленными волнами длительностью 75—125 с на фоне резкого уменьшения местного кровотока. Противоположная динамика указанных параметров в цикле бодрствование-сон имеет место в переднем гипоталамусе и преоптической области. На основании таких разнонаправленных изменений указанных параметров в различных областях гипоталамуса в одной и той же фазе сна оценивается функциональное состояние каждой из них в различных фазах цикла бодрствование-сон.

Несмотря на значительные успехи в изучении нейрофизиологических механизмов сна и бодрствования, все еще четко не определена роль отдельных областей гипоталамуса в механизмах регуляции чередования разных фаз цикла бодрствование-сон. В настоящее время передний гипоталамус и преоптическая область считаются «центром» формирования медленноволнового сна, а задний гипоталамус — поведенческого бодрствования и парадоксального сна [7, 9, 16].

Доказательство данного предположения требует уточнения функционального состояния указанных областей гипоталамуса в разных фазах цикла бодрствование-сон.

Исходя из причинно-следственного сопряжения, функция—метаболизм — кровоток [10, 13, 14], прямые измерения местного кровотока и некоторых параметров метаболизма (непосредственным индикатором интенсивности которого считаются частоты колебаний  $pO_2$  [1, 3, 8]) могут внести определенную ясность в обсуждаемый вопрос.

Настоящая работа является одной из попыток выяснить функциональное состояние отдельных областей гипоталамуса в различных фазах цикла бодрствование-сон с помощью анализа динамики местного кровотока и  $pO_2$ .

### МЕТОДИКА

Опыты проведены на 25 кошках обоих полов с хронически вживленными электродами. Операции осуществляли под нембуталовым наркозом (35—40 мг/кг) и местной новоканновой анестезией. В первой серии опытов (10 кошек) в разных фазах цикла бодрствование-сон проводили реги-

страцию местного кровотока в преоптической области, переднем и заднем гипоталамусе одновременно. Во второй серии опытов (15 кошек) в тех же структурах регистрировали динамику  $pO_2$ . Регистрацию местного мозгового кровотока (ММКТ) проводили мето-



дом электрохимической генерации водорода непосредственно в исследуемом участке ткани с последующим измерением напряжения водорода (рН<sub>2</sub>) полярографическим методом [15]. Внутритканевая генерация водорода производилась с помощью электрической цепи, состоящей из источника постоянного тока, платинового генерирующего электрода диаметром 200 мкм, подключенного к отрицательному полюсу источника тока и референтного платинового электрода площадью 1 см<sup>2</sup>, который устанавливался под кожу. Ток генерации составлял 1 мкА; на расстоянии 200 мкм от генерирующего электрода устанавливался измерительный платиновый электрод диаметром 100 мкм, который совместно с хлорсеребряным электродом сравнения подключался к полярографической системе измерения рН<sub>2</sub> (напряжение поляризации 200 мВ). С помощью этого метода осуществляли качественный анализ ММКТ. рО<sub>2</sub> регистрировали стандартным полярографическим методом [12]. В качестве кис-

лородного катода использовали платиновую проволоку диаметром 150 мкм, покрытую по всей длине, за исключением рабочего торца, изолирующим лаком. Очищенный кончик электрода длиной 0,2—0,3 мм покрывался селективной к кислороду рофлексовой мембраной фирмы «Ром Хаас», США. Вспомогательным электродом служила хлор-серебряная проволока, диаметром 0,4 мм; напряжение поляризации 0,6 В. С целью идентификации отдельных фаз цикла бодрствование-сон регистрировали электрическую активность новой коры и гиппокампа, а также движение глазных яблок. Для стереотаксического вживления электродов использовался атлас Джаспера и Аймона-Марсана [11]. Опыты начинались через 7—10 дней после операции и длились примерно две недели. Колебания рО<sub>2</sub> анализировали с помощью автокорреляционных функций. Для определения статистической достоверности полученных результатов использовался Т-критерий Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Местный кровоток в различных областях гипоталамуса в цикле бодрствование-сон.** В опытах на десяти кош-

оптической области, переднем и заднем гипоталамусе. Результаты показали, что наиболее типичной является

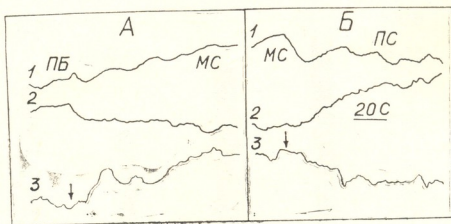


Рис. 1. Типичная динамика местного кровотока в переднем (1), заднем (2) гипоталамусе и преоптической области (3) в цикле бодрствование—сон: ПБ—спокойное бодрствование; МС—медленно-волновой сон; ПС—парадоксальный сон; стрелки: А—начало перехода ПБ в МВ; Б—конец медленно-волнового сна и его переход в парадоксальный сон (запись со скоростью 0,5 мм/с; отметка времени 30 с)

ках анализировали полученные при смене фаз цикла бодрствование-сон 74 паттерна динамики ММКТ в пре-

картина, представленная на рис. 1. Оказалось, что при одной и той же фазе сна в указанных областях гипо-

таламуса изменения местного кровотока разнонаправлены. В частности, при переходе из спокойного бодрствования (ПБ) в медленноволновой сон (МС) — 20 случаев в переднем гипо-

кровотока. Одновременно в заднем гипоталамусе его уровень снижался (рис. 1, А, 2). При переходе МС в парадоксальный сон (ПС) — 21 случай, наоборот, в 100% случаев имело ме-

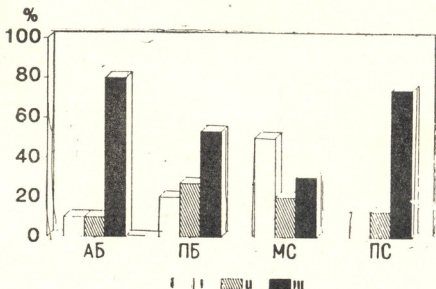


Рис. 2. Частота появления (%) в колебаниях  $pO_2$  волн разной длительности в переднем гипоталамусе в цикле бодрствование—сон: I—III—волны  $pO_2$  длительностью 12—25, 35—55 и 75—125 с соответственно; AB—активное бодрствование; остальные обозначения те же, что и на рис. 1

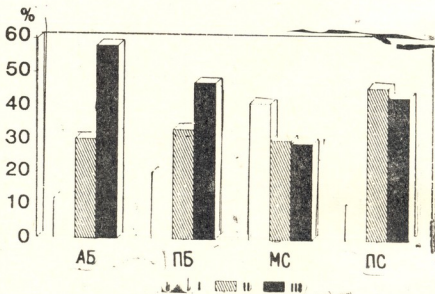


Рис. 3. Частота появления (%) в колебаниях  $pO_2$  волн разной длительности в преоптической области в цикле бодрствование—сон. Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2

таламусе и преоптической области (рис. 1, А, 1 и 3 соответственно) всегда наблюдалось увеличение местного

сто увеличение местного кровотока в заднем гипоталамусе (рис. 1, Б, 2), а в переднем гипоталамусе и преопти-

ческой области 14 раз наблюдали его снижение (рис. 1, Б, 1 и 3), 4 раза — увеличение и 3 раза неизменность местного кровотока.

Следовательно, во время МС местный кровоток увеличивается в переднем гипоталамусе и преоптической области, а в заднем гипоталамусе снижается ( $p < 0,01$ ). Во время же ПС, наоборот, местный кровоток увеличивается в заднем гипоталамусе, а в переднем гипоталамусе и преоптической области снижается ( $p < 0,01$ ).

**рО<sub>2</sub> в различных областях гипоталамуса в цикле бодрствование-сон.** В различных фазах цикла бодрствование-сон в преоптической области, переднем и заднем гипоталамусе были зарегистрированы отличающиеся по своему паттерну спонтанные колебания рО<sub>2</sub>. В результате их автокорреляционного анализа были выявлены три группы периодических и квазипериодических составляющих ритмики

переходе же в МС (69 случаев) картина резко меняется — в переднем гипоталамусе колебания рО<sub>2</sub> значительно учащаются и быстрые волны с периодом в 12—25 с начинают доминировать, их «доля» увеличивается в 2,5 раза по сравнению с ПБ ( $p < 0,05$ ). А при переходе в ПС (104 случая) в переднем гипоталамусе колебания рО<sub>2</sub> опять замедляются, в частности, представленность быстрых волн уменьшается в 4 раза по сравнению с МС и соответственно возрастает доля медленных волн ( $p < 0,001$ ).

В цикле бодрствование-сон аналогичная динамика рО<sub>2</sub> имеет место и в практической области (рис. 3): здесь наличие в распределении периодов колебаний рО<sub>2</sub> носит лишь количественный характер, тогда как качественно оно идентично. А в заднем гипоталамусе имеет место противоположная динамика рО<sub>2</sub> (рис. 4): во время АБ представленность быстрых

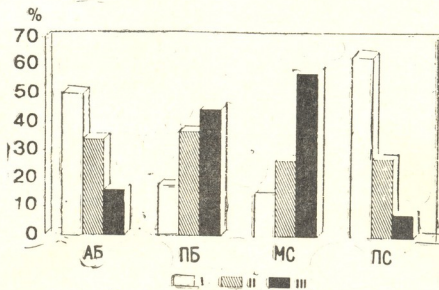


Рис. 4. Частота появления (%) в колебаниях рО<sub>2</sub> волн разной длительности в заднем гипоталамусе в цикле бодрствование-сон. Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2

рО<sub>2</sub> с периодами: I—12—25, II—35—55 и III—75—125 с. Анализ автокорреллограмм показал, что во время активного (эмоционального) бодрствования (АБ) — 24 случая — в колебаниях рО<sub>2</sub> переднего гипоталамуса (рис. 2) в 80% случаев доминируют медленные волны длительностью 75—125 с, которые продолжают доминировать и во время ПБ — 50 случаев. При

волн в 3 раза больше по сравнению с медленными ( $p < 0,01$ ). При переходе в ПБ медленные волны начинают доминировать ( $p < 0,05$ ), а в фазе МС в колебаниях рО<sub>2</sub> в основном (в 60% случаев) превалируют медленные волны ( $p < 0,01$ ). При переходе же в ПС картина колебаний рО<sub>2</sub> разной длительности вновь меняется: вероятность развития быстрых волн увеличивается

в 4 раза по сравнению с ПБ и МС ( $p < 0,001$ ), а относительное число медленных волн уменьшается в 7 раз по сравнению с быстрыми волнами  $pO_2$  ( $p < 0,001$ ).

Таким образом, распределение ве-

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По современным данным «центром» формирования ПС считается задний гипоталамус, а формирования МС — передний гипоталамус и преоптическая область [7, 9, 16]. Если это так, то исходя из тесной взаимосвязи между функциональным состоянием, метаболизмом и кровотоком ткани головного мозга [10, 13, 14], надо полагать, что в одной и той же фазе сна в антагонистических зонах гипоталамуса изменения местного кровотока должны быть разнонаправлены. Действительно, в наших опытах оказалось, что во время МС ММКТ увеличивается в переднем гипоталамусе и преоптической области, а в заднем гипоталамусе — снижается. При ПС наблюдается противоположная динамика — местный кровоток увеличивается в заднем гипоталамусе, а в переднем гипоталамусе и преоптической области — снижается. Разнонаправленность изменений местного кровотока в указанных областях гипоталамуса в одной и той же фазе сна указывает на то, что механизмы этих изменений имеют местное происхождение. Поскольку такие изменения обуславливаются, видимо, функционально-метаболическими сдвигами, можно заключить, что увеличение местного кровотока в указанных структурах должно быть результатом активной вазодилатации вследствие повышения метаболической активности и, следовательно, должно отражать повышение функциональной активности. Уменьшение же местного кровотока должно быть результатом активной вазоконстрикции вследствие подавления метаболической и, следовательно, функциональной активности. Подтверждением этого служит установленная нами динамика местного кровотока в сенсомоторной области коры (СМК), которая была показана в ранее опубликованной работе [5]. В частности, во время АБ и ПС уровень местного кровотока в СМК увеличивается, а во время МС — уменьшается. То есть, в СМК увеличение местного

роятностей наблюдения указанных выше трех частотных групп колебаний  $pO_2$  в заднем гипоталамусе отличается от такового в переднем гипоталамусе и преоптической области как качественно, так и количественно.

кровотока коррелирует с высокой функциональной активностью коры, а снижение — с ее подавлением.

Таким образом, данные по динамике ММКТ позволяют заключить, что при ПС имеет место повышение функциональной активности в заднем гипоталамусе и ее подавление в переднем гипоталамусе и преоптической области. При МС, наоборот, функционально-метаболическая активность в переднем гипоталамусе и преоптической области повышается, а в заднем гипоталамусе — подавляется. В пользу этого говорит динамика зарегистрированных нами колебаний  $pO_2$  в участках гипоталамуса в цикле бодрствование-сон. В частности, в наших опытах оказалось, что во время АБ в заднем гипоталамусе в колебаниях  $pO_2$  в основном доминируют быстрые волны длительностью 12—25 с, а в переднем гипоталамусе и преоптической области преобладают (60—80 % случаев) медленные волны периодом 75—125 с. Во время МС, наоборот, в переднем гипоталамусе и преоптической области начинают доминировать быстрые волны, а в заднем гипоталамусе — медленные. Частота колебаний  $pO_2$  также резко меняется при переходе в ПС — в заднем гипоталамусе вновь начинают доминировать быстрые волны, а в переднем гипоталамусе и преоптической области — медленные. Следовательно, в одной и той же фазе цикла бодрствование-сон изменения частот колебаний  $pO_2$  в различных участках гипоталамуса разнонаправлены.

Как показывают полученные нами данные, колебания  $pO_2$  характеризуются полиморфизмом — в одной и той же фазе цикла бодрствование-сон каждый исследуемый участок гипоталамуса имеет свой характерный паттерн колебаний  $pO_2$ . Кроме того, колебания  $pO_2$  характеризуются лабильностью — при переходе из одной фазы цикла бодрствование-сон в другую параметры ритмики  $pO_2$  претерпевают резкие изменения. Все сказан-

ное, наряду с разнонаправленностью изменений частоты колебаний рО<sub>2</sub> в различных областях гипоталамуса в одной и той же фазе сна, говорит о том, что эти колебания местного происхождения и должны быть обусловлены функционально-метаболическими сдвигами, происходящими в этих структурах.

Экспериментально подтверждено, что повышение уровня функциональной активности структуры головного мозга сопровождается учащением в ней колебаний рО<sub>2</sub>, а подавление функциональной активности — замедлением этих колебаний [2, 4, 6, 8]. Следовательно, при смене фаз цикла бодрст-

вание-сон изменения частоты колебаний рО<sub>2</sub> в указанных областях гипоталамуса является отражением сдвигов функционально-метаболической активности: увеличение частоты колебаний рО<sub>2</sub> должно отражать повышение функционально-метаболической активности, а ее снижение — подавление.

Таким образом, динамика колебаний рО<sub>2</sub> еще раз подтверждает, что при активном бодрствовании и парадоксальном сне функциональная активность должна повышаться в заднем гипоталамусе, а при медленно-волновом сне в переднем гипоталамусе и преоптической области.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Березовский В. А. В кн.: Кислородный гомеостаз и кислородная недостаточность, «Наукова думка», Киев, 1978, 5—18.
2. Гречин В. Б., Боровикова В. Н. Медленные незлектрические процессы в оценке функционального состояния мозга человека, «Наука», Л., 1982.
3. Гречин В. Б., Кропотов Ю. Д. Медленные незлектрические ритмы головного мозга человека, «Наука», Л., 1979.
4. Загускин Л. Д., Загускина С. Л. В кн.: Полярнографическое определение кислорода в биологических объектах, «Наукова думка», Киев, 1974, 225—229.
5. Николайшвили Л. С. Сборник научных трудов пединститута Грузинской ССР, Тбилиси, 1986, 81—92.
6. Николайшвили Л. С., Гобечия Л. Ш., Митагвария Н. П. Физиол. ж. СССР, 69, 12, 1543—1548, 1983.
7. Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы, «Мецниереба», Тбилиси, 1980.
8. Снежко А. Д. ДАН СССР, 133, 4, 1960, 984—987.
9. Feldman S. M. Waller H. J. Nature, 196, 1320—1322, 1962.

10. Greenberg J., Hand P., Sylvestro A., Reivich M. In: Cerebral blood flow and metabolism (Eds F. Gotoh, H. Nagai, Y. Tazaki), Munksgaard, Copenhagen, 1979, 12—13.
11. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of diencephalon of the cat. The National Research Council of Ottawa, Canada, 1954.
12. Lübbers D. W. In: Oxygen pressure recording in gases, fluids and tissue (Eds. F. Kreuzer and H. Herzog), Basel-New York, S. Karger, 1969, 112—123.
13. Reneau D. D., McFarland R. S., Helsey I. H. In: Oxygen Transport in Tissue — III (Eds. I. A. Silver, M. Ereminska, H. I. Bicher), New York, London, Plenum Press, 1977, 213—218.
14. Sokoloff L. Fed. Proc., 40, 8, 8311—8316, 1981.
15. Stossek K., Lübbers D. W., Cottin N. Pflüg. Arch., 348, 225—238, 1974.
16. Tokizane T. In: Neurophysiologie des etats du sommeil, Paris, 1965, 151—160.

ადგილობრივი სისხლის ნაბადისა და ჟანგბადის ძაბვის (pO<sub>2</sub>) დინამიკა ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბანში ძილ-ღვიძილის ციკლისას

ლ. ნიკოლაიშვილი, ლ. გობეჩია

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ქრონიკულ ცდებში კატეზზე ძილ-ღვიძილის ციკლისას ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბანში ადგილობრივი სისხლის ნაკა-

დისა და pO<sub>2</sub>-ს დინამიკის ანალიზმა გამოავლინა, რომ ნელტალლოვანი ძილის ფაზაში ადგილობრივი სისხლის ნაკადი და

ქანგბადის ძაბვის რხევათა სიხშირე იზრდება წინა ჰიპოთალამუსსა და პრეოპტიკურ უბანში, ხოლო უკანა ჰიპოთალამუსში მცირდება. პარადოქსული ძილის დროს საწინააღმდეგო სურათს აქვს ადგილი.

ძილის ერთსა და იმავე ფაზაში ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბანში აღნიშნული

პარამეტრების ურთიერთსაწინააღმდეგო მიმართული ცვლილებები მიუთითებენ იმაზე, რომ ისინი ადგილობრივი წარმოშობისანი არიან და განპირობებულნი უნდა იყვნენ ფუნქციურ-მეტაბოლური აქტიობის გაზრდით.

## MICROFLOW AND $pO_2$ IN DIFFERENT HYPOTHALAMIC AREAS IN THE WAKEFULNESS-SLEEP CYCLE

L. NIKOLAISHVILI, L. GOBECHIA

Beritashvili Institute of Physiology Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

### S u m m a r y

In chronic experiments on cats during paradoxical sleep (PS) the level of local blood flow and  $pO_2$  oscillation frequency were found to be increased in the posterior hypothalamus and decreased in the anterior hypothalamus and preoptic area. During slow-wave sleep (SWS) opposite relations were observed. Such shifts of

these parameters during PS are supposed to reflect an increase of the functional activity of the posterior hypothalamus. During SWS, on the contrary, the functional activity appeared to be increased in the anterior hypothalamus and preoptic area.

№ 612.812

აღმავანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგია

პეისმეპერაული ნეირონის მემბრანაზე  $Ca^{++}$ -ის იონთა  
არხების არატანაბარი განაწილების შესახებ

ბ. ზარცვანი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის კიბერნეტიკის ინსტიტუტი, თბილისი

შემოსულია რედაქციაში 20.04.90

შესწავლილ იქნა ვაზის ლოკოინას პეისმეპერაულ ნეირონთა მემბრანაზე კალციუმის იონთა არხების განაწილება. ნაჩვენებია იქნა, რომ რიტმულ ტიპის პეისმეპერაული ნეირონებისათვის, აგრეთვე ა ტიპის ჯგუფური პეისმეპერაული ნეირონებისათვის მათი სიმკვრივე მეტია აქსონის საწყის სეგმენტზე, აპოკალურ ზედაპირთან შედარებით. გამოაქვეყნდა მოსაზრება, რომ კალციუმის იონთა არხების მეტ სიმკვრივიანი მემბრანის ფრაგმენტი პეისმეპერაულ ლოკუსს წარმოადგენს.

ნერვული უჯრედის პოტენციალის ცვლილების საფუძველს მის მემბრანაში გამავალი იონური დენები შეადგენენ. იონთა მოძრაობა ნეირონულ მემბრანაში იონურ არხებით ხდება. ცალკეულ იონთათვის ნაჩვენებია საკუთარი, მათთვის სპეციფიკური არხების არსებობა [1]. ნაჩვენებია ისიც, რომ მოცემულ არხში გადის დასახელებული იონი, თუმცა იგი შეიძლება განჭოლოს ზოგიერთმა სხვა იონმაც. ისეთი იონისათვის, როგორცაა  $K^+$  აღმოჩენილია სამი ტიპის არხი, რომელნიც ძირითადად მხოლოდ  $K^+$ -ის იონებს ატარებენ.  $Na^+$ -ის იონებისათვის ორი ტიპის არხების არსებობაა ნაჩვენები. რაც შეეხება  $Ca^{++}$  იონებს, მათთვის ჯერჯერობით მხოლოდ ერთი ტიპის არხია აღმოჩენილი [3]. იმისათვის, რომ შესწავლილ იქნას რომელიმე ტიპის არხის თვისებები, საჭიროა სხვა არხების ფარმაკოლოგიური ბლოკირება. შესაძლებელია აგრეთვე ამ

არხების განმჭოლავი იონების შეცვლა ისეთი ზომის იონებით, რომ ისინი თავიანთი სიდიდის გამო მოცემულ არხებში ვერ გავიდნენ. ცხადია ამ დროს არ უნდა დაირღვეს საერთო მუხტის რაოდენობა, აგრეთვე ოსმოსური პირობები.

ჯამური იონური დენის გასაშუალოების მეთოდის გამოყენებით გამოთვლილ იქნა სხვადასხვა ტიპის ნეირონისათვის ზოგიერთი იონის არხების სიმკვრივე კვადრატულ მიკრონზე. მეორეს მხრივ ნეირონის მემბრანის უაღრესად დიდი პეტროგენულობა, რაც მისი სხვადასხვა უბნის ელექტრულ და ქიმიურ თვისებათა განსხვავებულობაში გამოისახება გვაფიქრებინებს, რომ შესაძლოა იონთა არხების სიმკვრივე მემბრანის მთელ ზედაპირზე არაა ერთგვაროვანი. ამასთან დაკავშირებით საინტერესოდ მივიჩნით შეგვესწავლა  $Ca^{++}$  იონთა არხების განაწილება პეისმეპერაულ ნეირონის მემბრანაზე.

მეთოდობა

ექსპერიმენტები ტარდებოდა ვაზის ლოკოინას ნეირონებზე. იზოლირებულ ნერვულ სისტემას ვათავსებდით რინგერის ხსნარში, რომლის შემადგენლობა შემდეგი იყო:  $NaCl$ —80 მმოლი,  $KCl$ —4 მმოლი,  $CaCl_2$ —7 მმოლი,  $MgCl_2$ —5 მმოლი,

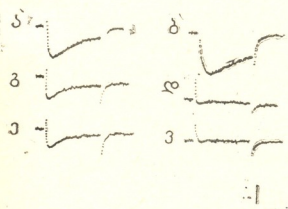
ტრისი—5 მმოლი,  $pH$  7,5 ტოლი იყო. შემავრთებელ ქსოვილს ვაცლიდით ვოლფრამის მიკრონემსების საშუალებით. ამ ქსოვილის უკანასკნელი ფენის მოცილება ხშირად ნეირონის დაზიანებას იწვევს. ამის თავიდან ასაცილებლად ნერვულ სის-

ტემას ვათავსებდით პრონაზას 0,5% ხსნარში. ეს პროცედურა საშუალებას იძლეოდა გაგვეჩინათ ვისუფლებინა ნეირონი. რაც მთავარია, მისადგომი ხდებოდა მისი როგორც აბიკალური, ასევე აქსონალური ნაწილი. ამ ოპერაციის შემდეგ ნერვულ სისტემას ვათავსებდით სუფთა რინგერის ხსნარში.

იონური დენების გასაზომად გამოყენებულ იქნა მემბრანის ფრაგმენტის მიკროელექტროდით შეწოვის მეთოდიკა, ე. წ. „პეტჩი-კლამპი არასრული კონტაქტის დროს“, რომლის დაწვრილებითი აღწერა მოცემულია [2]-ში. აღნიშნული მეთოდიკა საშუალებას იძლევა ნეირონის დაუზიანებლად შესწავლილ იქნას მემბრანის ფრაგმენტში გამავალი დენი, რაც შეუძლებელია ე. წ. „პეტჩი-კლამპ“ მეთოდის გამოყენებით. ამრიგად საშუალება გვქონდა ავგვეზომა ერთიდაიგივე ნეირონის იონური დენები აბიკალურ და აქსონის საწყის სეგმენტის მემბრანული ფრაგმენტებიდან. შემწოვ ელექტროდში ხსნარის

კვლევის შედეგები და მათი განხილვა

შემადგენლობა შემდეგი იყო:  $\text{CaSO}_4$ —40 მმოლი,  $(\text{TEA})_2\text{SO}_4$ —35 მმოლი, ტრის-ბუფერი—20 მმოლი. ამრიგად ტეტრაეთილამონიუმის იონებით შეცვლილ იქნა ნატრიუმის იონები, ხოლო  $\text{SO}_4$ -ით — ქლორისა [6]. ცნობილია, რომ ისინი ვერ გადიან შესაბამისად ნატრიუმისა და ქლორის არხებში. ამრიგად რეგისტრირებული დენი იდენტიფიცირდებოდა როგორც კალციუმის შემავალი დენი. კალციუმის არხების ბლოკირებისათვის გამოყენებულ იქნა კობალტის იონები  $\text{CaSO}_4$ -ით  $\text{CoSO}_4$ -ით შეცვლის საშუალებით [5]. შეცვლა ხდებოდა მოლურობის სათანადო დაცვით. მმართველი იმპულსის ამპლიტუდა 10 მვ-ს ტოლი იყო, რაც განაპირობებდა იმას, რომ შესწოვ ფრაგმენტზე ხდებოდა ძაბვის ფიქსირება პეისმეკერული პოტენციალის შესაბამის მნიშვნელობაზე. ამავე დროს მმართველი იმპულსის აღნიშნული მნიშვნელობა იძლეოდა შესაძლებლობას ავგვირდებინა მოქმედების პოტენციალის შესაბამის დონეებზე ძაბვის ფიქსირება.

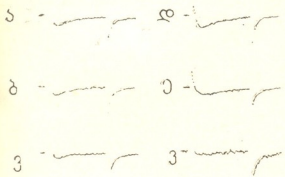


სურ. 1. რიტმული ტიპის ნეირონის მემბრანის ფრაგმენტების იონური დენები: ა — კალციუმის შემავალი დენი მემბრანის აბიკალური ფრაგმენტიდან; ბ — კალციუმის შემავალი დენი იგივე ზომის აქსონის დასაწყის სეგმენტის ფრაგმენტიდან; გ — კალციუმის შემავალი დენი აბიკალურ ფრაგმენტზე, კალციუმის იონების ნაწილის კობალტის იონებით შეცვლის პირობებში; დ — აქსონის საწყის სეგმენტის ფრაგმენტზე იგივე პირობებში აღრიცხული კალციუმის შემავალი დენი; ე — აბიკალური ფრაგმენტის შემავალი დენი, კალციუმის იონების კობალტის იონებით სრული შეცვლის პირობებში; ვ — შემავალი დენის დათრგუნვა აქსონის სეგმენტის ფრაგმენტზე, კალციუმის იონების კობალტის იონებით სრული შეცვლის პირობებში; კალიბრება—0,2 ნა, 20მწმ

სურ. 1-ზე მარცხენა სვეტში ნაჩვენებია კალციუმის შემავალი დენის ოსცილოგრამები, აღრიცხული რიტმული ტიპის პეისმეკერული ნეირონის აბიკალური ზედაპირიდან, ხოლო მარჯვენა სვეტში — აქსონის საწყისი სეგმენტის ფრაგმენტიდან. ადვილია იმის შემჩნევა, რომ აქსონის საწყისი სეგმენტის უბანზე კალციუმის შემავალი დენის მაქსიმალური მნიშვნელობა აღემატება აბიკალური უბნიდან რეგისტრირებულ ამავე დენის მნიშვნელობას. განსხვავებულია მათი დროში განვითარებაც. კერძოდ, აბიკალურ ფრაგმენტში დენი უფრო სწრაფად ეცემა. სურ. 1-ის მეორე სტრიქონზე ნაჩვენებია კობალტის იონების მბლოკირებელი ეფექტი ორივე უბნის ფრაგმენტებზე. ამ შემთხვევაში შემწოვ ელექტროდში  $\text{CaSO}_4$ -ის კონცენტრაცია შემცირებულ იქნა 4 მმოლამდე, ხოლო ხსნარში დამატებულ იქნა 36 მმოლი  $\text{CoSO}_4$ . ამან აბიკალურ ფრაგმენტში შემავალი კალციუმის დენი შეამცირა, ხოლო აქსონის საწყისი სეგმენტზე ეს შემცირება უფრო მეტად გამოისახა. როდესაც



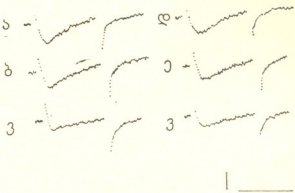
შემწოვი ელექტროდის ხსნარი აღარ შეიცავდა კალციუმის იონებს და ისინი მთლიანად იქნენ შეცვლილი კობალტის იონებით ( $\text{CoSO}_4$ -ის კონცენტრაცია 40 მმოლის ტოლია), აპიკალურ უბანზე დენი, მართალია, კიდევ უფრო შემცირდა, მაგრამ მთლიანად არ მოისპო. რაც შეეხება აქსონის საწყის სეგმენტს — იგი აქ თითქმის ნოლამდე დაეცა — სურ. 1-ის მესამე სტრიქონი.



სურ. 2. ა ტიპის ჭგუფური პეისმეკერული ნეირონის მემბრანის ფრაგმენტების შემაჯალი იონური დენები. კალციუმის დენები აპიკალური ფრაგმენტებიდან: ა — შემწოვი მყაროელექტროდი შეიცავს 40 მმოლ  $\text{CaSO}_4$ -ს; ბ— $\text{Ca}$ -ის იონების 90%-ის  $\text{Ca}$ -ის იონებით შეცვლის პირობებში იგივე ფრაგმენტებიდან რეგისტრირებული დენი; გ—იქვე აღრიცხული შემაჯალი დენი  $\text{Ca}^{++}$ -ის  $\text{Co}^{++}$ -ით სრული შეცვლის პირობებში; კალციუმის შემაჯალი დენები აქსონის საწყის სეგმენტს ფრაგმენტებიდან; დ — შემწოვ ელექტროდში ხსნარი ისეთივეა, როგორც ა შემთხვევაში; ე — შემწოვ ელექტროდში ხსნარი ისეთივეა, როგორც ბ შემთხვევაში; ვ—შემწოვ ელექტროდში ხსნარი ისეთივეა, როგორც გ შემთხვევაში; კალიბრება—0,2 ნა, 20 მწმ

სურ. 2-ზე გამოსახულია კალციუმის იონების შემაჯალი დენების ოსცილოგრაფები ვისცერალური განგლის ნეირონისათვის, რომლის ფონური აქტიობა განეკუთვნება ბ ტიპის ჭგუფურ პეისმეკერულ ნეირონებს. მათი აქტიობისათვის დამახასიათებელია ისეთი იმპულსთა ჭგუფების რიტმული გენერირება, რომლებშიც პირველი მოქმედების პოტენციალის აღმოცენების დონე გაცილებით ნაკლებია (დებოლარიზაციის მხარეს), ვიდრე მომდევნოთათვის. სურ. 2-ზე ოსცილოგრაფების განლაგება ისეთივეა, როგორც სურ. 1-ზე. ვხედავთ, რომ საწყის ხსნარში კალციუმის შემაჯალი დენის სიდიდეები აქაც განსხვავებული

არაა, იგი შედარებით ნაკლებია აპიკალურ უბანზე — პირველი სტრიქონი. ხსნარში კალციუმის იონების 90%-ის კობალტის იონებით შეცვლამ ორივე უბანზე შეამცირა შემაჯალი დენის სიდიდე, რომელიც უფრო მკვეთრად აქსონის საწყის უბანზე შეიმჩნევა — მეორე სტრიქონი. უკალციუმო არეში კი, ისევე როგორც რიტმული ტიპის ნეირონის შემთხვევაში, აქსონის საწყის უბანზე ეს დენები



სურ. 3. ბ ტიპის ჭგუფური პეისმეკერული ნეირონის მემბრანის ფრაგმენტების იონური დენები; ა, ბ, გ, დ, ე და ვ-ზე გამოსახული ოსცილოგრაფების პირობები ანალოგიურია სურ. 2-ის შესაბამისი პირობების; კალიბრება — 0,2 ნა, 20 მწმ

ნი ნოლამდე დაეცა. აპიკალურ უბანზე კი იგი ნოლისაგან განსხვავებულია — მესამე სტრიქონი.

სურ. 3-ზე ზემოთ მითითებულ შემაჯალი იონებით ნაჩვენებია ანალოგიური შემაჯალი დენთა ოსცილოგრაფები ბ ტიპის ჭგუფური პეისმეკერული ნეირონისათვის. მისი აქტიობა გამოიხატებოდა მემბრანული პოტენციალის ნელ მაღალამპლიტუდურ რხევაში, რომლის აღმაველ ფაზაზე აღმოცენდებოდა მოქმედების პოტენციალები. აღვილია იმის შემჩნევა, რომ ამ ნეირონისათვის შემაჯალი კალციუმის დენის სიდიდეები განხილული ფრაგმენტებისათვის არ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან არც უკობალტოდ, არც მისი მონაწილეობით. კალციუმის იონთა კობალტის იონებით შეცვლამ არ გამოიწვია ამ ფრაგმენტებში დენის სრული დათრგუნვა.

ექსპერიმენტების შედეგად მიღებული ძირითადი შედეგი ის არის, რომ პეისმეკერული პოტენციალის შესაბამის დაბეჭედებულ ნეირონის აქსონის საწყის უბანზე კალ-



ციუმის შემავალი დენი მეტია, ვიდრე აპიკალურ არეში. ეს შედეგი იძლევა იმის საშუალებას, რომ დავასკვნათ შემდეგი; აღნიშნულ ნეირონთა მემბრანაზე კალციუმის იონთა არხები არათანაბრადაა განაწილებული. მათი სიმკვრივე მეტია აქსონის საწყის უბანზე, ხოლო აპიკალურ არეში — ნაკლებია. შემავალი დენის სრული დათრგუნვა ბლოკატორის მოქმედებით აქსონის საწყის უბანზე, ხოლო მისი ნაწილობრივ შენარჩუნება აპიკალურ ფრაგმენტზე შეიძლება იმით აიხსნას, რომ არც ნატრიუმის იონთა არხებია თანაბრად განაწილებული მემბრანის ზედაპირზე. თუ დავუშვებთ, რომ მათი სიმკვრივე უმნიშვნელოა აქსონის საწყის უბანზე, ხოლო გაცილებით დიდია აპიკალურ უბანში, შეიძლება აიხსნას ნარჩენი შემავალი დენის არსებობა ამ ფრაგმენტზე კალციუმის იონების კობალტის იონებით შეცვლის პა-

რობებში. ნაჩვენებია, რომ ნატრიუმის იონთა არხებში შესაძლებელია კობალტის იონთა გადატანა [4]. ამრიგად აპიკალურ უბანში ნარჩენი შემავალი დენი შეიძლება განვიხილოთ როგორც ნატრიუმის იონთა არხებში გამავალი კობალტის დენი. კალციუმის იონთა წვლილი ნეირონის პეისმეკერულ აქტიობაში კარგადაა ცნობილი [4]. ამ იონების არხების მეტი სიმკვრივე აქსონის დასაწყისის უბანზე სხვა ფრაგმენტებთან შედარებით არის იმის საფუძველი, რომ მემბრანის ეს ფრაგმენტი განვიხილოთ როგორც ნეირონის პეისმეკერული ლოკუსი. სამწუხაროდ მოცემული მეთოდით აქსონის მემბრანის ფრაგმენტის შესწავლა შეუძლებელია, ამიტომ შეიძლება მხოლოდ ვივარაუდოთ, რომ პტიბის ნეირონებში პეისმეკერული ლოკუსი აქსონის უფრო მოშორებულ უბანზეა განლაგებული.

**ლიტერატურა**

<p>1. Костюк П. Г., Магура И. С. Физиол. журнал, <b>50</b>, 3, 267—277, 1984.</p> <p>2. Штюмер В., Робертс В., Алмерс В. В сб.: Регистрация одиночных каналов «Мир», М., 1987.</p> <p>3. Хилле Б. В сб.: Мембраны: ионные каналы, «Мир», М., 1981.</p>	<p>4. Barker J. L., Gainer H. Brain Research, <b>84</b>, 479—500, 1975.</p> <p>5. Kostyuk P. G., Krishtal O. A. J. Physiol., <b>270</b>, 3, 569—580, 1977.</p> <p>6. Lux H. D., Brown A. M. Science, <b>225</b>, 4660, 432—434, 1984.</p>
--	---

**О НЕРАВНОМЕРНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ КАЛЬЦИЕВЫХ КАНАЛОВ НА МЕМБРАНЕ ПЕЙСМЕКЕРНОГО НЕЙРОНА**

**В. Б. Парцвания**

Институт кибернетики АН Грузии, Тбилиси

**Резюме**

Методом «петч-клямпы при неполном контакте» было изучено распределение кальциевых каналов на поверхности мембраны пейсмекерных нейронов виноградной улитки. Показано, что плотность кальциевых каналов на на-

чальном фрагменте аксона выше, чем на апикальной поверхности. Сделано предположение, что этой высокой плотности кальциевых каналов соответствует пейсмекерный локус нейрона.

# ON UNEVEN DISTRIBUTION OF $Ca^{++}$ IONS CHANNELS ON THE MEMBRANE OF THE PACEMAKER NEURONS

V. PARTSVANIA

Institute of Cybernetics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

## Summary

The distribution of calcium channels density on the membrane of pacemaker neurons was studied. The replacement of  $Ca^{++}$  ions by  $Co^{++}$  ions causes blocking inward  $Ca^{++}$  current at the proximal axons membrane fragment, while it cannot completely block this current on the apical membrane fragment.

The maximum value of inward  $Ca^{++}$  current on the proximal axon membrane fragment is higher than on the apical membrane fragment. It was concluded that  $Ca^{++}$  ions channels density is the highest on the proximal axon membrane. It corresponds to the pacemaker locus.

612.821.6 621.821.2

HYSTOLOGY

THE QUANTITATIVE ELECTRONOMICROSCOPIC STUDY OF AXODENDRITIC SYNAPSES OF RAT'S CENTRAL NUCLEUS OF AMYGDALA IN NORM AND AFTER INFLUENCE OF 40-DAY HYPOKINEZIA

M. ZHVANIA, I. LAZRIEV

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

Accepted in 15.05.91

The Quantitative study of axo-dendritic synapses in rat's central nucleus of amygdala in norm and after influence of 40-day hypokinesia has been made. The synapsoarchitectonic features of this structure in normal material was described. The 40-day hypokinesia causes some changes in these features. There are: a) diminution of number of active synapses (A) and increase of number of nonactive axonal profiles (N); b) diminution of number of axonal active and nonactive profiles with flattened vesicles ( $N_{fl}$ ,  $A_{fl}$ ); c) statistica diminution of number of symmetrical synapses on dendritic big shafts ( $A_{HS-3}$ ).

The central nucleus of amygdala (nCA) is the part of phylogenetically the most ancient — corticomедial group of nuclei of amygdaloid complex. It enters in limbic system and realizes the intrinsic signalling in behaviour, also plays an important role in formation and revealing of different motivative components [6,9]. It is possible by strongly developed numerous bilateral connections with different regions of brain, including practically all structures of limbic system [11, 12, 13, 14]. The light microscopical organization of these connections, inclu-

ding their neurochemical features, is well known. The investigation of its synapsoarchitecture, including the plastic features of different forms of synapses, is the subsequent important stage in structural and functional characteristic of this region.

This work is dedicated to partial elucidation of this question: the axo-dendritic synapses of nCA in norm and after influence of 40-day essential diminution of locomotor activity was quantitatively studied.

MATERIAL AND METHODS

The study is carried on 6 nonlinear, sexually mature adult white male rats divided into 2 groups—control and experimental—3 animals in each. Maximal restriction of movements was achieved by putting the experimental animals in special boxes in which the distance from

body to the sides of box did not exceed 2 or 3 cm; in this way the possibility of elementar movements (to lift head, to get up etc.) was ruled out. In these conditions animals existed 40 days; at the same time animals of control group were staying in ordinary vivarial condi-

tions. Experimental and control animals were given intraperitoneal hexanal anaesthesia (40mg/4kg) and perfused intracardially with a mixture of 2,5% glutaraldehyde in phosphate buffer (PH-7,2—7,4). After perfusion the brains were got out and put in identical mixture for 40 min. The pieces of brains with the necessary structure (the coordinates of nCA was found by atlas of Bures [10]) were post-fixed in 2,5% OsO<sub>4</sub> for 2 hours, dehydrated in alcohols of rising concentration and embedded in araldite. The thin sections (0,5—0,1mm) were prepared in ultratome Om2 (firme Reychert), were stained with uranyl nitrate (method of Reynolds [15]) and examined with electron microscope JEOL JEM 100 c.

The parts of neuropil from nonserial sections were photographed at will; the microphotographs with final magnification 30000, 30 microphotographs for each animal were used. The synapses on microphotographs were divided into nonactive (N) and active (A) forms. Further, nonactive axonal profiles were divided by form of their vesicles: with round vesicles (N<sub>r</sub>), with flattened vesicles (N<sub>fl</sub>), with polymorphic vesicles (N<sub>p</sub>) and with single granular vesicles on a level with round or flattened forms (N<sub>g</sub>).

In one's turn, the active synapses were divided: by localization—synapses on fine dendrites (A<sub>f</sub>) and synapses on dendritic big shafts (A<sub>sh</sub>); by structure of contacts—symmetrical (A<sub>f-s</sub>, A<sub>sh-s</sub>) and asymmetrical (A<sub>f-as</sub>, A<sub>sh-as</sub>) forms and finally—by form of their vesicles (A<sub>f-s-r</sub>,

A<sub>f-s-fl</sub>, A<sub>f-s-p</sub>, A<sub>f-s-g</sub>, A<sub>f-as-r</sub>, A<sub>f-as-fl</sub>, A<sub>f-as-p</sub>, A<sub>f-as-g</sub>, A<sub>sh-s-r</sub>, A<sub>sh-s-fl</sub>, A<sub>sh-s-p</sub>, A<sub>sh-s-g</sub>, A<sub>sh-as-r</sub>, A<sub>sh-as-fl</sub>, A<sub>sh-as-p</sub>, A<sub>sh-as-g</sub>). However, during the calculation was found that some of these forms in normal and experimental materials were presented by very little number. Particularly, there are individual forms of synapses with flattened, polymorphic and granular vesicles. That is why, on the one hand, the terminals with granular vesicles were not separated in individual group, but unified with polymorphic vesicles, as one of variety of the latter (N<sub>p</sub> and A<sub>p</sub>), on the other hand, only total number of these, comparatively rare forms of synapses, including all nonactive and active units, independently from structure or localization was counted, particularly: the total number of all forms with flattened vesicles (S<sub>fl</sub>) and the total number of all forms with polymorphic vesicles (S<sub>p</sub>). In experimental and control materials extremely rare are also symmetrical synapses on fine dendrites; therefore, it wasn't necessary to separate among them the individual forms by composition of vesicles and we were limited by counting of only total number of all symmetrical forms on fine dendrites.

Besides, the total number of all—active and nonactive synapses with round vesicles (S<sub>r</sub>) was counted.

The results of final counting were presented by form of percentage correlations (for each of 3 imprints) and were processed statistically in computer.

## RESULTS AND DISCUSSION

In neuropil the absolute majority of synapses is presented by forms with round vesicles (A<sub>r</sub>+N<sub>r</sub>). Particularly, in norm they compound 62,51±6,91% from total number of all terminals, and in experiment—74,08±7,99% (the difference between norm and experiment isn't statistically reliable). Comparatively rare are synapses with flattened vesicles

(A<sub>fl</sub>+N<sub>fl</sub>): in normal material they compound 24,05±3,48% from total number of terminals, at the same time, they are decreased in experiments—12,57±4,05% (P<0,1). More rarely is presented the group of synapses with polymorphic vesicles (N<sub>p</sub>+A<sub>p</sub>): in norm they compound 13,69±3,38% from total number of terminals and in experiment there are

11,24±3,97%; thus, in experiments the number of these forms, in comparison with norm, isn't changed statistically (table 1).

on the other hand, the counting of the most numerous groups of nonactive axonal profiles — with round vesicles (N<sub>r</sub>) revealed that in result of hypokinesia

Table 1  
Number of axon terminals containing different types of synaptic vesicles (in %)

Animals		Axon terminals with		
		spherical ves.	flattened ves.	polymorphic ves.
Norm	R1	49.54±4.50	30.03±3.18	20.42±3.62
	R2	73.10±5.54	17.99±4.36	9.67±2.59
	R3	64.90±2.08	24.12±1.62	10.99±1.27
	mean	62.51±6.91	24.05±3.48	13.69±3.38
Exp.	R4	76.81±5.79	9.62±3.74	8.51±2.19
	R5	59.08±4.76	20.59±3.76	19.07±2.49
	R6	86.35±1.95	7.51±2.57	6.16±1.80
	mean	74.08±7.99	12.57±4.05	11.24±3.97
		p>0.1	p>0.1	p<0.1

Moreover, it has been shown, that the experimental conditions caused in nCA the increasing of total number of all forms of nonactive profiles (N)—in norm there are—34,23±3,31% from total number of active and nonactive profiles and in experiment—49,23±5,56% (P<0,1).

It is not clear what kind of individual forms cause this increasing; on the one hand, as stated above, because of very little number of majority of forms of nonactive terminals (N<sub>fl</sub>, N<sub>p</sub>) their quantitative processing doesn't take place;

this number wasn't significantly changed (norm—24,31±3,3% from total number of nonactive profiles, experiment—22,1±2,27) (table 2); thus, experimental increasing of total number of nonactive profiles probably was caused by forms with flattened vesicles and with polymorphic vesicles, while the role of terminals with round vesicles is smaller.

As to active axonal profiles, in nCA the more numerous are synapses in fine dendrites (A<sub>i</sub>): in norm there are—47,69±2,88% from total number of all active forms, in experiment this number is decreased—41,9±7,19%, but this decreasing is not statistically reliable (table 3A).

Less numerous are synapses on dendritic shafts (A<sub>sh</sub>); in norm they compound 17,46±0,66% from total number of all active forms and they are statistically decreased in experiment—8,31±2,4% (P<0,01). The counting of individual forms of synapses from this subgroup, revealed, that the diminution takes place at the expense of symmetrical forms (A<sub>sh-s</sub>), the quantity of which compound in norm—11,9±1,5% from total number of all active terminals and it is statistically decreased in experiment—3,9±

Table 2

Number of nonactive presynaptic terminals (in %)

Animals		
Norm	R1	35.45±4.62
	R2	27.99±4.25
	R3	39.25±2.62
	mean	34.23±3.31
	R4	55.68±2.79
	R5	53.86±3.60
	mean	38.16±1.94
		49.23±5.56
		p<0.1



$\pm 0,79\%$  ( $P < 0,01$ ). At the same time, the decrease in experiment of the quantity of asymmetric forms from this subgroup ( $A_{sh-as}$ ), isn't statistically reliable (norm— $5,05 \pm 0,91\%$ , experiment— $4,38 \pm 1,86\%$ ) (tabl. 3B). The subsequent division of symmetrical synapses on dendritic big shafts by vesicle's form, didn't reveal the essential concrete subtype

majority of axodendritic synapses are presented by forms on fine dendrites. As in majority of forebrain's regions, in normal material they have essentially asymmetrical structure; as to synapses on big dendrites, among them often were seen not only symmetrical forms, characteristic for forebrain, but asymmetrical forms too. These features of termi-

Table 3

Number of active axo-dendritic synapses (in %)

	Animals	Synapses on fine dendr. (A)	Synapses on dendritic shafts (B)		
			Total	Asymmet. cont.	Symmet. cont.
Norm	R1	$48.22 \pm 5.15$	$16.33 \pm 3.87$	$7.32 \pm 1.89$	$9.01 \pm 2.71$
	R2	$52.41 \pm 2.99$	$18.57 \pm 4.31$	$4.47 \pm 1.84$	$14.12 \pm 3.33$
	R3	$42.46 \pm 2.58$	$17.49 \pm 1.61$	$4.72 \pm 1.21$	$12.76 \pm 1.43$
	mean	$47.69 \pm 2.88$	$17.46 \pm 0.56$	$5.50 \pm 0.91$	$11.96 \pm 1.50$
Exp.	R4	$55.86 \pm 3.84$	$4.07 \pm 1.58$	$1.72 \pm 0.94$	$2.35 \pm 0.97$
	R5	$37.93 \pm 3.83$	$8.44 \pm 1.80$	$3.47 \pm 1.12$	$4.97 \pm 1.46$
	R6	$31.92 \pm 4.00$	$12.42 \pm 2.60$	$7.96 \pm 2.09$	$4.39 \pm 1.55$
	mean	$41.90 \pm 7.19$	$8.31 \pm 2.40$	$4.38 \pm 1.86$	$3.90 \pm 0.79$
		$p > 0.1$	$p < 0.01$	$p > 0.1$	$p < 0.01$

causing their quantitative diminution; thus, the counting of the more numerous forms of them—with round vesicles ( $A_{sh-s-r}$ ) was revealed only insignificant nonstatistical their experimental decrease (norm— $3,52 \pm 1,13\%$  from total number of all active forms, experiment— $3,49 \pm 0,11\%$ ), but other forms—with flattened and polymorphic vesicles ( $A_{sh-s-f}$ ,  $A_{sh-s-p}$ ), as stated above, from behind very little number of them wasn't individually counted.

The received results revealed some features in synapsoarchitecture of nCA. In the first place, these results testified the predominance in normal material the axonal active and nonactive profiles with round vesicles ( $A_r$ ,  $N_r$ ), comparatively less quantity of profiles with flattened vesicles ( $A_{f1}$ ,  $N_{f1}$ ) and only few synapses with polymorphic vesicles ( $A_p$ ,  $N_f$ ), including single granular forms. Moreover, it was seen, that in nCA the

nation of intrinsic and extrinsic connections of nCA is undoubtedly reflected in its function.

The 40-day essential diminution of locomotor activity causes some quantitative changes in mentioned above organization of axodendritic connections. For the first time, the statistically reliable decreasing of number of synapses on dendritic big shafts, particularly of their symmetric forms, take place. It is not clear, why such kind of changes occur precisely. There can only be said some suppositions. Andersen and Lomo [1] observed the greatest number of these synapses in brain's projection regions coinciding with perception of some definite modulation; the authors characterized these synapses by high degree for excitatory distribution and as essential way of termination of projection afferents. Unlike that, synapses on fine dendrites—intergratory forms—possess high degree of



plasticity. The foregoing permits that the influence of 40-day hypokinesia can provoke the quantitative diminuation of projection afferents for unknown origin. On the other hand, the quantity of synapses on fine dendrites don't change.

In earlier published work it was seen that this influence in structure of these forms cause some definitive ultrahin changes (the diminuation of quantity of synaptic vesicles, of length of active zone and of asymmetry of membranes of synapses, the increasing of synaptic cleft [2]). Thus, we can conclude, that the various forms of axo-dendritic synapses differently react to our experimental influence: the synapses on big dendritic shafts are changed quantitatively, but synapses on fine dendrites, since their high plastic quality—by specific ultrastructural changes.

In experiment the diminuation of total number of active synapses was also seen. This diminuation was accompanied by increasing of total number of nonactive forms. It can be assumed that in nCA the quantitative diminuation of active synaptic forms as result of locomotor deprivation take place because this nucleus simply loses the necessity to first quantity of some afferents and consequently the part of active synapses turn into nonactive forms.

The diminuation of total number of synapses with flattened vesicles, as result of hypokinesia is also interesting. It was

considered that the mediators of exclusively inhibitory nature were situated in these vesicles. At present this interpretation isn't categorical, but the inhibitory role of these synapses in most cases is proved [16]. Taking into consideration this supposition, it can be permit that the essential restriction of locomotor activity causes the decrease of inhibitory control on part of nCA's neurons. In favour of this supposition indirectly testify also some literary facts, particularly, different disturbances in hypokinetic animals of emotiogenic sphere — the increasing excitability and hyperactivity [5, 8], also the electrophysiological works assuming the possibility of diminuation of inhibitory control in some limbic structures during hypokinesia [3, 4, 7]; it is not exclusive, that the diminuation in one of emotiogenic structures—nCA of number of synapses with flattened vesicles is the structural reflection of this fact.

Proceeding from foregoing, the characteristic organization of axo-dendritic connections in central nucleus of amygdala is seen. The 40-day hypokinesia influence on quantitative characteristic of these contacts—in first time, it causes the diminuation of number of symmetric forms on dendritic shafts, the developing of some unknown axonal profiles in nonactive state and the possibility of diminuation of inhibitory control on some cells.

REFERENCES

1. Андерсен П., Ломо Т. В кн.: Современные проблемы электрофизиологии ЦНС, «Наука», М., 37—48, 1967.
2. Жвания М. Г., Бляндзе М. Г. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 98, 1, 27—33, 1990.
3. Камаев О. И. В кн.: Стресс и адаптация, «Наука», Кишнев, 318—321, 1978.
4. Колпакова Н. В. В кн.: Космическая биология и медицина, М., Калуга, вып. I, 128—132, 1982.
5. Кузнецова М. А., Майоров Е. С.

- Космическая биология и авиакосмическая медицина, 6, 13, 41—46, 1979.
6. Манолова А., Давидов М., Манолов С. Современные проблемы невроморфологии, 18, 1—58, 1986.
7. Мельник Б. Е., Кривая А. П., Паладий Е. С. В кн.: Фауна, экология, физиология животных (Вопросы биологии и охраны природы), «Наука», Кишнев, I, 1980, 3—7.
8. Поппай М., Гехт К., Мориц В. Журнал высшей нервной деятельности, 27, 2, 384—389, 1977.





9. Trooal A. J. Comparative Neurology, 47, 87, 1—58, 1947.

10. Bures Y., Petran N., Zacher J. Electrophysiological methods in biological research, Academic Publishing House Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, 1967.

11. Kawakami F., Fukui K., Okamura H. Neurosci. Lett., 51, 2, 225—230, 1984.

12. Krettek J., Price J. J. Comparative Neurology, 172, 687—722, 1977.

13. Nieta A., Torrero C., Salas M. Bull. Clin. Neurosci., 48, 154—160, 1983.

14. Olmos de J. S. The Neurobiology of the amygdala (ed. B. E. Eleftherion), Plenum Press, New York, 1972, 145—204.

15. Reynolds R. S. Cell Biol., 17, 1, 1963, 208—221.

16. Uchizono K. Nature, London, 207, 1965, 642—647.

პირთავგას ნუშისებრი სხეულის ცენტრალური ბირთვის  
 აქსო-დენდრიტული სინაფსების ელექტრონულ მიკროსკოპული  
 რაოდენობრივი ანალიზი ნორმასა და 40-დღიანი ჰიპოკინეზის  
 შემდეგ

მ. შვანია, ი. ჯაზრივი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის  
 ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ჩატარებულია ვირთავის ნუშისებრი  
 სხეულის ცენტრალური ბირთვის აქსო-  
 დენდრიტული სინაფსების რაოდენობრი-  
 ვი ანალიზი. აღწერილია მათი აღნაგობის  
 რიგი თავისებურებანი. 40-დღიანი ჰიპო-  
 კინეზის შედეგად ეს თავისებურებანი ნა-  
 წილობრივად იცვლება. კერძოდ: ა) მცირ-  
 დება აქტიური სინაფსების რიცხვი და მა-

ტულობს არააქტიურაქსონური პროფილე-  
 ბის რაოდენობა; ბ) მცირდება მსხვილ  
 დენდრიტებზე სიმეტრიული სინაფსების  
 რაოდენობა; გ) მცირდება ბრტყელი ვერ-  
 ტიკულების შემცველი აქტიური და არა-  
 აქტიური აქსონური პროფილების რაოდე-  
 ნობა.

**ХАРАКТЕРИСТИКА АКСО-ДЕНДРИТНЫХ СИНАПСОВ  
 ЦЕНТРАЛЬНОГО ЯДРА МИНДАЛИНЫ КРЫСЫ В НОРМЕ И  
 ПОСЛЕ ВЛИЯНИЯ 40-ДНЕВНОЙ ГИПОКИНЕЗИИ**

(количественное электромикроскопическое исследование)

М. Г. Жвания, И. И. Лазриев

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

Резюме

Проведено количественное исследо-  
 вание аксо-дендритных синапсов в  
 центральном ядре миндалины крысы  
 в норме и после влияния 40-дневной  
 гипокинезии. Описаны особенности си-  
 напсоархитектонической организации  
 данной структуры в нормальном мате-  
 риале. Под влиянием гипокинезии в  
 синапсоархитектонике происходит ряд

количественных изменений: увеличе-  
 ние числа неактивных аксонных про-  
 филей; достоверное уменьшение числа  
 активных синапсов на крупных ден-  
 дритах, в частности, его симметрич-  
 ных форм; уменьшение числа аксон-  
 ных профилей с уплощенными везику-  
 лами.

УДК 611.018.1

ГИСТОЛОГИЯ

## ИЗМЕНЕНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПАРАМЕТРОВ ЗВЕЗДЧАТЫХ НЕЙРОНОВ IV СЛОЯ СЛУХОВОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ КРЫС В ПРОЦЕССЕ СТАРЕНИЯ

Н. П. Митагвария, М. И. Небиеридзе

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

Поступила в редакцию 26.09.90

Выявлено, что в процессе старения меняется арборизация нейронов, в частности, уменьшается число свободных ветвей дендритов, их максимальная и общая длина, а также площадь дендритного поля и объем, занимаемый этим полем.

В работе дана количественная характеристика указанных изменений.

Количественная оценка арборизации нейронов, его геометрия и пространственная организация в процессе старения являются важнейшей задачей современной геронтологии. Имеющиеся по этому вопросу публикации [6, 8, 11] показывают лишь отдельные типы нейронов в трехмерном изобра-

жении, но не анализируют характерных особенностей их арборизации.

Целью настоящей работы явилось изучение изменения геометрических параметров звездчатых нейронов IV слоя слуховой коры больших полушарий головного мозга молодых и старых крыс.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследована слуховая кора молодых половозрелых крыс линии Wistar в возрасте 3—4 месяцев, массой 150—200 г (20 животных) и старых крыс той же линии в возрасте 32—34 месяцев, массой 500 г (30 животных). Животных декапитировали под эфирным наркозом, мозг обрабатывали по методу Гольджи. Кусочки мозга фиксировали в жидкости Мюллера, проводили серебрение, заливали на блоки в целлоидин и готовили фронтальные, сагиттальные и горизонтальные гистологические срезы толщиной 180—200 мкм. Под микроскопом МБИ-3 (увеличение 300) с помощью рисовального аппарата с этих срезов производили зарисовку звездчатых нейронов. При этом выбирались лишь те нейроны, дендриты которых были наиболее интактны по всем направлениям. По рисунку определяли координаты всех характерных точек, необходимых для

оценки геометрии дендритов (начало первичных дендритов, точки разветвления, точки изменения направления и т. д. — см. рис. 1). Далее, все полученные координаты в виде матриц вводились в компьютер, который, по специально разработанной программе, рассчитывал количественные параметры для каждого исследуемого нейрона. Данные обрабатывались статистически, достоверность определялась по стандартному критерию Стьюдента.

Оказалось, что арборизация дендритов звездчатых нейронов с возрастом подвергается довольно существенным изменениям. Абсолютные значения их геометрических параметров у молодых и старых крыс, полученные компьютерным анализом данных, снятых с фронтальных, сагиттальных и горизонтальных срезов IV слоя слуховой области коры больших полуша-

рий головного мозга, приведены в табл. 1, 2, 3 соответственно.

Как видно из приведенных таблиц, возрастные изменения арборизации

У старых животных число первичных дендритов на горизонтальных срезах уменьшено на 16,95%, на фронтальных срезах имеется тенденция к

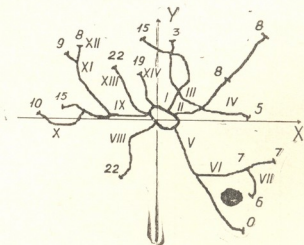


Рис. 1. Зарисовка звездчатого нейрона слуховой коры

дендритов звездчатых нейронов проявляются в зависимости от типа среза, при этом для некоторых параметров вариация наблюдается не только в отношении количественных, но и качественных показателей.

уменьшению (разница 7,46%), а на сагиттальных срезах — к увеличению.

Разнонаправленность в изменениях наблюдается и у таких параметров, как число свободных концов дендритов и их разветвленность. Если на фронтальных срезах число свободных

Таблица 1

Параметры звездчатых нейронов слуховой коры (фронтальные срезы)

Параметры	Число первичных дендритов	Число св. концов дендритов	Разветвленность дендритов	Максим. длина дендритов (мм)	Общая длина дендритов (мм)
Молодые крысы	5,5 ± 0,46	19,75 ± 1,71	3,51 ± 0,49	0,278 ± 0,02	1,89 ± 0,22
Старые крысы	5,09 ± 0,34	12,54 ± 0,71	2,61 ± 0,31	0,165 ± 0,02	1,12 ± 0,12
P разницы <	0,5	0,01	0,05	0,001	0,01

Параметры	Сумма абс. величин проекций по оси X (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Y (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Z (мм)	Площадь дендритного поля (кв. мм)	Объем, занимаемый дендритным полем (куб. мм)
Молодые крысы	0,376 ± 0,04	0,358 ± 0,02	0,053 ± 0,009	0,13 ± 0,02	71*10 <sup>-4</sup> ± 13*10 <sup>-6</sup> ±
Старые крысы	0,249 ± 0,02	0,256 ± 0,02	0,045 ± 0,07	0,065 ± 0,01	31*10 <sup>-4</sup> ± 78*10 <sup>-6</sup> ±
P разницы <	0,05	0,01	0,05	0,001	0,001

Параметры звездчатых нейронов слуховой коры  
(сагиттальные срезы)

Параметры	Число первичных дендритов	Число св. концов дендритов	Разветвленность дендритов	Максим. длина дендритов (мм)	Общая длина дендритов (мм)
Молодые крысы	$5,9 \pm 0,23$	$11,1 \pm 0,42$	$1,89 \pm 0,11$	$0,137 \pm 0,02$	$0,77 \pm 0,07$
Старые крысы	$5,50 \pm 0,26$	$14,00 \pm 1,37$	$2,55 \pm 0,24$	$0,180 \pm 0,02$	$1,14 \pm 0,10$
P различия <	0,1	0,05	0,05	0,05	0,01

Параметры	Сумма абс. величин проекций по оси X (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Y (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Z (мм)	Площадь дендритного поля (кв. мм)	Объем, занимаемый дендритным полем (куб. мм)
Молодые крысы	$0,192 \pm 0,02$	$0,180 \pm 0,02$	$0,028 \pm 0,004$	$0,36 \pm 0,01$	$11 \cdot 10^{-4} \pm 25 \cdot 10^{-6}$
Старые крысы	$0,273 \pm 0,02$	$0,250 \pm 0,01$	$0,046 \pm 0,004$	$0,062 \pm 0,01$	$29 \cdot 10^{-4} \pm 37 \cdot 10^{-6}$
P различия <	0,01	0,05	0,001	0,001	0,001

Т а б л и ц а 3

Параметры звездчатых нейронов слуховой коры  
(горизонтальные срезы)

Параметры	Число первичных дендритов	Число св. концов дендритов	Разветвленность дендритов	Максим. длина дендритов (мм)	Общая длина дендритов (мм)
Молодые крысы	$5,9 \pm 0,50$	$11,11 \pm 0,58$	$2,22 \pm 0,30$	$0,189 \pm 0,02$	$1,129 \pm 0,12$
Старые крысы	$4,90 \pm 0,36$	$13,25 \pm 0,64$	$2,74 \pm 0,24$	$0,134 \pm 0,01$	$0,832 \pm 0,05$
P различия <	0,15	0,05	0,05	0,05	0,05

Параметры	Сумма абс. величин проекций по оси X (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Y (мм)	Сумма абс. величин проекций по оси Z (мм)	Площадь дендритного поля (кв. мм)	Объем, занимаемый дендритным полем (куб. мм)
Молодые крысы	$0,296 \pm 0,03$	$0,251 \pm 0,03$	$0,046 \pm 0,008$	$0,12 \pm 0,02$	$34 \cdot 10^{-4} \pm 33 \cdot 10^{-6}$
Старые крысы	$0,226 \pm 0,02$	$0,224 \pm 0,02$	$0,051 \pm 0,008$	$0,054 \pm 0,01$	$24 \cdot 10^{-4} \pm 50 \cdot 10^{-6}$
P различия <	0,05	0,5	0,5	0,001	0,05

концов дендритов уменьшено на 36,51%, то на сагиттальных и горизонтальных срезах увеличено на 26,12 и 19,20% соответственно. Показатель разветвленности дендритов на фронтальных срезах уменьшен на 25,65%, а на сагиттальных и горизонтальных увеличен на 34,92 и 23,42% соответственно.

тальных срезах уменьшен на 25,65%, а на сагиттальных и горизонтальных увеличен на 34,92 и 23,42% соответственно.

Качественно однородная, но количественно отличающаяся картина изменений абсолютных значений имеет место в отношении таких показателей, как максимальная и общая длина дендритов, площадь дендритного поля, объем, занимаемый этим полем, и сумма абсолютных величин проекции дендритов по осям X, Y и Z. У старых крыс изменение всех этих показателей прослеживается независимо от типа среза. Так, максимальная длина дендритов на фронтальных и горизонтальных срезах уменьшена на 40,73 и 26,26% — соответственно, а на сагиттальных — увеличена на 48,09%; площадь дендритного поля на фронтальных и горизонтальных срезах умень-

Сумма абсолютных величин проекции по оси Z на фронтальных срезах уменьшена на 15,21%, а на сагиттальных и горизонтальных увеличена на 65,51 и 11,23% соответственно.

Объем, занимаемый дендритным полем нейрона на фронтальных и горизонтальных срезах у старых животных, меньше на 55,65 и 31,37%, а на сагиттальных срезах больше на 162,69%.

Данные, полученные по отдельным срезам, были обобщены в целом для слуховой коры (табл. 4) в соответствии с избранной нами системой координат (рис. 2). Как видно из этой таблицы, нет достоверных изменений по количеству первичных дендритов и

Таблица 4

Суммарные параметры звездчатых нейронов слуховой коры

Параметры	Число первичных дендритов	Число св. концов дендритов	Разветвленность дендритов	Максим. длина дендритов (мм)
Молодые крысы	$5,5 \pm 0,20$	$13,88 \pm 0,90$	$2,43 \pm 0,19$	$0,193 \pm 0,01$
Старые крысы	$5,34 \pm 0,20$	$11,89 \pm 0,39$	$2,63 \pm 0,14$	$0,160 \pm 0,01$
P различия <	0,5	5,05	0,5	0,05

Параметры	Общая длина дендритов (мм)	Площадь дендритного поля (кв. мм)	Объем, занимаемый дендритным полем (куб. мм)
Молодые крысы	$1,231 \pm 0,12$	$0,07 \pm 0,01$	$38 \cdot 10^{-4} \pm 69 \cdot 10^{-6}$
Старые крысы	$1,020 \pm 0,05$	$0,060 \pm 0,03$	$25 \cdot 10^{-4} \pm 24 \cdot 10^{-6}$
P различия <	0,05	0,05	0,1

Проекция по оси	- X (мм)	X (мм)	- Y (мм)	Y (мм)	-Z (мм)	Z (мм)
Молодые крысы	$0,110 \pm 0,02$	$0,107 \pm 0,02$	$0,096 \pm 0,02$	$0,098 \pm 0,02$	$0,072 \pm 0,01$	$0,102 \pm 0,01$
Старые крысы	$0,075 \pm 0,01$	$0,075 \pm 0,01$	$0,071 \pm 0,01$	$0,082 \pm 0,01$	$0,104 \pm 0,01$	$0,086 \pm 0,01$
P различия <	0,1	0,25	0,25	0,5	0,05	0,2

шена на 50,32 и 52,95%, а на сагиттальных увеличена на 71,16%. Сумма абсолютных величин проекции по оси X на фронтальных и горизонтальных срезах уменьшена на 33,99 и 23,52%, а на сагиттальных срезах увеличена на 42%. Такая же картина наблюдается по осям Y и Z: по оси Y на фронтальных и горизонтальных срезах сумма абсолютных проекций дендритов уменьшена на 28,39 и 10,79%, а на сагиттальных увеличена на 38,46%.

разветвленности дендритов, эти параметры примерно одинаковы у молодых и старых крыс. Однако у дендритов старых животных уменьшено число свободных ветвей (14,34%), максимальная длина (17,01%), общая длина (17,11%). Площадь дендритного поля и объем, занимаемый этим полем у звездчатых нейронов старых животных, уменьшены (27,23 и 33,23% соответственно).

Особый интерес представляет вопрос изменения ориентации дендритов в процессе старения. При переходе от систем координат, используемых для анализа отдельных типов срезов, к си-

Х оси на сагиттальных и Z, X и Y осей на горизонтальных срезах. С учетом сказанного, обобщенная картина выглядит следующим образом: у старых животных проекции дендритов умень-

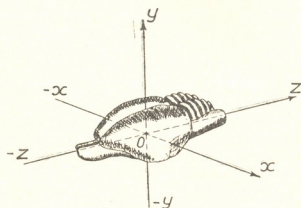


Рис. 2. Расположение осей по отношению к целому мозгу

стеме координат для целого мозга (представленной на рис. 2), необходимо учесть, что осям X, Y и Z фронтальных срезов соответствуют Z, Y и

X на сагиттальных и Z, X и Y осей на горизонтальных срезах. С учетом сказанного, обобщенная картина выглядит следующим образом: у старых животных проекции дендритов увеличены на 44,64%.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разнообразие форм и величин звездчатых нейронов, как известно, зависит не только от организации центральной нервной системы животного, но и от его возраста. Изучены различные нейроморфологические изменения у старых животных: потеря числа нейронов у различных животных в коре больших полушарий [1, 2, 3, 9, 10], уменьшение размера нервных клеток [5, 7], уменьшение числа порядковых ветвлений и общей длины дендритов [4].

Результаты наших исследований по изменению геометрии и ориентации звездчатых нейронов слуховой коры больших полушарий головного мозга белых крыс показали, что дендриты

или «вытягиваются» по оси и (или) уменьшают угол наклона к ней. Следовательно, за исключением данного направления, дендриты дегенерируют. Видимо, здесь имеет место увеличение связи звездчатых нейронов слуховой области коры больших полушарий головного мозга по направлению указанной оси или, по крайней мере, можно говорить о том, что в этом направлении не нарушаются межсинапсальные связи. Изменение пространственной ориентации нейронов в процессе старения, видимо, связано с процессами компенсации и пластической перестройкой нервных клеток.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Brizzee K. R. Symp. Amer. Aging Assoc., N. Y., 1985, 191—224.
2. Brody H. J. Comp. Neurol., 102, 511—556, 1955.
3. Brody H., Harman D., Mordy I. Aging, N. Y., Raven Press, 1975.
4. Cupp C. J., Uemura E. Exp. Neurol., 69, 1, 1980, 143—163.
5. Feldman M. L. Neurobiology of Aging, N. Y., Raven Press, 1976, 211—228.
6. Mannen H. Progress in Brain Res., 21, 131—162, 1966.
7. Vaughan D. W. J. Comp. Neurol., 171, 501—505, 1977.
8. Verwer R. W., Pelt Jaap van J. Neurosci. Meth., 8, 4, 335—351, 1983.

9. Wisniewski H. M., Terry R. D. Progr. Brain Res., 40, 167 — 186, 1973.
10. Wisniewski H. M., Terry R. D.

- Neurobiology of Aging, Raven Press, 1976, 265—280.
11. Yelnik J., Percheron G., Francois C., Burnod Y. J. Neurosci. Meth., 9, 115—125, 1983.



თეთრი ვირთაგვების დიდ ჰემისფეროთა სემეითი ჰერპის  
IV ურის ვარსკვლავისებური ნეირონების რაოდენობრივი  
მაჩვენებლების სიბერით გამოწვეული ცვლილებები

ნ. მითაგვარია, მ. ნებერიძე

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის  
ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

გამოვლენილია, რომ სიბერის პროცესში იცვლება ნეირონების არბორიზაცია. კერძოდ, მცირდება დენდრიტების თავისუფალი ტოტების რაოდენობა, მათი მაქსიმალური და საერთო სიგრძე, აგრეთვე

დენდრიტული ველის ფართობი და მოცულობა.

სტატიაში მოცემულია აღნიშნული ცვლილებების რაოდენობრივი დახასიათება.

## CHANGES OF THE QUANTITATIVE CHARACTERISTICS OF STAR-SHAPED NEURONS IN LAYER IV OF THE RATS AUDITORY CORTEX IN THE AGING

N. MITAGVARIA, M. NEBIERIDZE

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

### Summary

The study provides the analysis of changes in geometrical parameters of the star-shaped neurons in the layer IV of auditory cortex of the young (3—4 months) and aged (32—34 months) rats cerebral hemispheres (fixed according to Golgi method). By means of light-optic microscopic study of frontal, sagittal and horizontal sections, as well as the mathematical evaluation of experimental data

the reduction of the number of dendritic free branch terminals, their maximal length, the total length of dendrites, the area of dendritic field and the volume occupied by this field, in old rats brain were observed.

Additionally, there was found that the dendrites of star-shaped neurons are oriented along the — Z axis direction.

УДК 547.962 : 577.112

БИОХИМИЯ

## ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ $\alpha$ -АКТИНИНА И АКТИНА МЕТОДОМ ХИМИЧЕСКОЙ МОДИФИКАЦИИ

Л. У. Русия, М. Ш. Симонидзе, Ц. Д. Гамкрелидзе, К. Ш. Куридзе,  
М. М. Заалишвили

*Институт молекулярной биологии и биологической физики АН Грузии, Тбилиси*

Методом химической модификации исследовано взаимодействие  $\alpha$ -актинина с актином и установлено, что участки взаимодействия нативных белков расположены на С-домене актина и на N-домене  $\alpha$ -актинина. Показано, что с помощью бифункционального реагента диметилсуберимидат (ДМСИ) формируется полимер Ф-актина, который взаимодействует с  $\alpha$ -актинином только в присутствии солей. Установлено, что модифицированный  $\alpha$ -актинин (внутримолекулярно сшитый ДМСИ) не взаимодействует с актином.

Разнообразные формы движения живых организмов обеспечиваются единым сократительным механизмом, в основе которого лежит взаимодействие актина и миозина с использованием химической энергии АТФ. Актин имеет характерное свойство находится в двух формах — мономерной (Г-актин) и глобулярной (Ф-актин), в зависимости от условий среды и от белков, влияющих на процессы полимеризации и деполимеризации актина. В настоящее время известно более 40 белков из разных видов тканей, взаимодействующих с актином и особенно влияющих на процесс его полимеризации. Одним из таких белков, участвующим во всех стадиях полимеризации актина, является  $\alpha$ -актинин, который впервые был обнаружен как белковый фактор, увеличивающий

скорости АТФазной реакции и супер-преципитации реконструированного актомиозина [4].

$\alpha$ -Актинин представляет собой двухсубъединичный белок, полипептидные цепи субъединиц которого образуют две компактные структурные единицы — домены. Субъединицы в молекуле  $\alpha$ -актинина ориентированы антипараллельно таким образом, что N-концевые домены, располагаясь на противоположных концах, формируют центры связывания с актином, а С-домены обеспечивают димеризацию молекулы [1].

Целью настоящей работы является изучение взаимодействия  $\alpha$ -актинина и актина с использованием метода химической модификации бифункциональными реагентами.

### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

$\alpha$ -Актинин получали из мышечного фарша кролика по методу Пинтер [12]. Актин получали по методу Спудич [13]. Электрофорез в градиенте полиакриламида в присутствии додецилсульфата натрия (ДСН) проводили по методу Лемли [8]. Реакция поперечного сшивания  $\alpha$ -актинина, актина

и комплекса этих белков проводили по методикам, приведенным в работах [6, 9, 10] соответственно.

Внутримолекулярное поперечное сшивание  $\alpha$ -актинина проводили бифункциональным реагентом диметилсуберимидатом (ДМСИ). К белку концентрации 0,3 мг/мл в растворе 0,2 М триэтанол-



гидрохлорида (рН 8,5) добавляли реагент в сухом виде до конечной концентрации 10 мМ. Реакцию проводили при комнатной температуре (18—22°C) и наблюдали за степенью сшивания в зависимости от времени реакции. Реакцию останавливали добавлением 1 М триглицинового буфера, рН 8,5. Пробы анализировали в ПААГ в присутствии ДСН.

Поперечное сшивание актина проводили реагентом ДМСИ по методике, приведенной в работе [9].

Поперечное сшивание  $\alpha$ -актинина и актина проводили бифункциональным реагентом нулевой длины 1-этил-3(3-диметиламино)пропилкарбодимидом (ЭДК).  $\alpha$ -Актинин и актин (из расчета 1 к 4 по весу) инкубировали в полимеризующих условиях в течение 1 ч при комнатной температуре. Комплекс белков ковалентно связывали 5 мМ ЭДК в течение 2 ч при 25°C. Пробы

анализировали электрофорезом ПААГ в присутствии ДСН.

Ограниченный триптический гидролиз нативного и поперечносшитого  $\alpha$ -актинина, актина и комплекса этих белков проводили в буфере 10 мМ имидазола, рН 7,2. Фермент-субстратное соотношение 1:50, температура 37°C, реакцию останавливали добавлением 2:1 соевого ингибитора трипсина (по весу).

Денситограммы электрофореграмм снимали на лазерном денситометре Ultroscan 2202 (фирма LKB).

Взаимодействие химически модифицированного  $\alpha$ -актинина с Ф-актином изучали электронномикроскопическим методом на советском электронном микроскопе марки ЭВМ-100 АК. Образцы для электронной микроскопии готовили по методу, приведенному в работе [7].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Подходом к решению многих фундаментальных задач в изучении структуры и функции белков является их химическая модификация. Как правило, задачи химической модификации белков связаны с выяснением связи между их структурой и биологической функцией. Химическая модификация бифункциональными реагентами — это единственный химический метод, позволяющий изучить пространственные отношения и расположение соседних молекул в макромолекулярных агрегатах. Бифункциональные реагенты широко используются для внутри- и межмолекулярного сшивания пространственно сближенных участков белков и, поэтому, выбор того или иного реагента зависит от поставленной задачи. При выполнении этой работы нами были использованы бифункциональные реагенты диметилсуберимидат и 1-этил-3(3-диметиламино)пропилкарбодимид.

Ранее [2] методом вискозиметрии нами было показано, что внутримолекулярно сшитый  $\alpha$ -актинин не взаимодействует с актином, и скорости ограниченного гидролиза модифицированного и нативного  $\alpha$ -актининов отличаются друг от друга. На основе этих исследований было предположено, что

N-концевой домен  $\alpha$ -актинина, который ответственен за взаимодействие белка с актином, связывается с C-доменом этой же молекулы белка бифункциональным реагентом ДМСИ, что приводит к уменьшению степени свободы движения N-концевого домена и изменению конформации белка; тем более, было известно, что N- и C-домены  $\alpha$ -актинина взаимодействуют друг с другом на уровне вторичной структуры [3].

В данной работе методом электронной микроскопии было исследовано взаимодействие модифицированного  $\alpha$ -актинина с актином и модифицированного актина с нативным  $\alpha$ -актином. Результаты исследования приведены на рис. 1. Как видно из рисунка, нативный  $\alpha$ -актинин взаимодействует с Ф-актином, сшивает его поперечными мостиками, в результате чего образуются толстые Ф-актиновые пучки (рис. 1,а). ДМСИ-модифицированный  $\alpha$ -актинин не проявляет такого действия — Ф-актиновые тонкие нити на фоне лежат отдельно (рис. 1,б), т. е. внутримолекулярно сшитый  $\alpha$ -актинин теряет способность сшивать Ф-актиновые нити поперечными мостиками.

Известно, что  $\alpha$ -актинин участвует во всех стадиях полимеризации акти-

на: в стадии образования центров полимеризации он уменьшает энергию активации этого процесса и увеличивает его скорость.  $\alpha$ -Актинин участвует в стадии роста, связанной с ассоциацией и диссоциацией субъединиц актина и их перемещения вдоль филаментов. Четко установлено, что  $\alpha$ -актинин не взаимодействует с  $\Gamma$ -актином, хотя он и ускоряет зародышеобразование. Мы исследовали взаимодействие  $\alpha$ -актинина с ДМСИ-обработанным актином. ДМСИ-обработанный актин — это полимеризован-

Мы изучали взаимодействие такого актина с  $\alpha$ -актининном при низкой ионной силе и при концентрации  $\text{KCl}$  0,1 М. На рис. 3(а,б) приведены результаты этого исследования. Как видно из рис. 3,б, в присутствии 0,1М  $\text{KCl}$  модифицированный актин (полимер актина) взаимодействует с  $\alpha$ -актининном и образуются характерные пучки комплекса  $\alpha$ -актинина с актином; в отсутствие солей взаимодействие между полимерным актином и



Рис. 1. Электронные микрофотографии взаимодействия  $\alpha$ -актинина с Ф-актином (а) и ДМСИ-обработанного  $\alpha$ -актинина с Ф-актином (б).  $\times 75000$

ная форма актина, сохраняющая все свойства Ф-актина при низкой ионной силе — высокую вязкость, связывание АДФ, взаимодействие с тяжелым меромиозином, активация АТФазы тяжелого меромиозина [11]. На рис. 2 приведены электронные микрофотографии ДМСИ-обработанного актина в присутствии и отсутствии 0,1М  $\text{KCl}$ . Как видно из снимка, при помощи бифункционального реагента образуется полимер актина, филаментная структура Ф-актина сохраняется в отсутствие  $\text{KCl}$ .

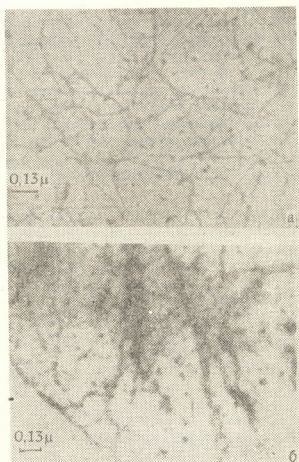


Рис. 2. Электронные микрофотографии ДМСИ-обработанного актина в присутствии (а) и отсутствии (б) 0,1М  $\text{KCl}$ .  $\times 75000$

$\alpha$ -актининном не происходит. Электронномикроскопический снимок комплекса  $\alpha$ -актинин—актин не отличается от микрофотографии ДМСИ-обработанного актина; в обоих случаях тонкие нити Ф-актина не связаны между собой и лежат отдельно. Из полученных результатов можно предположить, что для контакта этих двух белков недостаточна только лишь полимеризованная форма актина, необходимо и присутствие катионов.

Для установления участков связывания  $\alpha$ -актинина на актине мы проводили поперечное связывание  $\alpha$ -актинина и актина через бифункциональный реагент нулевой длины ЭДК. Преимущество использования ЭДК по сравнению с другими бифункциональными реагентами состоит в том, что поперечно связываются только те остатки, которые находятся

детельствует о том, что не происходит меж- и внутримолекулярные сшивания  $\alpha$ -актининов и актинов.

Мы изучали ограниченный триптический гидролиз поперечносшитого комплекса  $\alpha$ -актинина и актина и сравнивали его с триптическим гидролизом нативного  $\alpha$ -актинина, актина и комплекса этих белков. На рис. 5 приведены схематическое изображение состава гидролизата и денситограммы вышеуказанных проб. При их сравне-

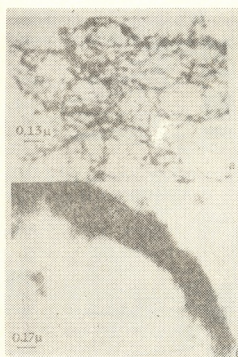


Рис. 3. Электронные микрофотографии комплексов ДМСИ-сработанного актина с  $\alpha$ -актинином в отсутствии (а) и в присутствии (б) 0,1М КСl  $\times 75\ 000$

на контактной поверхности нативных белков, что имеет большое значение для определения участков взаимодействия [5].

В результате проведенных экспериментов было установлено оптимальное условие для получения поперечносшитого комплекса  $\alpha$ -актинина с актином. На рис. 4 приведена электрофореграмма этих исследований. Как видно из рисунка, реагент связывает  $\alpha$ -актинин с актином, что приводит к образованию дополнительной полосы, соответствующей молекулярной массе 145 кДа. Отсутствие в фореграммах полос, отличающихся от  $M_r$  100 кДа ( $\alpha$ -актинин) и 45 кДа (актин), сви-

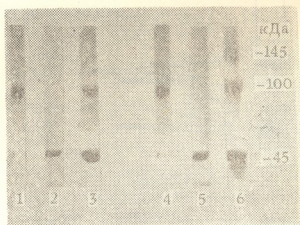


Рис. 4. Электрофорез в ПААГ в присутствии ДСН нативного и ЭДК обработанного  $\alpha$ -актинина, актина и комплекса  $\alpha$ -актинина с актином; 1— $\alpha$ -актинин; 2—актин; 3 — комплекс актина и  $\alpha$ -актинина; 4 — ЭДК-обработанный  $\alpha$ -актинин; 5—ЭДК-обработанный актин; 6 — ЭДК-обработанный комплекс актина с  $\alpha$ -актинином

нии в гидролизате поперечносшитого комплекса были обнаружены несколько отличающиеся полосы, соответствующие молекулярным массам — 145, 133, 100—115 кДа. Полоса 145 кДа представляет собой к этому времени гидролиза еще не гидролизованный комплекс  $\alpha$ -актинина с актином; полоса 133 кДа свидетельствует о взаимодействии субъединицы  $\alpha$ -актинина с С-доменом актина (100 и 33 кДа соответственно), и, наконец, немного расплывшаяся полоса 100—115 кДа может свидетельствовать о взаимодействии субъединицы  $\alpha$ -актинина с N-доменом актина (12 кДа). Анализируя полученный результат, можно предположить, что  $\alpha$ -актинин из поперечнополосатой мышцы кролика преимуще-

ственно связывается с С-доменом актина. Результаты, полученные нами, находятся в согласии с данными японских исследователей Мимура и Асано [10], которые изучали взаимодействие

ноктислотной последовательности актина имеют два участка связывания с различной степенью сродства [10].

Таким образом, рассматривая взаимодействие  $\alpha$ -актинина и актина

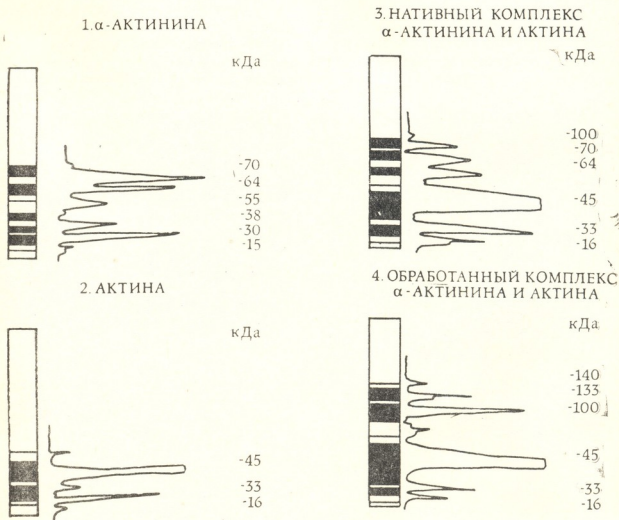


Рис. 5. Денситограммы электрофорезграмм ограниченного триптического гидролиза: 1— $\alpha$ -актинина; 2—актина; 3—комплекса  $\alpha$ -актинина с актином; 4—ЭДК-обработанного комплекса  $\alpha$ -актинина с актином

актина с 27 кДа фрагментом актиногелина и  $\alpha$ -актинина первого желудочка цыпленка, полученных термолитической обработкой этих белков, и установили, что эти фрагменты на ами-

можно заключить, что участки взаимодействия этих двух белков расположены на N-домене  $\alpha$ -актинина, на С-домене актина и для их контакта необходимо присутствие катионов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Куридзе К. Ш. Исследование структурной организации  $\alpha$ -актинина. Выделение и характеристика продуктов ограниченного трипсинолиза. Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1986.
2. Русия Л. У., Куридзе К. Ш., Бокчадзе Н. Н., Симонидзе М. Ш., Заалишвили М. М. Изв. АН ГССР, сер. биол., 15, 3, 1989, 194—197.
3. Куридзе К. Ш., Веньяминов С. Ю., Симонидзе М. Ш., Надирашвили Н. Ш., Заалишвили М. М. Биохимия, 53, 6, 1988, 899—903.
4. Ebashi S., Ebashi F. J. Biochem., 55, 6, 604—613, 1964.
5. Grabarek Z., Gergely J. Acta Biochim. Biophys. Hungarian, 22, (2—3), 307—316, 1987.



6. Grezey E., Davies D., Stark G. R. Proceedings of the Nat. Academy of Sciences, **66**, 3, 651—656, 1970.
7. Huxley H. E., Zubay G. J. Mol. Biol., **2**, 10, 1960.
8. Leammlyi V. K. Nature, **227**, 5259, 68—685, 1970.
9. Megumi K., Rich D. H., Walton J. D. Biochem. and Biophys. Research Communications, **111**, 2, 398—404, 1983.
10. Mimura N., Asano A. The Journal of Biological Chemistry, **262**, 10, 4717—4723, 1987.
11. Ohara O., Takahashi Sh., Ooi T., Fujiyoshi Y. J. Biochem., **91**, 1999—2012, 1982.
12. Pinter K., Janson A., Biro E. N. Acta Biochem. et Biophys. Acad. Sci. Hungarian, **227**, 680—688, 1980.
13. Spudich J. A., Watt S. J. Biol. Chem., **276**, 15, 4866—4871, 1971.

**α-აქტინინის და აქტინის ურთიერთქმედების შესწავლა ქიმიური მოდიფიცირების მეთოდით**

ლ. რუსია, მ. სიმონიძე, ც. გამყრელიძე, კ. ჭურიძე, მ. ჯაალიშვილი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის მოლეკულური ბიოლოგიისა და ბიოლოგიური ფიზიკის ინსტიტუტი, თბილისი

**რეზიუმე**

ქიმიური მოდიფიცირების მეთოდით შესწავლილ იქნა α-აქტინინისა და აქტინის ურთიერთქმედება. დადგენილია, რომ ნატიური ცილების ურთიერთქმედების უბნები განლაგებულია აქტინის C-დომენზე და α-აქტინინის N დომენზე. ნაჩვენებია, რომ ბიფუნქციური რეაგენტის საშუ-

ალებით მიიღება ფ-აქტინის პოლიმერი, რომელიც α-აქტინინთან ურთიერთქმედებს მხოლოდ მარილების თანაობისას. დადგენილია, რომ მოდიფიცირებული α-აქტინინი (შიდამოლეკულურად გადაბმული დიმეთილსუბერიმიდატით) არ ურთიერთქმედებს აქტინთან.

**INVESTIGATION OF α-ACTININ AND ACTIN INTERACTION BY CHEMICAL MODIFICATION**

L. RUSIA, M. SIMONIDZE, Ts. GAMKRELIDZE, K. KURIDZE, M. ZAALISHVILI

Institute of Molecular Biology and Biological Physics, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi

**Summary**

α-Actinin and actin interaction have been studied by the chemical cross-linking, using bifunctional reagents. The results obtained lend support to the supposition that binding sites of native proteins are located on the C-domain of actin and N-domain of α-actinin. It was

shown that dimethylsuberimidate (DMSI)-treated actin is polymeric and α-actinin binds to such actin only at a high salt concentration. Experiments indicated that α-actinin, intramolecularly crosslinked by DMSI, loses its biological activity.

УДК 581.84.581.45.985.

БОТАНИКА

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭПИДЕРМАЛЬНОЙ ТКАНИ И МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ СУБНИВАЛЬНОГО ПОЯСА ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАСИОНИ

В. Р. Субелиани

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

Поступила в редакцию 16.03.90

Впервые исследована ультраструктурная организация листа некоторых растений субнивального пояса Центрального Кавкасиони на высоте 3100 м. н. у. м. Сделана попытка определить характер признаков, связанных с адаптивными процессами.

Изучение ультраструктуры листа растений, произрастающих в экстремальных условиях субнивального пояса Центрального Кавкасиони (3100 м н.у. м.) позволяет одновременно углубить экологическую характеристику

видов и выявить адаптационный механизм, определяющий возможность их существования в этой среде. В связи с этим нами впервые были проведены электронномикроскопические исследования некоторых растений.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования взяты зрелые, закончившие рост листья *Potentilla gelida* С. А. Mey., *Alchimilla sericea* Willd., *Saxifraga moschata* Wilfen., *S. flagellaris* Willd. в экстремальных условиях субнивального пояса Казбегского района.

Препарацию листьев проводили по стандартной методике: фиксировали фрагменты листа 3%-ным раствором

глутаральдегида (4—6 ч) с постфиксацией 1%-ным раствором  $OsO_4$  (6—12 ч). Обезживляли в серии этанола возрастающей концентрации, переводили в ацетон и заливали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме ЛКБ-111. Контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводили с помощью электронного микроскопа ЭМ-200.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**1. Ультраструктура эпидермальной ткани листа.** Ультраструктурное изучение эпидермиса листа данных растений позволяет проследить некоторые общие закономерности, характерные для развития данных растений в экстремальных условиях. Кроме *S. moschata*, у всех перечисленных выше растений основные эпидермальные клетки (ОЭК) более крупные в абаксиальной стороне, чем в абаксиальной. Вме-

сте с тем, основные эпидермальные клетки данных растений более мелкие, чем у растений, развивающихся в благоприятных условиях. Обусловлено это влиянием неблагоприятных факторов, препятствующих росту клеток (недостаток питательных веществ, сильное освещение, низкая температура).

У данных растений внешние стенки ОЭК сильно утолщены и составляют



от 5 до 13 мкм, они покрыты кутикулой, толщиной от 0,3 до 1 мкм (рис. 1а, б). Во всех случаях, кроме *S. moschata*, абаксиальная кутикула толще абаксиальной. Она представлена хорошо развитыми дендритами, за исключением *Potentilla gelida*, у которой кутикула в абаксиальной стороне более гомогенная. Утолщенные стенки и развитая кутикула предохраняют растительные клетки от иссушения и вредного действия ультрафиолетовых лучей.

По развитию протопласта ОЭК данные растения отличаются друг от друга. Самую сложную структуру имеют ОЭК *S. flagellaris* (мезофилл которого типичен для мезофитов), а самое примитивное строение протопласта у *S. moschata*. В ядре *S. flagellaris* часто встречаются фибриллярные включения и трубчатые образования (рис. 1г). Такие же белковые включения были обнаружены другими исследователями [2]. У других растений ультраструктура ядра практически не отличается. Тилакоидная система пластид ОЭК у всех растений развита слабо. Крахмальные включения в пластидах встречаются не у всех растений. Отличается от других *S. flagellaris*, у которой пластиды можно разделить на 2 группы: крупные с крахмальными включениями, по-видимому, способные к фотосинтезу, и мелкие со скоплениями пластоглобул, скорее всего не способные участвовать в фотосинтезе. Такие же данные приводит Миккулска [12]. У всех изученных растений пластиды ОЭК в зрелом листе, по всей вероятности, не способны участвовать в фотосинтезе.

Митохондрии ОЭК в сравнении с мезофильными имеют более плотный матрикс и хорошо развитые кристы. В большинстве случаев наблюдаются интермитохондриальные глобулы. Диктиосомы и эндоплазматический ретикулум у всех растений хорошо развиты, часто обнаруживаются в околоядерной зоне и около плазмодесм. Это свидетельствует об активной роли этих органелл в синтезе и транспорте органических веществ (рис. 1в).

Липидные глобулы встречаются в

ОЭК довольно редко, за исключением *S. flagellaris*, у которой липидные включения занимают большую площадь клетки. Вакуоли ОЭК отличаются не только у разных растений; часто у одного и того же растения соседние клеточные вакуоли содержат разные вещества, что указывает на определенную разницу их функциональной деятельности. Общей чертой всех ОЭК являются сравнительно малые размеры, утолщенные наружные стенки с кутикулой, многочисленные плазмодесмы между ОЭК и единичные с мезофиллом, а также накопленные органических веществ, нередко в большом количестве. По морфологии устьиц изученные нами растения довольно схожи (рис. 1д, е). Замыкающие клетки бобовидной формы, почти всегда с сильными утолщениями верхних и нижних стенок вблизи устьичной щели и тонкими радиальными стенками. Среди исследованных растений несколько отличается *A. sericea*, у которой особенно утолщены стенки мелких замыкающих клеток. У всех растений хорошо развиты верхние гребни, почти прикрывающие передние дворники. По механизму открывания устьица всех растений могут быть отнесены к разновидности типа Амарелисовых. Но по анатомии механизма открывания устьиц остается неясным. Несмотря на данные литературы о наличии плазмодесм замыкающих клеток [6, 13], обнаружить их нам не удалось.

У *P. gelida* и *S. flagellaris* расположение устьиц амфистоматическое, а у *A. sericea* и *S. moschata* устьица имеются только на абаксиальной стороне. Первое — признак ксероморфизма, а второе — мезофитности растений. По ультраструктуре устьичных клеток больших различий не наблюдается. Особенно насыщена цитоплазма замыкающих клеток у *A. sericea* и в наименьшей степени у *S. moschata*. У *A. sericea* устьица погруженные (признак ксероморфизма) [16], а у остальных растений — на одном уров-

не с соседними ОЭК. Эти данные свидетельствуют о том, что на растения влияют экстремальные экологиче-

ские факторы, вследствие чего у эци-дермальных клеток листа возникают черты ксерофитности.

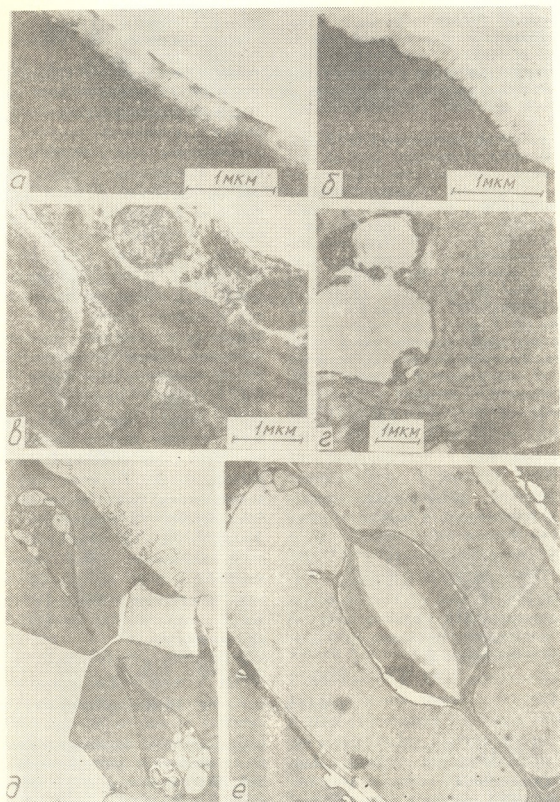


Рис. 1. Ультраструктура эпидермальных клеток: а, б—наружные стенки с кутикулой основных эпидермальных клеток (ОЭК). а—верхняя, б—нижняя *S. flagellaris*; в—фрагмент цитоплазмы с органеллами ОЭК *A. sericea*; г—трубчатые образования в ядре и цитоплазме ОЭК *S. flagellaris*; д—устьица *A. sericea*; е—устьица *P. gelida*



**II. Ультраструктура мезофилла листа.** Исследование мезофилла растений субнивной зоны показало, что по некоторым анатомическим и ультраструктурным чертам они сходны, тогда как по другим различаются.

Листья растений *A. sericea*, *P. gelida* дорсовентральные с очень удлиненными клетками палисадной паренхимы. У *S. moschata* дорсовентральные листья выражена слабо. У *S. flagellaris* клетки мезофилла не разделяются на палисадную и губчатую паренхиму, к тому же у этого растения лист сильно утолщен и характеризуется рыхлым расположением мезофилла, клетки которого сравнительно крупные. Площадь межклетников *S. flagellaris* составляет 35—45%, тогда как у других растений площадь межклетников гораздо меньше и клетки мезофилла мельче. По этим параметрам *S. flagellaris* можно отнести к мезофитам. Кроме того, такое строение мезофилла может быть использовано как признак принадлежности растения к определенной секции [1].

Клетки мезофилла изученных растений, за исключением *S. flagellaris*, богаты цитоплазмой. Она занимает большую часть объема клетки, что наблюдали также авторы, изучавшие влияние стрессовых факторов на растительные клетки [7].

Ядра мезофильных клеток изученных растений часто овальной формы или удлиненные, нередко с сильными изгибами оболочки. Хроматин почти у всех растений распределен равномерными скоплениями. У *A. sericea* скопления хроматина расположены вблизи оболочки и часто наблюдается вывод электронноплотных веществ в цитоплазму. В большинстве случаев ядрышко представлено плотным гранулярным веществом. У *P. gelida* в ядрах были обнаружены белковые кристаллы разной формы (рис. 2ж), которые по предположению Васильева и Гамалея являются формой резервирования структурных белков [2]. У *S. moschata* было обнаружено ядро с вытянутым фибриллярным включением, которое как бы соединяло 2 ядрышка. Довольно часто встречались тесные контакты или инвагинации ядра с разными органеллами цитоплазмы, с запасными веществами клеток.

У данных растений, за исключением *S. flagellaris*, имеются хлоропласты, численность которых для сравнительно мелких клеток очень велика. Ламелярная система этих органелл развита намного слабее, чем у растений, растущих в условиях оптимальной среды [3, 11]. В хлоропластах в большом количестве имеются запасные вещества, особенно часто встречаются крахмальные включения. Нередко в тилакоидах обнаруживаются осмиофильные вещества и тесные контакты пластид с такими же крупными образованиями в цитоплазме. По-видимому, эти вещества, синтезируемые в пластидах, сначала выводятся в цитоплазму, а затем в вакуоли. Согласно некоторым литературным данным, это может быть признаком старения листа [3]. Однако не исключено также, что это интенсивное накопление органических веществ происходит в том случае, если скорость синтеза веществ опережает их транспорт. Такие же явления описаны Семеновой Г. А. [9].

В исследуемых объектах встречаются многочисленные инвагинации клеточных органелл (рис. 2а), чаще всего пластид с митохондриями и с разными извилистыми мембранными системами. Это свидетельствует об усилении метаболизма клеток, очевидно возникающего в неблагоприятных условиях, что подтверждают литературные данные [7, 10]. Нередко в цитоплазме и в вакуолях наблюдается множество мембранных структур, как упорядоченных, так и других форм. Часто такие же мембраны тесно контактируют с пластидами (рис. 2б, г). Предполагаем, что эти мембраны — продукт синтеза хлоропластов. Возникновение таких же мембран наблюдалось при исследовании мезофилла картофеля [9]. Количество цитоплазматических органелл в исследованных растениях, за исключением *S. flagellaris*, очень велико. Особенно многочисленны митохондрии. Они отличаются по форме (часто сильно удлиненные), структуре и развитостью контактов, что свидетельствует об их усиленном участии в клеточном метаболизме. Литературные данные свидетельствуют о повышении количества этих органелл при неблагоприятных условиях среды [8]. Многочисленные, однородные по

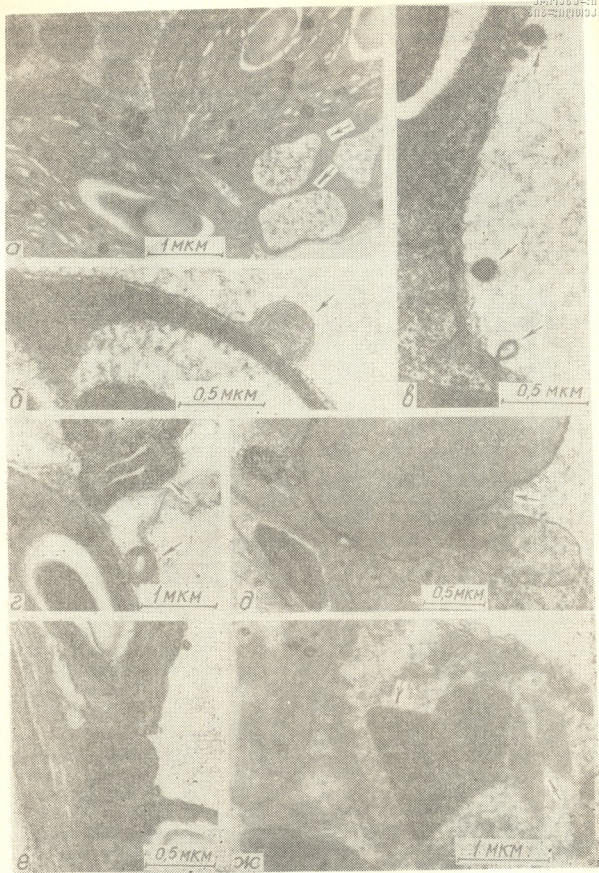


Рис. 2. Ультраструктура клеток мезофилла: а — инвагинации пластид *S. moschata*; б, в, г — возникновение и переход в вакуоли мембранных включений и органических веществ в мезофилле *A. sericea*; д — липидоподобные включения с электронноплотным ободком в клетках мезофилла *A. sericea*; е — фрагмент клетки мезофилла *S. flagellaris*; ж — белковые кристаллы в ядре *P. gelida*

структуре микротельца у исследованных растений часто контактируют с гранулярным эндоплазматическим ретикуломом и другими клеточными органеллами. Они не отличаются разнообразием матрикса, за исключением *P. gelida*, у которой были обнаружены микротельца с включениями кристаллов.

Эндоплазматический ретикулум и диктиосомы изученных растений активны. Часто на них обнаруживаются осmioфильные вещества, тесные контакты с другими органеллами и выделение секреторирующих веществ.

Запасные органические вещества в клетках мезофилла представлены довольно разнообразно. Вакуоли содержат фибриллярные и мембранные включения, нередко мелкий налет электронноплотных веществ, а иногда они полностью заполнены осmioфильными веществами. В цитоплазме обнаруживаются типичные липидные глобулы и крупные липидоподобные включения округлой формы, нередко с электронноплотным ободком (рис. 2д). В цитоплазме встречаются также разные мембранные образования, особо плотные включения и мелкие

вакуоли с фибриллярным матриксом. Насыщенность клеток запасными веществами, за исключением *S. flagellaris* (рис. 2е) является, по-видимому, важнейшим приспособительным фактором для данных растений при неблагоприятных условиях окружающей среды. Такую же насыщенность запасными веществами наблюдал ряд исследователей у растений под действием неблагоприятных условий среды [4, 5].

У изученных растений морфологическая дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую паренхиму слабая, за исключением *S. flagellaris*, поэтому описаны они под общим названием клетки мезофилла.

Таким образом, изучение ультраструктуры листа растений, произрастающих в субнивальном поясе Центрального Кавказа, показало, что лист характеризуется обилием клеточных органелл, контактов между ними, запасных веществ, инвагинаций и мембранных структур. Все это, надо полагать, дает возможность растению переносить экстремальные условия высокогорий и максимально использовать существующие в регионе кратковременные оптимальные условия.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Борисовская Г. М. Ботанический журнал, 70, 12, 1629—1636, 1985.
2. Васильев А. Е., Гамалей Ю. В. Цитология, 17, 4, 371—390, 1975.
3. Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа, «Наука», Л., 1978.
4. Лукьянова Л. М., Булычева Т. М. Ботанические исследования за полярным кругом, «Наука», Л., 1987.
5. Матиенко Б. Т., Загорьян Е. М. Экологоанатомические особенности изменчивости культурных растений, «Штинца», Кишинев, 1984.
6. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений, «Наука», Л., 1974.
7. Мирославов Е. А., Буболо Л. С. IV Всесоюзный симпозиум электронной микроскопии в ботанических исследованиях, Рига, 1978, 173—174.
8. Мишустина П. С., Петрова О. В. IV Всесоюзный симпозиум электронной микроскопии в ботанических исследованиях, Рига, 1978, 177—179.
9. Семенова Г. А. Физиология растений, 32, 3, 461—465, 1985.
10. Ткачук Е. С., Силаева А. М. IV Всесоюзный симпозиум электронной микроскопии в ботанических исследованиях, Рига, 1978, 263—265.
11. Goodchild D. I., Bjorkman O. Pyliotis N. A. Plant Biology, Stanford, California, 1972, 102—107.
12. Mikulska E. Acta Soc. bot. Poloniae, 28, 1, 143—173, 1959.
13. Pallas J. E., Mollenhauer H. H. Science, 175, 1275—1276, 1972.

ცენტრალური კავკასიონის სუბნივალური სარტყლის ზოგიერთი მცენარის ფოთლის ეპიდერმალური და მეზოფილური ქსოვილის ულტრასტრუქტურა

### 3. სუბელიანი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

### რ ე ზ ი უ მ ე

ზოგიერთი ულტრასტრუქტურული განსხვავების მიუხედავად არის საერთო ნიშანთვისებები, რომელთა საშუალებითაც ამ მცენარეებს შეუძლიათ გადაიტანონ გარემოს ექსტრემალური ზემოქმედება. განსაკუთრებით აღსანიშნავია ორგანოების, ინვაგინაციების და კონტაქტების სიმრავ-

ლე, სამარაგო ნივთიერებების დიდი რაოდენობა.

ყოველივე ეს შესაძლებლობას იძლევა მცენარეებმა ნაკლები ენერჯის ხარჯვით, ღანმოკლე ოპტიმალური გარემო პირობები ზრდაგანვითარებისათვის გამოიყენონ მაქსიმალურად.

## THE ULTRASTRUCTURE OF EPIDERMAL AND MESOPHILIC LEAF TISSUE OF SOME SUBNIVAL ZONE PLANTS OF THE CENTRAL CAUCASUS

V. SUBELIANI

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

### S u m m a r y

The work represents the results of the ultrastructural studies of the leaves of some subnival zone plants of the Central Caucasus.

Together with ultrastructural differences some common features have been revealed. Especially abundance of organelles, contacts and invaginations and the

presence of reserve substances in great amount is detected.

It can be suggested, that all these peculiarities give the plants an opportunity of maximal application of short time optimal alpine conditions at a less energy loss.

УДК 581.132

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СПОНТАННЫХ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ АМФИДИПЛОИДОВ И СОДЕРЖАНИЕ В НИХ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ

И. М. Матиташвили, Э. Н. Кецховели, Е. Д. Бадяева, Н. С. Бадаев,  
Г. В. Канделаки

*Институт ботаники им. Н. Н. Кецховели АН Грузии, Тбилиси*

*Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта АН СССР, Москва*

Поступила в редакцию 7.03.91

Сопоставление спонтанных пшенично-ржаных амфидиплоидов с родительскими видами по рисунку С-окраски показало, что геномы А и В в целом сходны с такими в составе родительских видов, тогда как по R-геному наблюдаются существенные отличия по величине теломерных гетерохроматических сегментов. У всех исследованных тритикале наблюдалось значительное увеличение размеров теломерных блоков по сравнению с рожью. Во всех гибридных поколениях выявлены случаи возникновения телоцентрических хромосом, причем в основном они сформированы хромосомами R-генома. Выявлена связь между наличием признака ломкости колоса и присутствием крупного теломерного блока в коротком плече в 3R хромосоме.

Изучение пигментного состава спонтанных пшенично-ржаных амфидиплоидов и их родительских форм показало, что некоторые из обследованных тритикале превосходят родительские формы по количеству пигментов в флаг-листе, в остях и колосковых чешуях во всех фазах развития, особенно в фазе молочной спелости, что немаловажно для формирования высокого урожая.

Обсуждается возможность использования этих данных в селекции тритикале на высокую эффективность ассимиляционного аппарата.

Большинство полученных и широко используемых в настоящее время пшенично-ржаных амфидиплоидов создано с помощью гибридизации культурных видов пшеницы и ржи (*T. durum*, *T. aestivum*, *S. cereale*). Попытки применения для получения тритикале дикорастущих видов пшеницы и ржи носят единственный характер. В основном это обусловлено плохой совместимостью дикого с культурным видом. В высокогорных районах Грузии посевы пшеницы — дика (*T. carthlicum* Men) и колхидской полбы (*T. paleocolchicum* Men) издавна сопровождалась горной рожью (*S. kupprijanovii* Gross). Появление спонтанных гексаплоидных тритикале среди дикорастущих видов пшеницы и ржи в предгорных районах Закавказья неоднократно отмечалось многими авторами [4, 5, 8]. Три-

тिकाле, полученное с участием дикорастущих видов пшеницы и/или ржи, обладают рядом ценных признаков: высоким содержанием белка и незаменимых аминокислот, устойчивостью к ряду фитозаболеваний и др. [5, 6, 9]. В связи с этим спонтанные пшенично-ржаные амфидиплоиды эндемичных видов Грузии могут быть использованы в дальнейшей селекции тритикале. Необходимо их всестороннее исследование цитогенетическими и физиологическими методами для более широкого изучения их потенциальных возможностей. С помощью цитогенетического метода исследования можно судить о тех изменениях, которые происходят в геномах пшеницы и ржи в результате их объединения в один общий геном, могут быть выявлены хромосомные нарушения, а так-

же возможно осуществление «паспортизации» полученных гибридов [7].

Наряду с цитогенетическим методом изучения спонтанных пшенично-ржаных амфидиплоидов целесообразно использовать и физиологический метод для суждения о потенциальной способности формирования ими высокого урожая. Эволюционно более старые низкопродуктивные сорта пшеницы (*T. monosocum*, *T. boeoticum*) имеют большую интенсивность фотосинтеза, чем современные продуктивные сорта (*T. spelta*, *T. aestivum*) [16]. Следовательно, интенсивность фотосинтеза не может являться единственно достоверным показателем потенциальной продуктивности злаковых.

Имеются данные о том, что уменьшение содержания фотосинтетических пигментов влечет за собой ослабление активности фотосистем и, как следствие этого, снижение продуктивности растений [10, 12]. Тарчевский и др. [12] выявили более тесную корреляцию между урожаем и содержанием хлорофилла, чем между урожаем и поверхностью надземных органов растений. Этим и рядом других авторов установлено, что у растений колосковых злаков образование урожая в меньшей степени зависит от фотосинтеза

листных пластинок, как это считалось раньше, и что значительный вклад в формирование урожая вносят ассимилянты, образовавшиеся в колосе (в осях и колосковых чешуях) [11, 12, 17, 18], а среди листьев наибольшая роль в обеспечении колоса продуктами фотосинтеза принадлежит флаг-листу [1]. Кроме того, изучение динамики накопления и разрушения пигментов может служить хорошим показателем физиологического состояния растения на последних фазах развития, а именно в фазе молочной спелости, так как по имеющимся данным при старении организма происходит не уменьшение количества хлоропластов, а уменьшение количества пигментов [15], что может также являться определенной реакцией на комплекс факторов окружающей среды [10].

Исходя из вышеизложенного представляется целесообразным изучение спонтанных пшенично-ржаных амфидиплоидов цитогенетически (С-окраска) и физиологически, путем определения динамики накопления пластидных пигментов в осях, в колосковых чешуях, во флаг-листе и во втором сверху листе в следующих фазах развития: выход в трубку, колошение, цветение, молочная спелость.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данного исследования послужили эндемичные виды пшениц Грузии *T. paleocolchicum* var. *chvamicum* Men, *T. carthlicum* var. *srtamineum* Men и горная рожь *S. kuprijanovii* Gross. В результате скрещивания *T. carthlicum* с *S. kuprijanovii* и *T. paleocolchicum* были получены жизнеспособные зерновки  $F_0$ . В дальнейшем от гибридов первого поколения были получены выполненные зерновки, давшие начало спонтанному амфидиплоидному оптимальному для тритикале гексаплоидного уровня [9]. Необходимо отметить, что для дальнейших генераций отбирались самые крупные и выполненные зерновки от наиболее фертильных, отличающихся мощным хабитусом растений. Семена проращивались в чашках Петри, а затем переносились в грунт. Использовался осенний посев [10].

Для исследования были отобраны пшенично-ржаные амфидиплоиды от

скрещивания *T. paleocolchicum* (P1) x *S. kuprijanovii* (R3) и *T. carthlicum* (P2) x *S. kuprijanovii* (P3)  $F_3$ -,  $F_4$ -,  $F_5$ -поколений.

В популяции растений  $F_3$ -1 и  $F_4$ -1 (цифрой 1 обозначено скрещивание  $P_2 \times P_3$ ) все растения характеризовались ломким колосом, опущением под колосом. В  $F_5$ -1 среди растений было выявлено одно, с неломким колосом, обозначенное  $F_5$ -1. В популяции растений  $F_3$ -2,  $F_4$ -2 (цифрой 2 обозначено скрещивание растений  $P_1 \times P_3$ ) все растения характеризовались ломким колосом; колосковые чешуи и стебель под колосом неопущенные. В популяции растений  $F_5$ -2 были выявленные следующие морфотипы:

1) растения с ломким колосом, с неопущенным стеблем под колосом и колосковыми чешуями;

2) растения с неломким колосом, с неопущенным стеблем под колосом и колосковыми чешуями;



3) растения с неломким колосом, с неопушенным и опушенным стеблем под колосом и колосковыми чешуями (F5'-2);

С-окрашивание проводили по стандартной методике [2]. Хромосомы исследованных видов и гибридов идентифицировали на основании сходства рисунков распределения гетерохроматина с гомеологичными группами мягкой пшеницы и на основании идиограммы дифференциально окрашенного хромосом А-, В- и R-геномов, разработанной в лаборатории морфо-

логии хромосом Института молекулярной биологии АН СССР [2, 7]. Количество пластидных пигментов (хлорофилла а и b) определяли по стандартной методике [3]. Вытяжки готовились из флаг-листа, второго сверху листа (2-го листа), остей и колосковых чешуй. Плотность растворов определялась на спектроме-204, количество пигментов определялось по Веттштейну [19]. Анализ проводился в начале каждой из четырех фаз: выход в трубку, колошение, цветение, молочная зрелость.

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**

Цитогенетический анализ пшенично-ржаных амфидиплоидов и их родительских форм выявил целый ряд закономерностей. Установлено, что горная рожь *S. kurjijanovii* характеризуется низким содержанием теломерного и интеркалярного гетерохроматина и значительным полиморфизмом гетерохроматических районов хромосом, что полностью коррелирует с литературными данными [13, 14]. Виды пшениц, использованные при гибридизации, различаются по рисунку дифференциального окрашивания 3—7 хромосом А-генома и 2, 3 и 6-хромосом В-генома и обладают незначительным внутривидовым полиморфизмом по размерам С-блоков. Сопоставление гибридов с родительскими видами по рисунку С-окраски показало, что геномы А и В в целом сходны с таковыми в составе родительских видов, тогда как по R-геному наблюдаются существенные отличия по величине теломерных гетерохроматических блоков. У всех исследованных форм тритикале наблюдалось значительное увеличение теломерных блоков по сравнению с рожью. Во всех гибридных поколениях выявлены случаи возникновения телоцентрических хромосом, причем в основном хромосомами R-генома.

F3-, F4- и F5- от скрещивания *T. carthlicum* (P2) × *S. kurjijanovii* (P3) имели сходные рисунки распределения гетерохроматических блоков хромосом А-, В- и R-геномов. Единственное отличие наблюдалось у растений с неломким колосом F5'-1, которые содержали точечный гетерохроматический блок в теломере длинного

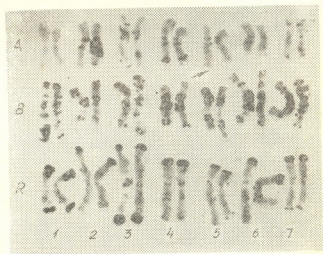


Рис. 1. Кариотип гибрида F4-1 от скрещивания P2 x P3, с признаком ломкости колоса

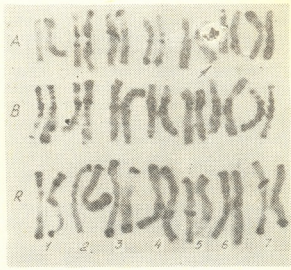


Рис. 2. Кариотип гибрида F5-1 от скрещивания P2 x P3, с признаком неломкости колоса

плеча 5А-хромосомы, отсутствующий у растений F3-, F4- и F5- с признаками ломкости колоса, унаследованного от ржи (рис. 1, 2).

Среди растений F3-, F4 и F5- от скрещивания *T. paleocolchicum* (P1) × *S. kuprijanovii* (P3) по рисунку дифференциального окрашивания можно выделить два типа, отличающихся по рисунку окрашивания 2А, 3А, 1В, 7В, 3—5 хромосом R-генама. У форм с ломким колосом наблюдался очень крупный до 2 мкм блок в теломере короткого плеча 3R хромосомы, в то же время у них отсутствовали точечные терминальные бэнды в длинных плечах 2А и 7В, а интеркалярный блок в середине длинного плеча 1В хромосомы был значительно слабее по сравнению с тритикале с неломким колосом и родительским видом *T. paleocolchicum* (рис. 3).

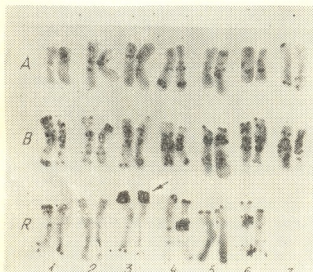


Рис. 3. Кариотип гибрида F3-2 от скрещивания P1 × P3, с признаком ломкости колоса

В целом амфидиплоиды от скрещивания P2 × P3 имеют более крупные блоки в хромосомах R-генама, чем амфидиплоиды P1 × P3, и в обоих комбинациях скрещивания наблюдаются значительные увеличения размеров теломерных и интеркалярных блоков хромосом ржи, что было обнаружено и ранее у тритикале, полученных от гибридизации культурных видов пшеницы и ржи [2].

Параллельно проведенный анализ по определению количества пластидных пигментов у родительских форм и их амфидиплоидов выявил также целый ряд интересных закономерно-

стей. За 1987/1988 посевной год во всех рассмотренных фазах развития во флаг-листе, во 2-ом листе, в осях и колосковых чешуях суммарное количество пигментов (a+b) мг% в расчете на сырой вес *S. kuprijanovii* намного больше, чем у *T. carthlicum* и *T. paleocolchicum* (рис. 4). Динамика накопления пигментов по фазам развития *T. carthlicum* и *S. kuprijanovii* во флаг-листе и 2-ом листе одинакова. Минимальное количество наблюдается в фазе колошения, затем происходит значительный рост их содержания, включая фазу молочной спелости. Совершенно иная картина наблюдается у гибридов F3-1. Во 2-ом листе суммарное количество пигментов достигает своего максимума в фазе выхода в трубку и в фазе цветения.

У P2, P3 и F3-1 динамика изменения количества пигментов в колосковых чешуях одинакова: наблюдается рост их количества, включая фазу цветения, а затем происходит постепенное уменьшение их количества в фазе молочной спелости. Причем у гибрида количество пигментов больше, чем у родительских форм. Что же касается остей, то тут, как и в случае 2-го листа и флаг-листа, динамика изменения количества пигментов по фазам развития у гибрида F3-1 и у родительских форм существенно отличается друг от друга. Максимум наблюдается в фазе колошения, а у родительских форм в фазе цветения. Суммируя вышесказанное, можно сказать, что максимальное количество пигментов у родительских форм в листьях наблюдается в фазе молочной спелости, когда происходит налив зерна, а в осях и колосковых чешуях — в фазе цветения. Причем в осях во всех фазах развития суммарное количество пигментов больше, чем в колосковых чешуях, как у родительских форм, так и у гибрида: а во флаг-листе больше, чем во 2-ом листе.

Изучение динамики изменения количества пигментов по фазам развития в листьях и в колосе у *T. paleocolchicum* и *S. kuprijanovii* и их гибрида F4-2 выявило, что родительские формы, в отличие от гибрида, проявляют полную синхронность в динамике накопления по фазам онтогенеза. Во 2-ом листе и флаг-листе в фазе колошения у них наблюдается незначи-



тельное снижение количества пигментов, а в последующих фазах цветения и молочной спелости происходит их увеличение (рис. 4). У гибрида во 2-ом листе максимальное количество пигментов наблюдается в фазе колошения, во флаг-листе — в фазе цветения. В осях и колосковых чешуях макси-

ставляет тот факт, что у родительских форм P1, P2, P3 во всех органах в зависимости от фаз развития имеется одинаковая динамика накопления пигментов, различия наблюдаются лишь по количеству. Аналогичное сходство наблюдается между гибридами F3-1 и F4-2, хотя они не повторяют динами-

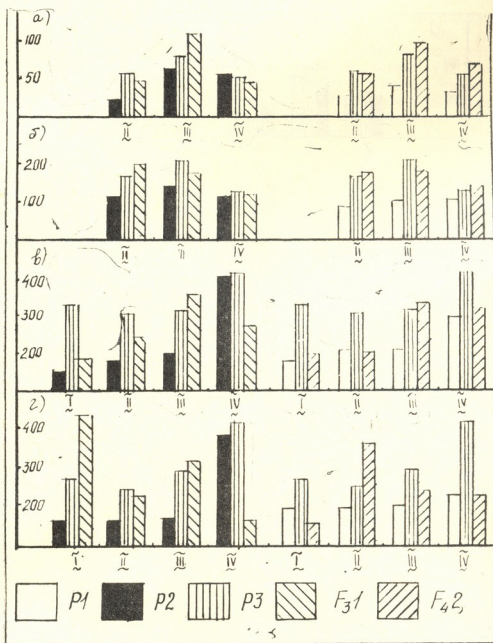


Рис. 4. Диаграмма изменения количества пигментов у гибридов F3-1 и F4-2 и их родительских форм в колосковых чешуях—а; в осях—б; 2-ом листе — в; флаг - листе — г; I—выход в трубку; II—колошение; III—цветение; IV—молочная спелость

мальное количество пигментов как у родительских форм, так и у гибрида приходится на фазу цветения, причем в колосковых чешуях эта величина у гибрида больше, чем у *T. paleocolchicum* и *S. kuprijanovii*. Интерес пред-

ку изменения количества пигментов по фазам развития, наблюдаемую у родительских форм.

За 1988/1989 посевной год были проанализированы поколения гибридов F4-1 от скрещивания *T. carthlicum*



чешуях и остях — в фазе цветения. В общем динамика накопления пигментов у F4-1 и F5-2 почти одинакова; у F5-2 количество пигментов по исследованным фазам больше, чем у F4-2, у F4-1 больше, чем у F3-1. Необходимо отметить, что динамика изменения количества пигментов по фазам развития у родительских форм за 1988/1989 посевной год несколько отличается от таковой за 1987/1988 год лишь по количеству, а принцип динамики как таковой сохраняется. Максимальное количество пигментов в листьях наблюдается в фазе молочной спелости, а в остях и в колосковых чешуях — в фазе цветения. Необходимо отметить, что количество пигментов хл. (a+b) мг% в расчете на сырой вес у P2, P3, F4-1 и F5-2 больше за 1988/1989 посевной год, чем у этих же форм, за 1987/1988 посевной год. Возможно, это объясняется тем, что весна 1988 года по сравнению с весной 1989 была затяжной и более холодной. Наиболее явные изменения в динамике накопления пигментов наблюдается между F3-1 и F4-1 и между F4-2 и F5-2. Если у F3-1 максимальное количество пигментов в листьях приходилось на фазы колошения и цветения, то у F4-1 оно при-

шло на фазу молочной спелости. У F4-2 максимальное количество пигментов в листьях и в остях приходилось на фазы колошения и цветения; у F5-2 максимум в остях и колосковых чешуях приходится на фазу молочной спелости, а в листьях — на фазы цветения и колошения.

Полученные данные свидетельствуют о том, что пшенично-ржаные амфидиплоиды имеют свой, характерный для них уровень содержания пигментов как в листьях, так и в остях и колосковых чешуях, которые, как известно, вносят немаловажный вклад в формирование урожая. Результаты цитогенетического анализа, а также данные по изменению содержания пластидных пигментов могут быть использованы в селекции тритикале при отборе на потенциально более высокую активность ассимиляционного аппарата [12].

Так как генетическая система амфидиплоида представлена сложным полигеномом, образованным из генетических систем двух культур, то представляется целесообразным использование как цитогенетического, так и физиологического методов для изучения гибридов в целях дальнейшего отбора и селекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабенко В. И., Колесник Л. П., Бирюков С. В. С/х биол., 12, 2, 235—238, 1977.
2. Бадаев Н. С., Бадаева Е. Д., Большаева Н. Л. ДАН СССР, 273, 4, 924—936, 1983.
3. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений, М., «Высшая школа», 1975, 133.
4. Горгидзе А. Д., Назарова Э. Л. В сб.: Полиплоидия и селекция, М.—Л., 1965, 186—187.
5. Дорощев В. Ф. Доклады ВАСХНИЛ, 2, 21—23, 1956.
6. Дорощев В. Ф., Филатенко А. А., Мигушова Э. Ф. Культурная флора СССР. Ч. I. Пшеница. Л., «Колос», 1979, 346.
7. Зеленин А. В., Бадаев Н. С., Бадаева Е. Д. Генетика, 23, 10, 1749—1760, 1987.
8. Иванов А. П., Прокопенко С. М. В сб.: Селекция и семеноводство, Киев, 24, 68—72, 1973.
9. Канделаки Г. В., Мелия Н. С., Мат.

- III съезда Грузинского общества генетиков и селекционеров, 1977, 45—46.
10. Красичкова Г. В., Ниллер Ю. В., Турбин Н. В. Физиол. раст., 29, 5, 213—225, 1982.
11. Рахимов П. Г. Узб. биол. журнал, 3, 22—24, 1989.
12. Тарчевский И. А., Андрианова Ю. В. Физиол. раст., 24, 2, 341—347, 1980.
13. Bennett M. D., Gustafson J. P., Smith J. В Chromosoma, 61, 149—176, 1977.
14. Bennett M. D., Gustafson J. P., Can. J. Genet. Cytol., 24, 93—100, 1982.
15. Camp Panela J., Muber S. C., Burke J., Moreland D. Plant. Physiol., 70, 6, 1641—1646, 1982.
16. Evans L. T., Dansione R. L. Austr. J. Biol. Sci., 23, 4, 725—743, 1970.
17. Gey B. 19-th Annu. Meet., Vienna (ESNA), 1988, 87.
18. Gey B. Acta Physiol. Plant., 3, 135—143, 1981.
19. Wettstein D. Exp. Cell. Res., 12, 497—506, 1957.

ხორბალ-ჰვავის სპონტანური ამფიდიპლოიდების შედარებითი  
ციტოგენეტიკური ანალიზი და მათში პლასტიდური  
კიბმენტების შემცველობა

ი. მათითაშვილი, ე. კეტხოველი, ე. ბადაევა, ნ. ბადაევი, გ. კანდელაკი

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ნ. კეცხოველის სახელობის ბოტანიკის  
ინსტიტუტი, თბილისი

სსრკ მეცნიერებათა აკადემიის ვ. ენგელგარდტის სახელობის მოლეკულური ბიოლოგიის  
ინსტიტუტი, მოსკოვი

რ ე ზ ი უ მ ე

ჩატარებული იყო ხორბალ-ჰვავის სპონტანური ამფიდიპლოიდების და მათი მშობელი ფორმების შედარებითი ციტოგენეტიკური ანალიზი. ყველა შესწავლილ ტრიტიკალეში შეიმჩნეოდა ტელომერული ბლოკების ზომის გადიდება ჰვავთან შედარებით. აღმოჩენილია კავშირი თავთავის მტვრევადობასა და დიდი ტელომერული

ბლოკის არსებობას შორის 3R-ქრომოსომის მოკლე მხარეში. პლასტიდური პიგმენტების შესწავლამ გამოავლინა, რომ ამფიდიპლოიდები ხასიათდებიან ქლოროფილების უფრო დიდი შემცველობით მშობელ ფორმებთან შედარებით. ეს მონაცემები შეიძლება გამოყენებულ იქნას ტრიტიკალეს სელექციაში.

COMPARATIVE CYTOGENETIC STUDY OF SPONTANEOUS  
WHEAT-RYE AMPHIDIPLOIDS AND THEIR PIGMENTAL  
COMPOSITION

I. MATITASHVILI, E. KETSKHOVELI, E. BADAIEVA,  
N. BADAIEV, G. KANDELAKI

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

V. Engelgardt Institute of Molecular Biology, Academy of  
Sciences of the USSR, Moscow

S u m m a r y

Comparative cytogenetic study of spontaneous wheat-rye amphidiploids and their parental forms was carried out. We noticed considerable increase of telomeric block of triticale compared to rye. An interrelation was found between the presence of breaking signs of the ear and the presence of a large telomeric block in the short arm in 3R chromosome.

The study of pigmental composition of spontaneous wheat-rye amphidiploids and their parental forms showed that hybrids have their own standard of pigments contents typical of them.

The possibility to use these data in selection of triticale for high efficiency of assimilation organs is discussed.

УДК 568.1+55(47)

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

## ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ТРЕХКОГОТНЫХ ЧЕРЕПАХ СССР

Е. Г. Кордикова

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

Поступила в редакцию 10.05.90

Приводится обзор ископаемых трехкоготных черепах, известных из более 108 местонахождений Советского Союза. Рассматривается история изучения, пути развития группы. Обсуждается значение триониксов в палеонтологии и стратиграфии. Намечаются дальнейшие перспективы их изучения.

Трионихиды, или трехкоготные черепахи — своеобразная и уклоняющаяся от общего развития всех остальных Testudinata группа. На протяжении многих лет они привлекали внимание исследователей как объект для изучения филогенетических, систематических, морфологических, палеогеографических и других вопросов (библиография в работах Хейя [71], Хуммеля [73], Куна [74], Суханова [37], Млинарского [78], Мейлана [76]).

В геологической летописи эти черепахи известны с раннего мела Китая и Средней Азии [21, 80, 83].

Специфичность группы обусловлена значительной фетализацией, проявляющейся, главным образом, в строении скелета — в отсутствии роговых щитков, в более или менее сильной редукции большинства костных пластинок карапакса и пластрона, в сохранении в дефинитивном состоянии фонтанелей, а также в своеобразной скульптуре внешней поверхности панциря. Общий план строения черепа и панциря древнейших мезозойских трионихид мало чем отличается от современных представителей. Поэтому их внезапное появление в геологической летописи, а также своеобразие морфологического строения, породили большое количество порой противоречивых мнений не только о происхождении и филогенетических связях, но и о таксономическом статусе этих черепах [37].

В последнее время многие исследователи отмечают сходство трионихид с адоцидами [56, 64—66, 67, 69, 70, 77]. О близости этих групп писал еще Хуммель [72], сравнивая с трионихидами раннемеловую черепаху *Peltochelys duchastelli*, которую Л. Долло описал, как новый род трионихид (Dollo, 1884; цит. по [6]). Находки древнейших черепах рода *Sinaspideregetes* (поздняя юра или ранний мел Китая) [84] и *Charitonux* (начало позднего мела Монголии) [64] даже способствовали установлению «промежуточного звена» семейства *Sinaspideretidae*, связывающего адоцид и трионихид [64, 65, 67]. Однако высокая специализация этих родов, а также присутствие ряда признаков, сближающих синаспидеретид с кареттохелидами, в настоящее время исключает подобное толкование.

Первая находка ископаемой трехкоготной черепахи на территории Европейской части нашей страны была сделана в сарматских отложениях окрестностей Кишинева в середине прошлого столетия А. Нордманом (Эйхвалд, 1856, цит. по [51, с. 4; 50, с. 163—164]), а первое определение остатков этих черепах с территории Азиатской части СССР (Казахстан, хребет Манрак) принадлежит А. Н. Рябинину (подробнее см. [72, с. 61]). Однако интенсивные сборы и методи-



ческое изучение этих пресмыкающихся в Советском Союзе началось практически лишь в последние десятилетия, благодаря исследованиям Л. И. Хозацкого, В. В. Кузнецова, В. М. Чхиквадзе и Л. А. Несова.

Среди наиболее информативных публикаций отечественных специалистов следует отметить: 1. региональные — по Казахстану [35, 42, 13—17, 55, 7], по Средней Азии и Казахстану [43, 28, 19—23, 25, 26, 79—81], по Молдавии, Украине и Кавказу [51, 41, 48, 57, 63, 50]; 2. стратиграфические — по раннему и позднему мелу (помимо перечисленных работ Л. А. Несова [31, 8], по палеогену и неогену (помимо перечисленных работ Л. И. Хозацкого и В. М. Чхиквадзе) [45, 46, 61, 62]; 3. систематические [37, 47, 61, 62, 66].

Однако опубликованные до настоящего времени работы содержат хотя и большую, но весьма неоднородную и порой противоречивую информацию. Во многих публикациях рассматривается только определенный интервал геологического времени, где в списке триониксы упоминаются наряду с другими черепахи. Часть статей содержит только перечень находок или же описание новых видов в одном, редко двух-трех местонахождениях. Крайне мало внимания уделяется и филогенетическим связям трионихид. До сих пор остатки какого-либо представителя семейства все еще определяются как *Trionyx* sp., не учитывая того, что это родовое название корректно лишь для неогеновых трионихид Европы и современного типового вида *Trionyx triunguis*. В работах, в которых все же приводится определение и описание новых таксонов, лишь в редких случаях рассматриваются вопросы родственных отношений трионихид с другими группами черепах.

В данной работе мы попытались свести воедино все разрозненные данные об ископаемых триониксах Советского Союза, определить основные этапы истории этой группы на территории нашей страны, а также наметить перспективы дальнейшего изучения трионихид. Подобного рода работа в СССР выполнена впервые, поэтому мы надеемся, что приведенные данные, наряду с почти исчерпывающей библиографией, послужат основой для дальнейших более углублен-

ных исследований. Для каждого из местонахождений указаны стратиграфическая и географическая привязки. Цитируемая в тексте литература в целях экономии объема приводится только в случае необходимости. Интересующую информацию можно почерпнуть в перечисленных выше региональных и стратиграфических работах.

Материал изложен в хронологической последовательности. Систематическое положение ископаемых видов и их стратиграфическое распространение даны с учетом последних данных [26, 61, 62, 66, 76]. Ископаемые триониксы, найденные на территории СССР, нами рассматриваются в составе четырех триб: *Kazakh Plastomenusini* Chkhikvadze, 1990, *Axestemycini* New Taxon, *Trionychini* (Fitzinger, 1826; как *Trionyochoidea*), и *Pelodiscini* Meylan, 1987.

Ископаемые трехкотные черепахи в нашей стране известны из раннего и позднего мела, из палеогена и раннего неогена (табл.). Кроме этого, остатки современного вида *Pelodiscus sinensis* найдены в неолитической стоянке Синий Гай (окрестности оз. Ханка) и близ г. Благовещенска [59, 61]. Последняя точка расположена немного западнее современного ареала. Подавляющее большинство находок трионихид приурочено к местонахождению позднего мела Средней Азии и палеогена и неогена Казахстана.

Нижний мел. В Юго-Восточной Фергане в нижней части аламышикской свиты (верхний альб) местонахождения Кылджун найдены остатки панциря, черепа, позвонков, поясов и костей конечностей черепах, относимых к *Trionyx* sp. [20, 21, 80]. Позднеальбские триониксы известны также и из местонахождений: Ходжакуль (нижняя или средняя часть ходжакульской свиты) и Шейхэжейли (нижняя часть этой свиты), а альбсеноманские — из местонахождений Итемир (кульбекские слои, Центральные Кызылкумы) и Алымтау (Южный Казахстан).

Верхний мел. Триониксы найдены в Шейхджейли, в нижнесеноманских отложениях верхней части ходжа-



кульской свиты. К роду *Trionyx s. la-* то также относятся остатки из верхней части ходжакульской свиты из ряда местонахождений Центральных Кызылкумов (Итемир, Карамурун) и хребта Султан-Увайс (Ходжакуль) [20, 21, 79, 80]. Из песчаников и конгломератов Сары-Агача (Южный Казахстан), ранее датированных А. Н. Рябининым [35] сеноман-туроном, упомянуты *Plastomenus jaxarticus* nom. nudum, *Aspideretes jaxarticus* nom. nudum и другие формы рода *Aspideretes*. Позднее данная коллекция была изучена Л. И. Хозацким [44], который все эти материалы отнес к одному виду *Trionyx zakhidovi*. Сравнительно недавно из практически одновозрастных отложений местонахождения Шах-Шах были описаны два вида трионирид "*Plastomenus*" *riabinini* и "*Palaeotrionyx*" *riabinini*, которые, по мнению В. В. Кузнецова и В. М. Чиквадзе [17], соответствуют неопределенным таксонам А. Н. Рябининой из Сары-Агача.

Крупные представители рода *Trionyx s. l.* найдены в нижней и средней частях биссектинской свиты (тайкаршинской пачки) позднетурон-коньякского возраста из урочища Джаракудук (Кульбеке-Биссекты) и в верхнемеловых отложениях, прилегающих к вершине Тюлькили (урочище Канказан) в Северо-Восточном Приарале [34, 79]. Трионириды из Биссекты также отмечались [34, 42] в толще песков и конгломератов сеноманского возраста, что связано с неточным определением возраста биссектинской свиты А. Д. Архангельским (устное сообщение Л. А. Несова). Нижним туроном датировались аллювиально-дельтовые отложения с триониридами нижней части вештубинской свиты местонахождения Челпык (хр. Султан-Увайс).

Трионириды характерны и для верхней части бештубинской свиты (поздний турон) ряда местонахождений Юго-Западных Кызылкумов [79]. Остатки трехкоготных черепах, возможно, относящиеся к *Trionyx zakhidovi*, отмечаются в раннем сантоне яловачской свиты Таджикистана в местонахождениях: Кансай, Замуратшо, Кызылпияль [43]. Сходные остатки черепах были найдены в одновозрастных отложениях бостобинской свиты

Северо-Восточного Приаралья: в Буройнаке, Байбише, Шах-Шахе (Байболат) (см. также [12, 79]), а также в Южном Казахстане; на хр. Казгурт. Нижнесантонские отложения с остатками трионирид обнажаются у ж. д. станции Байхожа (правобережье нижнего течения Сыр-Дарьи) [11, 13, 42].

Трионириды позднемелового возраста известны из толщи рыхлых конгломератов и гипсоносных песков у подножия горы Улькен-Калкан (правобережье р. Или) [42]. Из песчано-гравелитового слоя шурфа плато Байтума (Южное Прибалхашье, горы Тастау, 2200 м н. у. м. — новые данные) и из рыхлых косослоистых кварцевых песков южного склона гор Алтынтау (Центральные Кызылкумы) [42]. Найденная совместно с костями динозавров на р. Амур пластинка панциря черепахи, ранее относимая к триониксам [33], в действительности принадлежит к семейству *Lindholtemyidae* и, в частности, к роду *Tsaotanemys* (= *Mongolemys*) [23, 81].

Палеоцен. Известно одно местонахождение с остатками триониксов — Джилга в Причимкентских Чулях (Южный Казахстан) [27].

Эоцен. Находки триониксов довольно многочисленны в Зайсанской котловине Восточного Казахстана (географическая и стратиграфическая привязка местонахождений Зайсанской впадины приведена в работах [13, 55]). На протяжении 15 лет в этом районе проводились сборы материала сотрудниками Института палеобиологии АН СССР (В. М. Чиквадзе) и ПИН АН СССР (Н. С. Швырева). Самые древние остатки триониксов Зайсанской впадины — "*Plastomenus*" cf. *mlynarskii* — найдены в отложениях чакпактаасской свиты на р. Калмакпай («Можжевельник»).

Из верхнего костеносного горизонта обайлинской свиты (средний эоцен) местонахождений Аксыир, «Треугольник» (Калмакпай), Обайла, Улькен-Уласты, «Черная Банка» и «Белая Банка» (Чайбулак) известны находки "*Plastomenus*" *mlynarskii* и "*Palaeotrionyx*" cf. *myuensis*. Из кровли обайлинской свиты на реке Аксыир («Черный трионикс») описан "*Plastomenus*" *gabunii*.

Отложения саргамысской свиты среднеэоценового возраста (второй костеносный горизонт) на р. Аксыир («Булат») включают остатки, относимые к роду «Plastomenus». Фрагментарные остатки, по-видимому, относящиеся, вероятно, к новому роду трионихид *Trionychidae* «А», собраны из конуркуринской свиты в предгорьях хребта Манрак на р. Булкаир («Юрта»).

Многочисленные остатки позднеэоценовых трионихид найдены в нижеаксыирской подсвите (слои с коп-ролитами) из следующих обнажений: Аксыир, «Бука» (Калмакпай), «Зеленая Муха» (Конур-Кура), Могила Султан, Чайбулак, «Череп» (Булкаир) и др. Остатки рода «Plastomenus» *gabulii* известны из среднеэоценовых отложений коплаковской свиты местонахождения Чинжалы в Южном Прибалхашье [15, 62]. К верхней пачке свиты принадлежат фрагменты панциря «Plastomenus» *minusculus* (новые данные). Находки трионихид с очень мелкой скульптурой панциря, вероятно «Plastomenus» *minusculus*, также отмечались в нижнем костеносном горизонте верхнеэоценовой пачки кварцевых песков [14].

Олигоцен. В базальных слоях вышеаксыирской подсвиты местонахождений «Пять камней», «Корсак Б» (Аксыир) и «Красный лишайник» (Коксалды) известны *Trionychidae* «А», «Plastomenus» *sp. nov.* Остатки трионихисов, относимые к *Trionychidae* «А» («Trionyx» *zaisanensis*) и «Plastomenus» *minusculus*, происходят из многих костеносных уровней местонахождений Зайсанской котловины, начиная с кровли среднеаксыирской подсвиты и кончая базальными слоями буранской свиты.

В расположенных стратиграфически выше отложениях буранской свиты захоронений Майлибай, «Подорожник» (Джаман-Гора) и «Талагай» (Тайжуген) найдены остатки *Trionychidae* «А» («Trionyx» *cf. turgaicus*). Черепаша *Trionychidae* «А» («Trionyx» *turgaicus*) известны из отложений сарынской и челкарнуринской свит (верхи нижнего — верхний олигоцен) местонахождений Тургайского прогиба: Мынескесуйек и Шинтузсай, Челкар-Тениз, Донгуз-Тай и Джанай-Чоку.

Из бетпакадалинской свиты Кызыл-Кака (правобережье р. Сарыбулак) верхний олигоцен) описаны остатки *Trionychidae* «А» («Trionyx» *nipae*) [54]. К этому роду, скорее всего, относятся и олигоценовые трионихиды из местонахождений Чу-Сарысуйской депрессии: Белеутты, Каракоин и Тосбулак, а также костеносных галечников р. Чу.

Миоцен. Трионихиды этого возраста известны из Зайсанской и Илийской впадин, Южного и Центрального Казахстана, Мангышлака, Северного Кавказа, Молдавии.

Остатки «Plastomenus» *minusculus* (новые данные) известны из пачки ржаво-бурых песков гор Актау, которая в настоящее время по остаткам *Paraceratherium prochorovi* сопоставляется с Сарыозекским и Акеспейским нижнемиоценовыми разрезами (решения совещания-экскурсии по мезо-кайнозойским отложениям Илийской впадины и смежных регионов, 1988).

Раннемиоценовые находки, вероятно, относящиеся к роду *Pelodiscus*, отмечаются в отложениях джамангоринской свиты Зайсанской впадины: р. Аксыир («Голубые пески»), Джаман-Гора («Вымпел»), Ашутас («Каймановая черепаха»), а также в местонахождениях Бокалы (нижний костеносный слой контакт между серовато-зелеными и белыми глинами), Кусто и, вероятно, из чульдаырской свиты Илийской впадины (Актау). Аналогичные находки известны из Шинкургая, Кызыл-Кесека и Кызыл-Гая (Зайсанская котловина).

Ранне-среднемиоценовые трионихиды найдены в Северо-Западном Приаралье в отложениях «аральской свиты» Кинтыкче и Каратамака (Жилансай) [4, 5].

Из среднемиоценовой сарыбулакской свиты Зайсанской котловины захоронений на р. Сарыбулак, Аксыир («Степная», «Монолит с черепахой»), Джаман-Гора («Заезд») описаны остатки *Pelodiscus jakhimovitchae*. Возраст этих отложений, по всей видимости, соответствует раннему сармату Европейской части СССР и нижней части свиты ошин Монголии [61].

Ранне-среднемиоценовые трионихиды найдены в Центральном Казах-

стане в джиланчикских слоях Кызылжара и в отложениях «аральской свиты» Кинтыкче [4, 5].

Средним миоценом датируются триониксы из Тургая: Кызылжар и Аксайадыр [1, 2], а также из Северо-Западного Приаралья: Кинтыкче [4, 5] и Кызылбулак (новые данные). Фрагменты панциря триониксов отмечаются [42] на Мангышлаке в местонахождении Хата-Баба.

В Южной Грузии трионикиды известны из двух местонахождений: Бена и Цира (базальные горизонты аквитана). На правом берегу р. Кубань в нижнем костеносном слое среднемиоценового возраста близ станции Беломечетская найдены остатки *Trionyx danovi* [63].

Триониксы происходят и из среднегосармата Молдавии: близ Кишинева, Малые Милешты и Лалфы. Ранее они были отнесены к виду *Trionyx huberigi* [57]. Позднее эта форма была выделена в особый вид *Trionyx moldaviensis* [48]. Из одновозрастных отложений Северного Кавказа (Майкоп) описан гигантский трионикс, относимый к *Trionyx khosatzkyi*, а из позднесарматских отложений трионикиды известны из местонахождений Закавказья — р. Иори [57] и Севастопольской фауны Крыма [32].

Мио-плиоцен. Наиболее поздние трионикиды, вероятно, происходят из тандырчинской свиты Кызылчи (граница Узбекистана и Туркмении) [3], которая датируется поздним миоценом или средним — поздним плиоценом [38]. Указания на находки триониксов в мергелистых глинах и песках павлодарской свиты («Гусиный перелет», Северное Прииртышье) [30] и в прибрежно-морских известняках окрестностей г. Одессы и в отложениях Кучургана [40] не подтвердились [39, 57, 48].

Таким образом, на территории СССР в отрезке времени нижний мел-миоцен известны следующие группы трионихид:

1. Группа акстемисов, включающая форму *Trionychidae* «А», представленную видами "*Palaeotrionyx*" *riabinini* Kuznetsov et Cskhikvadze 1987 (Северо-Восточное Приаралье; Шах-Шах, верхний турон-сантон), cf. *Eurycephalochelys* (Каракалпакия; Джаракудук, верхний турон),

«*Palaeotrionyx*» cf. *muuyensis* (Зайсанская котловина: обайлинская свита, средний эоцен), *Trionychidae* «А» (Зайсанская котловина; верхнеаксырская подсвита, нижний олигоцен), "*Trionyx*" *zaisanensis* Cskhikvadze, 1973 (Зайсанская котловина: верхи среднеаксырской подсвиты — базальные горизонты буранской свиты), «*Trionyx*» cf. *turgaicus* (Зайсанская котловина; Майлибай, буранская свита), "*Trionyx*" *turgaicus* Kuznetsov et Cskhikvadze, 1977 (Центральный Казахстан Челкар-Тениз, Донгуз-Тай, Джанай-Чоку, челкарнуринская свита, верхи нижнего — низы верхнего олигоцена), «*Trionyx*» sp. (Центральный Казахстан; Мынескесуйек, верхи нижнего — низы верхнего олигоцена), "*Trionyx*" *piniae* Cskhikvadze. 1971. (Центральный Казахстан; Кызыл-Как, бетпакдалинская свита, верхний олигоцен).

2. Группа «казахстанских пластомениусов» включает "*Plastomenus*" *riabinini* Kuznetsov et Cskhikvadze. 1987 (Северо-Восточное Приаралье; Шах-Шах, бостобинская свита, верхний турон-сантон), "*Plastomenus*" *mlynarskii* Cskhikvadze. 1973 (Зайсанская котловина; обайлинская свита, средний эоцен), "*Plastomenus*" cf. *mlynarskii* (Зайсанская котловина; «Можжевельник», чакпактасская свита, нижний эоцен), «*Plastomenus*» sp. (Зайсанская котловина; Булат), саргамысская свита, средний эоцен), «*Plastomenus*» sp. nov. (Зайсанская котловина: базальные горизонты нижнеаксырской подсвиты, нижний олигоцен), "*Plastomenus*" *gabunii* Cskhikvadze. 1984 (Зайсанская котловина: кровля обайлинской свиты, средний эоцен; Южное Прибалхашье: Чинжалы, колаковская свита, средний эоцен), "*Plastomenus*" *minusculus* Cskhikvadze, 1973 (Зайсанская котловина: верхи среднеаксырской подсвиты — базальные слои буранской свиты, олигоцен: Южное Прибалхашье, Актау, пачка ржаво-бурых песков, нижний миоцен). В настоящее время, благодаря исследованиям Ф. де Бруан



## Стратиграфическое и географическое распространение ископаемых триоптиков Советского Союза

Местонахождение	Возраст	Axestemvini					Plastomemini					Triopchini			Pelo-disc.	Triopchidae indet.		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			14	15
Кызылжук	НМ, ВА																	17
Ходжакуль	НМ, ВА																	17
Итенир	НМ, ВМ, А „С																	17
Челтик	ВМ, НСд																	17
Шейхджелин	ВМ, НСд																	17
Итенир	ВМ, НСд																	17
Ходжакуль	ВМ, НСд																	17
Карагурун	ВМ, НСд																	17
Джаррадук	ВМ, НТ																	17
Кызылжук	ВМ, Ж																	17
Шах-Шах	ВМ, НСг		2				8											17
Южный Буройак	ВМ, НСг		2				8											17
Байбеле	ВМ, НСг		2				8											17
Байвожа	ВМ, НСг																	17
Южная Кызыл-Кия	ВМ, НСг						76											17
Сары-Агач	ВМ, НСг						76											17
Кашгур	ВМ, НСг	92					76											17
Кансай	ВМ, НСг						78											17
Завратино	ВМ, НСг	92					78											17
Кызылсаль	ВМ, НСг	92					78											17
Улькен-Калкан	ВМ																	17
Байбуна	ВМ																	17
Алматы	ВМ, Сг																	17
Давлата	НЭол																	17
«Можжепельник»	НЭол																	17
Идро	ВН—НЭол							911										216
Улькен-Улести	ВН—НЭол	74						11										216
Майкочатай	ВН—НЭол	74						11										216
«Турголтаны»	ВН—НЭол	74						11										216
«Черная Банка»	ВН—НЭол	74						11										216
«Белая Банка»	ВН—НЭол	74						11										216
«Черный триоптик»	СЭол							9										17
Чыкалы	СЭол							9	10									17
«Булат»	СЭол							7										17
«Курт»	СЭол							7										17
Кипи-Керши	ВЭол																	17
«Черк»	ВЭол																	17
«Бука»	ВЭол																	17
Овраг Коржумбай	ВЭол							7										17
Чайбулак	ВЭол																	17
Аксир	ВЭол																	17
Монгол Султан	ВЭол							7										17
«Зеленая Муза»	ВЭол								10									17
«Красный лещиник»	НЭол																	17
«Пять камней»	НЭол																	17
«Корсак-Б»	НЭол																	17
Тайкузген	НЭол																	17
Тузбак	НЭол																	17

Местонахождение	Возраст	Axestemvini					Plastomemini					Triopchini			Pelo-disc.	Triopchidae indet.		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			14	15
Оса с обс. «А»	НЭол																	
Чайбулак	НЭол										7							10
Тузбак	НЭол										7							10
«Черное поле»	НЭол										7							10
Аксир	НЭол										7							10
Актобе	НЭол										7							10
Копур-Кура	НЭол										7							10
«Оса»	НЭол										7							10
Каспийский	НЭол										7							10
Карабулак	НЭол										7							10
«Якорь»	НЭол										7							10
«Панкратовый слой»	НЭол										7							10
Майский	ВН—НЭол										76							17
«Подорожник»	ВН—НЭол										76							17
«Талагай»	ВН—НЭол										76							17
Мысесусейк	ВН—НЭол										76							17
Шангусай	ВН—НЭол																	17
Челкар-Тентя	ВН—НЭол										6							17
Донгуз-Таш	ВН—НЭол										6							17
Джанап-Аюсу	ВН—НЭол										6							17
Мысесусейк	ВН—НЭол										76							17
Кызыл-Кая	ВЭол										5							17
Болетты	ВЭол—НМц																	17
Каракол	ВЭол—НМц																	17
Тосбулак	ВЭол—НМц																	17
Чу	ВЭол—НМц																	17
Актау	НМц																	17
«Голубые Пески»	НМц																	17
«Вилель»	НМц																	17
«Кабановиз Черепан»	НМц																	17
«Хи»	НМц																	17
Кызыл-Кесек	Мц																	17
Шанкуртай	Мц																	17
Кызыл-Тай	Мц																	17
Бокалы	Мц																	17
Жагызжонан	Мц																	17
Алудагы	Мц																	17
Бала-Богуш	Мц																	17
Кыгышче	НМц																	17
Кратычак	НМц																	17
Сарыбулак	Н—СМц																	17
«Степан»	Н—СМц																	17
«Мамлет с черепаной»	Н—СМц																	17
«Оса»	Н—СМц																	17
Кызылкар	Н—СМц																	17
Кызыл-Кия	Н—СМц																	17
Бемара	Н—СМц																	17
Пира	Н—СМц																	17
Аксайдыр	СМц																	17



Местонахождение	Возраст	Axestemvudini						«Plastomenusini»					Triony-chini			Pelodisc.	Triony-chidae indet.		
		1	2	3	4	5	16	17	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Кинтыкче	СМиц																		17
Карабулак	СМиц																		17
Беломечетская	СМиц																		
Кишинев	СМиц												13						17
Малые Милешты	СМиц													14					
Калфа	СМиц														15				17
Майкоп	СМиц																		
Иори	СМиц																		17
Севастополь	СМиц																		17
Хата-Баба	?Миц																		17
Кызыла	Миц—Плц																		17

Условные обозначения: 1. cf. *Eurycephalochelys* sp.; 2. „*Palaeotrionyx*“ *riabinini*; 3. „*Palaeotrionyx*“ sp. 4. „*Aspideretes*“ *muyuensis*; 5. „*Trionyx*“ *ninae*; 6. „*T.*“ *turgaicus*; 7. „*T.*“ *zaisanensis*; 8. „*Plastomenus*“ *riabinini*; 9. „*P.*“ *gabunii*; 10. „*P.*“ *minusculus*; 11. „*P.*“ *meynurskii*; 12. „*Plastomenus*“ sp.; 13. *Trionyx danovii*; 14. *T. moldaviensis*; 15. *T. khosatzkyi*; 16. *Pelodiscus jakhimovitchae*; 17. *Trionychidae* indet.

А—альб; ВМ—верхний мел; ВН—НВОлц—верхи нижнего—низы верхнего олигоцена; ВН—НСЭоц—верхи нижнего—низы среднего—эоцена; ВОлц—верхний олигоцен; ВЭоц—верхний эоцен; Миц—миоцен; НМ—нижний мел; НМиц—нижний миоцен; НОлц—нижний олигоцен; НСн—нижний сеноман; НСг—нижний сантон; НЭоц—нижний эоцен; Пал—палеоцен; Плц—плиоцен; СМиц—средний миоцен

[68], представляется очевидным, что «казахстанские пластоменусы» не принадлежат к североамериканскому роду *Plastomenus* [58]. В тоже время нами не исключается принадлежность западноевропейских триониксов типа *Trionyx henrici* Owen, 1849 и казахстанских типа „*Plastomenus*“ *mlynskii* Sckhikvadze, 1973 к одной группе [68].

3. Группа триониксов с видами *Trionyx moldaviensis* *khosatzki*. 1986 (молдавия: средний сармат). *Trionyx danovii* Sckhikvadze, 1989 (р. Кубань; Беломечетка, средний миоцен).

4. Группа пелодискусов, включающая *Pelodiscus* sp. (Зайсанская котловина: «Голубые пески», «Вымпел», «Каймановая черепаха» и др., джамангоринская свита, ранний миоцен), *Pelodiscus jakhimovitchae* Sckhikvadze, 1989 (Зайсанская котловина: Сарыбулак, «Степная», «Монолит с черепахой», «Заезд», сарыбулакская свита, средний миоцен). К этой же группе принадлежит и обитавший ныне

на Дальнем Востоке *Pelodiscus sinensis*.

Из приведенного обзора видно также, что не все регионы и стратиграфические уровни в равной мере охвачены палеонтологическими исследованиями. В настоящее время относительно хорошо изучены меловые триониксы Центральных Кызылкумов и палеогеновые Восточного Казахстана. Данные из последнего региона послужили основой выделения биостратиграфических зон [9].

В перспективе, на наш взгляд, следует более пристальное внимание уделить изучению меловых отложений Северо-Восточного Приаралья, палеогеновых и неогеновых толщ гор Актау, а также исследованию юрских местонахождений Юго-Восточного Казахстана. В то же время необходимо тщательно изучить многочисленные виды трионихид, известные из Монголии и Китая. Можно предположить, что в будущем на территории азиатской части СССР возможны наход-



ки позднемиоценовых триониксов типа *Amyda maortuensis* — *orlovi* — *menneri*.

Триониксы в верхнем мелу и палеогене были широко распространены и очень разнообразны. В геологическом прошлом юг нашей страны населяли субтропические и даже тропические фауны — например, позднеэоценовые (Северо-Восточное Приаралье) и среднеэоценовые (Зайсанская котловина). К концу неогена в связи с прогрессирующей аридизацией и континентализацией климата и пенеппенизацией рельефа в Молдавии, на Украине, в Закавказье и в Казахстане преобладающее распространение получили обширные степные и полупустынные пространства. К этому времени закончился «великий озерный» этап [18]. Последовавшее за аридизацией похолодание еще более

сократило немногочисленные ареалы триониксов в полосе Союза и практически ограничило территорию их распространения Дальним Востоком.

Изучение ископаемых триониксов нам представляется перспективным и важным. Эти исследования могут дать новую основу для выявления общих закономерностей морфогенетического развития скелета, эволюционных преобразований, связанных с фетализацией элементов панциря, а также для решения биостратиграфических, палеоклиматических и палеогеографических задач и фациального анализа. В то же время всестороннее изучение остатков триониксов позволит переосмыслить существующую на сегодняшний день интерпретацию семейства с позиций целостного понимания систем-объектов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бажанов В. С. Изв. КазССР, сер. зool., 105, 10, 39—46, 1951.
2. Бажанов В. С., Нурумов Т. Н. В сб.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, «Наука», Алма-Ата, 1, 1955, 14—28.
3. Бакрадзе М. А., Чхиквадзе В. М. В сб.: Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов, 34-А, 1988, 176—193.
4. Бендукидзе О. Г. В сб.: XXI-й научной сессии Института палеобиологии АН ГССР, посв. 60-й годовщине Великой Октябрьской социалистической революции Тбилиси, 1977, 8—12.
5. Бендукидзе О. Г., Чхиквадзе В. М. Бюлл. МОИП, 49, 4, 1974, 160.
6. Габуния Л. К. Лун Долло, М., 1974.
7. Габуния Л. К. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 322, 1983, 98—115.
8. Гликман А. Л. В кн.: Стратиграфия СССР. Меловая система, «Недра», М., 2, 1987, 255—262.
9. Кордикова Е. Г., Чхиквадзе В. М. В сб.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, «Наука», Алма-Ата, 11, 1990.
10. Кузнецов В. В. В сб.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, «Наука», Алма-Ата, 1, 1955, 70—86.
11. Кузнецов В. В. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 1964, 36—37.
12. Кузнецов В. В. Пал. ж., 4, 1976, 125—127.
13. Кузнецов В. В. Материалы по ископаемым черепахам Казахстана, Алма-Ата, КазНИИ НТИ, депон., 2518, 1, 1978.
14. Кузнецов В. В. Аннотированный каталог ископаемых черепах Азии, Алма-Ата, КазНИИ НТИ, депон., 3822, 1984.
15. Кузнецов В. В., Чхиквадзе В. М. Сообщение АН ГССР, 76, 1, 209—212, 1974.
16. Кузнецов В. В., Чхиквадзе В. М. В сб.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, «Наука», Алма-Ата, 7, 1977, 10—14.
17. Кузнецов В. В., Чхиквадзе В. М. В сб.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, «Наука», Алма-Ата, 9, 1987, 33—39.
18. Лавров В. В. В сб.: Великий озерный этап в неогеновой истории Зааралья и его палеоландшафты, Л., 1979, 5—33.
19. Несов Л. А. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 3, 1973, 130—131.
20. Несов Л. А. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 1977, 155—156.
21. Несов Л. А. В сб.: Герпетологический сборник, Л., 1977, 75—80.
22. Несов Л. А. В сб.: Гидрология и гидрохимия водоемов различных климатических зон, Владивосток, 1980, 137—153.
23. Несов Л. А. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 5, 1981, 91—92.

24. Несов Л. А. В сб.: Герпетологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке, 1981, 69—73.
25. Несов Л. А. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 6, 1985, 148—149.
26. Несов Л. А. В сб.: Становление и эволюция континентальных биот, Тр. XXXI сессии ВПО, 1988, 93—101.
27. Несов Л. А., Удовиченко Н. И. В сб.: Палеонтол. сборник, Львов, 2, 1984, 67—74.
28. Несов Л. А., Хозацкий Л. И. В сб.: Вопросы герпетологии, Л., 4, 1977, 157—159.
29. Несов Л. А., Хозацкий Л. И. В сб.: Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм, (Тр. XXI сессии ВПО), Магадан, 1981, 153—160.
30. Орлов Ю. А. Природа, 4, 64—67, 1993.
31. Рождественский А. К., Хозацкий Л. И. В сб.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР, Л., 1977, 82—92.
32. Рябинин А. Н. Тр. Геол. и Минер. музея им. Петра Великого, 9, 1, 1918.
33. Рябинин А. Н. Зап. Русского Минер. об-ва, 59, 1, 41—51, 1930.
34. Рябинин А. Н. Тр. ПИН АН СССР, 4, 1935, 69—78.
35. Рябинин А. Н. В сб.: Проблемы палеонтологии, 4, 1938, 125—135.
36. Рябинин А. Н. Тр. ЦНИГРИ, 118, 1939, 1—40.
37. Суханов В. Б. В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы, «Наука», М., 1964, 354—438.
38. Стратиграфический словарь СССР (палеоген, неоген, четвертичная, система) Л., 1982.
39. Тарашук В. И. В сб.: Тектоника і стратиграфія, Киев, 3, 1972, 46—62.
40. Хозацкий Л. И. ДАН СССР, 49, 6, 455—457, 1945.
41. Хозацкий Л. И. Бюлл. МОИП, отд. геол., 33, 3, 17—22, 1948.
42. Хозацкий Л. И. Изв. АН КазССР, сер. биол., 2(14), 1957, 15—30.
43. Хозацкий Л. И. ДАН ТаджССР, 22, 1957, 19—21.
44. Хозацкий Л. И. В сб.: Позвоночные животные Средней Азии, Ташкент, 1966, 150—157.
45. Хозацкий Л. И. В сб.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР, «Наука», Л., 1967, 215—218.
46. Хозацкий Л. И. В кн.: Стратиграфия СССР, палеогеновая система, М., 1975, 439—441.
47. Хозацкий Л. И. В сб.: Герпетология, Краснодар, изд. КГУ, 1976, 3—19.
48. Хозацкий Л. И. Ежег. ВПО, Л., 29, 1986, 158—170.
49. Хозацкий Л. И., Кузнецов В. В. В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, Алма-Ата, «Наука», 5, 1971, 34—51.
50. Хозацкий Л. И., Редкозубов О. И. Неогеновые черепахи Молдавии, Кишинев, «Штинница», 1989.
51. Хозацкий Л. И., Тофан В. И. В сб.: Прошлое и современное состояние герпетофауны Молдавии, Учен. зап., Кишинев, 20, 1970, 157—181.
52. Чхиквадзе В. М. Бюлл. МОИП, сер. геол., 6, 1969, 145—146.
53. Чхиквадзе В. М. Сообщения АН ГССР, 60, 3, 1970, 749—752.
54. Чхиквадзе В. М. Сообщения АН ГССР, 62, 2, 1971, 489—492.
55. Чхиквадзе В. М. Третичные черепахи Зайсанской котловины, Тбилиси, «Мецниереба», 1973.
56. Чхиквадзе В. М. Сообщения АН ГССР, 78, 1975, 745—748.
57. Чхиквадзе В. М. Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья, «Мецниереба», Тбилиси, 1983.
58. Чхиквадзе В. М. В кн.: Фауна и флора Зайсанской впадины, Тбилиси, «Мецниереба», 1984, 62—66.
59. Чхиквадзе В. М. Сообщения АН ГССР, 128, 3, 1987, 609—611.
60. Чхиквадзе В. М. В сб.: Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий, Ставрополь, 1988, 128—139.
61. Чхиквадзе В. М. Неогеновые черепахи СССР, «Мецниереба», Тбилиси, 1989.
62. Чхиквадзе В. М. Палеогеновые черепахи СССР, «Мецниереба», Тбилиси, 1990, 1—110.
63. Чхиквадзе В. М., Лунгу А. Н. В сб.: Палеобиогеографические исследования мезозоя и кайнозоя Днепровско-Прутского междуречья, «Штинница», Кишинев, 1984, 72—86.
64. Чхиквадзе В. М., Шувалов В. Ф. Сообщения АН ГССР, 100, 2, 501—503, 1980.
65. Чхиквадзе В. М., Шувалов В. Ф. Сообщения АН ГССР, 24, 2, 433—436, 1986.
66. Чхиквадзе В. М., Шувалов В. Ф. Изв. АН ГССР, сер. биол., 14, 3, 198—204, 1988.



67. C k h i k v a d z e V. M. *Studia Palaeochelologica*, 2, 55—86, 1987.

68. D e B r o i n F. *Mus. Nat. Hist. Nat.*, mem., ser. C, 38, 1977.

69. G a f f n e y E. S. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 164, 2, 65—376, 1979.

70. G a f f n e y E. S., M e y l a n P. A. In: *The phylogeny and classification of the tetrapods. Amphibians, reptiles, birds* (Ed. M. J. Benton), 35A, 157—219, 1988.

71. H a y O. P. *The fossil turtles of North America*, Publ. Carnegie Inst., Washington, 75, 1908.

72. H u m m e l K. *Geol. u Palaontol. Abhandl.*, N. F. 16, 5, 359—487, 1929.

73. H u m m e l K. *Trionychia fossilia. Fossilium Catalogus*, 52, 1932.

74. K u h n O. *Fossilium Catalogus, Testudines*, 107, 1—299, 164.

75. L e i Y e z h e n, Y e x i a n g k u i. *Vertebrata Palasiatica*, 23, 1, 19—26, 1985

76. M e y l a n P. A. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 186, 1, 1—96, 1987.

77. M e y l a n P. A. *Herpetologica*, 44(4), 440—450, 1988.

78. M l y n a r s k i M. *Handbuch der Palaeherpetologie*, Ed. G. Fischer Verlag, Stuttgart—New York, 1976.

79. N e s s o v L. A. *Studia Palaeocheloniologica*, 1, 215—223, 1984.

80. N e s s o v L. A. *Studia Palaeocheloniologica*, 2, 7—22, 1986.

81. N e s s o v L. A. *Studia Palaeocheloniologica*, 2, 87—102, 1987.

82. Y e h H s i a n g — k' u e i. *Palaeontol. Sinica*, new., ser., C. 18, 1—112, 1963.

83. Y e h H s i a n g — k' u e i. *Vertebrata Palasiatica* 9, 1, 47—69, 1965.

84. Y o u n g C. C., C h o w M. M. *Acta Scientia Sinica*, 2, 216—229, 1953.

ნამარხი სამჩლიქიანი კუს ბანხილვა

ე. კორდიკოვა

საქართველოს ლ. დავითაშვილის სახელობის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

მოცემულია ნამარხი სამჩლიქიანი კუს მიმოხილვა, ცნობილი საბჭოთა კავშირის 108 ადგილსამყოფელიდან.

განხილულია შესწავლის ისტორია, ჭგუფის განვითარების გზები, აგრეთვე

ტრიონიქსების მნიშვნელობა პალეონტოლოგიასა და სტრატეგრაფიაში. განსაზღვრულია მათი მომავალი შესწავლის პერსპექტივა.

REVIEW OF FOSSIL TRIONYCHIDS IN THE SOVIET UNION

E. KORDIKOVA

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

Summary

A review of fossil trionychids from more than 108 localities of the Soviet Union is given. The history of study of this group as well as stratigraphic

and geographic distribution are considered. The significance of trionychids in paleontology and stratigraphy is discussed as potentials for future trionychid study.



გამოჩენილ ფიზიოლოგს, მეცნიერების დამსახურებულ მოღვაწეს, თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის პროფესორს, აკადემიკოს ი. ბერიტაშვილის უახლოეს მოწაფეს ალექსანდრე ნიკოლოზის ძე ბრეგაძეს დაბადების 90 წელი შეუსრულდა. იგი წარმომადგენელი იყო იმ ბედნიერი თაობისა, რომელმაც ი. ბერიტაშვილის ხელმძღვანელობით საფუძველი ჩაუყარა საქვეყნოდ ცნობილ ფიზიოლოგთა ქართულ სკოლას.

ალ. ბრეგაძემ 1920 წ. ქუთაისის ვაჟთა სათავადაზნაურო გიმნაზიის ოქტაროს მედლით დამთავრების შემდეგ სწავლა განაგრძო თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტში, რომელიც წარჩინებით დაამთავრა 1926 წ., ხოლო 1927 წ. ი. ბერიტაშვილის წარდგინებით ჩაირიცხა ასპირანტურაში. იმ დღიდან მოყოლებული სიცოცხლის ბოლომდე მას არ შეუწყვეტია ნაყოფიერი და მრავალმხრივი მუშაობა ფიზიოლოგიასა და ნეიროფსიქოლოგიაში. ი. ბერიტაშვილთან ერთად მან ჩაუყარა საფუძველი საქართველოში ფიზიოლოგიის მნიშვნელოვან დარგს — ადამიანისა და ცხოველის უმაღლეს ნერვულ მოქმედებას.

პროფ. ალ. ბრეგაძის პირველი გამოკვლევა, შესრულებული ი. ბერიტაშვილთან ერთად, მიეძღვნა რთულ, მანამდე უცნობ, თავის ტვინის მოქმედების კანონზომიერებათა შესწავლას. ამ შრომაში, რომელმაც საერთაშორისო აღიარება ჰპოვა, პირველად ექსპერიმენტულად დასაბუთებულ იქნა დიდი ტვინის ქერქის სინთეზური (გამაერთიანებელი) მოქმედების ფუნქცია. კვლევის ამ შედეგს დიდი მნიშვნელობა აქვს ადამიანისა და ცხოველის რთული ქცევითი აქტების, მესხიერების ნერვული მექანიზმების შესწავლის თვალსაზრისით.

პროფ. ალ. ბრეგაძე იყო პირველი ქართველი ზოოფსიქოლოგი. საბჭოთა კავშირში მან პირველმა შეისწავლა მორიგეობითი თვლის უნარი ცხოველებში, უარყო აღნიშნული საკითხის ირგვლივ გაბატონებული გერმანულ და ამერიკელ ზოოფსიქოლოგების მცდარი შეხედულება და გონებამახვილური ექსპე-



რიმენტებით დაადგინა, რომ ცხოველები, კერძოდ, ძაღლები, გარკვეულ პირობებში მორიგეობით თვლას ანხორციელებენ არა მორიგეობითი მიმართულების გაგებით, შემეცნებით ან საერთო ფსიქონერვული მექანიზმებით, არამედ მორიგეობითი რეაქციების გაავტომატებით, ე. ი. წმინდა პირობითი რეფლექსებით.

ალ. ბრეგაძემ ი. ბერიტაშვილის მეთოდის გამოყენებით შეისწავლა უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველთა თავდაცვითი და კვებითი ინდივიდუალური რეფლექსების ფილო-და ონტოგენეზური განვითარების თავისებურებანი: აღმოაჩინა ამ ქცევითი აქტების მთელი რიგი კანონზომიერებანი.

მეცნიერული მოღვაწეობის პოპულარიზაციის მიზნით ი. ბერიტაშვილის თაოსნობით შეიქმნა უაღრესად საინტერესო ფილმები. ერთ-ერთი ფილმი მთლიანად მიეძღვნა ალ. ბრეგაძის მიერ წარმოებულ ცხოველთა ქცევის შედარებით შესწავლას. ფილმი წარმატებით იყო დემონსტრირებული ფიზიოლოგთა საერთაშორისო სიმპოზიუმებსა და კონგრესებზე, რამაც მნაშვნელოვანი როლი ითამაშა მსოფლიოში ქართული ფიზიოლოგიური სკოლის მიღწევების პროპაგანდაში.

ალ. ბრეგაძემ ომის წლებში სამხედრო მიზნებისათვის შეისწავლა თავდაცვითი მნიშვნელობის საკითხი — აფეთქების კვეთებითი ტალღების გავლენა ფსიქონერვულ ქცევაზე.

50—60-იან წლებში მან ექსპერიმენტულად დაასაბუთა ორი ინდიფერენტული გამღიზიანებლის გარკვეული თანმიმდევრობითი მოქმედების შედეგად თავის ტვინში ასოციაციური ტიბის დროებითი ნერვული კავშირების გამოქმნა და შესაძლებლობა უმაღლესი ძუძუმწოვრებში.

პროფ. ალ. ბრეგაძემ ბევრ უცხოელ მეცნიერზე ადრე გამოიკვლია თავის ტვინის ქერქის შუბლისა და საფეთქლის წილების მნიშვნელობა უმაღლეს ნერვულ მოქმედებაში. მან დაადგინა, რომ ცხოველებში შუბლის წილების ტრავმული დაზიანება იწვევს ფსიქონერვული ქცევითი აქტების სერიალურ დარღვევას, მაშინ როდესაც პირობითი რეფლექსებზე თითქმის არავითარ გავლენას არ ახდენს. ფსიქონერვულ მოქმედებაში შუბლის წილების წამყვანი როლის გამოვლენით ალ. ბრეგაძემ დაასაბუთა ი. ბერიტაშვილის მიერ გამოთქმული გაბედული თეორიული მოსაზრება იმის შესახებ, რომ, გარდა პირობითი რეფლექსებისა, უნდა არსებობდეს გაცილებით უფრო რთული და მალალი ფორმა ქცევისა, რომელიც წარიმართება ცენტრალურა ნერვული სისტემის ფსიქონერვული პროცესებით.

პროფ. ალ. ბრეგაძემ პირველმა დაადგინა, რომ პირობითი და უპირობო გამღიზიანებლის სისტემატური შეუღლების შედეგად შეიძლება მივიღოთ არა თავდაცვითი პირობითი რეფლექსის განმტკიცება, არამედ მისი ჩაქრობა, რომელსაც ამჟამად უწოდებენ „პირობითი რეფლექსის ჩაქრობას შეუღლებით“ და თამამად შეიძლება მას დაერქვას „ბრეგაძის ფენომენი“.

პროფ. ალ. ბრეგაძის მიერ მიღებული თეორიული და პრაქტიკული მნიშვნელობის შედეგებმა ასახვა ჰპოვეს მრავალრიცხოვან ქართულ, რუსულ და უცხოურ ენებზე გამოქვეყნებულ მეცნიერულ შრომებში, რომლებიც ფართოდ არის ცნობილი სპეციალისტებისათვის ჩვენს ქვეყანაში და მის ფარგლებს გარეთ.

პროფ. ალ. ბრეგაძე იყო ბრწყინვალე პედაგოგი და აღმზრდელი. მან დიდი ენერჯია მოახმარა უმაღლესი განათლების მქონე სპეციალისტთა ეროვნული კადრების მომზადებას. განსაკუთრებით პასუხისმგებლობით პროფ. ალ. ბრეგაძე ეკიდებოდა სტუდენტთა ახალგაზრდობის აღზრდის საქმეს. იგი გამოირჩეოდა სტუდენტების მიმართ დიდი პატივისცემით, მაგრამ ამავე დროს იყო უაღრესად მომთხოვნი მათი ცოდნისა და ქცევის მიმართ. იგი 1930 წლიდან



კითხულობდა ლექციებს უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიაში უნივერსიტეტში ბიოლოგიის, ფილოსოფია-ფსიქოლოგიის ფაკულტეტებში, თბილისისა და ქუთაისის პედაგოგიკურ ინსტიტუტებში, აგრეთვე ფიზკულტურისა და ზოოვეტერინარულ ინსტიტუტებში. იგი პედაგოგიური მოღვაწეობის პარალელურად სხვადასხვა დროს, წლების განმავლობაში განაგებდა ბავშვთა და მოზარდთა ჯანდაცვის ინსტიტუტის უმაღლესი ნერვული მოქმედების განყოფილებას, დედათა და ბავშვთა დაცვის ინსტიტუტში უმაღლესი ნერვული მოქმედების სექტორს, საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტში ცხოველთა ქცევის განყოფილებას, მ. წინამძღვრიშვილის სახ. კლინიკური და ექსპერიმენტული კარდიოლოგიის ინსტიტუტში უმაღლესი ნერვული მოქმედების ლაბორატორიას. 1960 წლიდან კი სიცოცხლის ბოლომდე (10.05.1978) იყო თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრის გამგე. ათეული წლების მანძილზე მან მოამზადა არა ერთი მაღალკვალიფიციური მეცნიერი.

პროფ. ალ. ბრეგაძეს მინიჭებული ჰქონდა საქართველოს მეცნიერების გარდა ფართოდ ეწეოდა საზოგადოებრივ მოღვაწეობასაც. წლების განმავლობაში იყო თბილისის უნივერსიტეტის ბიოლოგიის ფაკულტეტის დეკანი, ხელმძღვანელობდა საქართველოს უმაღლესი და საშუალო სპეციალური განათლების სამინისტროს სამეცნიერო ტექნიკური და სასწავლო მეთოდური საბჭოს ზოოლოგიის სექციას, თავმჯდომარეობდა სახელმწიფო გამოცდებს უნივერსიტეტის და პედაგოგიკის ბიოლოგიის ფაკულტეტებზე, ხელმძღვანელობდა ბიოლოგიის, გეოგრაფიისა და გეოლოგიის ფაკულტეტების გაერთიანებულ სპეციალიზებულ სამეცნიერო საბჭოს. 1971 წელს საფუძველი ჩაუყარა და ხელმძღვანელობდა (ამჟამად უკვე ტრადიციულ) საქართველოს უმაღლესი სასწავლებლების ფიზიოლოგია რესპუბლიკურ კონფერენციებს.

პროფ. ალ. ბრეგაძეს მინიჭებული ჰქონდა საქართველოს მეცნიერების დამსახურებული მოღვაწის წოდება. იგი იყო ი. ბერიტაშვილის სახ. პრემიის პირველი ლაურეატი (1937), დაჯილდოვებული იყო ივანე ჯავახიშვილის დიდი და მცირე მედლებით.

ალ. ბრეგაძე იყო თავისი ერის გულწრფელი პატრიოტი და მეტად პრინციპული ადამიანი და მეცნიერი. 1950 წელს საკავშირო მეცნიერებათა აკადემიისა და მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის გაერთიანებულ სესიაზე ყოველად უსამართლოდ გააკრიტიკეს ი. ბერიტაშვილი იმის გამო, რომ იგი დოგმატურად არ მისდევდა ი. პავლოვის მოძღვრებას უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ და დიდი წარმატებით ავითარებდა საკუთარ, ორიგინალურ მიმართულებას ნეიროფსიქოლოგიაში. ე. წ. „პავლოვიური კომიტეტი“ თავისი დადგენილებით ცდილობდა გაენადგურებინა ი. ბერიტაშვილის მეცნიერული ნამოღვაწარი და მსოფლიოში ცნობილი ქართული ფიზიოლოგიური სკოლა. ამ მიმე განსაცდელის ჟამს პროფ. ალ. ბრეგაძე, მიუხედავად მოსალოდნელი რეპრესიებისა, მტკიცედ დადგა თავისი მასწავლებლის ი. ბერიტაშვილის გვერდით და მთელი შემართებით იცავდა მას შინაური თუ გარეშე მტრების თავდასხმებისაგან.

მოკლე წერილში ძნელია სრულყოფილად წარმოდგენილ იქნას ალ. ბრეგაძის ღვაწლი მეცნიერების განვითარებასა და ეროვნული კადრების აღზრდაში. ბატონმა ალექსანდრე ბრეგაძემ საშვილიშვილო კეთილი კვალი დატოვა ქართული ბიოლოგიური მეცნიერების ისტორიაში.

ბიოლოგიურ მეცნიერებათა დოქტორი ი. აივაზაშვილი



**აპრობათა საფურცლები**

1. ფურცელში იბეჭდება დასრულებული ექსპერიმენტული და თეორიული ხასიათის ორი-გინჯული ნაშრომები ბიოლოგიის დამტკიცებელი დარგების მიხედვით; მიმოხილვითი სტატიები, მომხდლებელი ადამიანის შეყვითი; მოკლე წერილები და რეცენზიები. ფურცელში ქვეყნდება ჩატარებული სამეცნიერო-საორგანიზაციო ღონისძიებების ქრონიკა.

2. ექსპერიმენტული ნაშრომების მოცულობა ცხრილებით, ნახატებით, ნახატების ქვეყნარებით, ლიტერატურის სიითა და რეზიუმეებით რუსულ და ინგლისურ ენებზე არ უნდა აღემატებოდეს ორი ინტერვალის დაბეჭდვით (მარცხენა ველიდან 3 სმ დასაწყისით) 12 გვერდს. ნახატების რაოდენობა არ უნდა აღემატებოდეს 5-ს. მიმოხილვითი სტატიის მოცულობა დასაშვებია 24 გვერდამდე, მოკლე წერილისა — 4 გვ. მოკლე წერილ შეიძლება დაერთოს 1-2 ნახატს.

რეზიუმე რუსულ და ინგლისურ ენებზე (არ უნდა აღემატებოდეს ერთ გვერდს), ლიტერატურის სია, ცხრილები და ნახატების ქვეყნარები წარმოდგენილი უნდა იყოს ცალკეულ ფურცლებზე.

3. დიასან (ორ ეგზემპლარად) თან უნდა ერთვოდეს დაწესებულების მიმართუა და საექსპერტო კომისიის დასკვნა. პირველ გვერდზე მარცხნივ უნდა ეწეროს უკანა ინდექსი, მარჯვნივ — ბიოლოგიის დარგი, შემდეგ სტატიის დასახელება, ავტორების ინიციალები და გვარები, იმ დაწესებულების დასახელება, სადაც შესრულდა ნაშრომი, და მოკლე ანოტაცია (0,5 გვერდი). სტატიის ხელს აწერს ყველა ავტორი. სტატიის ბოლოს სრულად უნდა იყოს აღნიშნული ავტორთა სახელი, მამის სახელი და გვარი, მისისა და სამსახურის მისამართი და ტელეფონის ნომერი.

4. სტატია უნდა შეიცავდეს შესავალს, შეთხილვის, კვლევის შედეგებს და შედეგების განხილვას.

5. ლიტერატურები — მკაფიო ფორტობები, ნახატე გრაფიკები, შესრულებული თეორიკული და ექსპერიმენტული დასკვნები, წარმოდგენილი უნდა იქნეს ორ ეგზემპლარად. ლიტერატურები წარწერები შესრულებული უნდა იყოს ტექსტით. ლიტერატურის უკანა მხარეს უნდა იყოს აღნიშნული უნდა იყოს მისი ნომერი, ავტორის გვარი და სტატიის შემოკლებული დასახელება (ავტორების სახელების შემთხვევაში აღინიშნოს ზემო და ქვემო მხარეები).

6. ციტირებული ავტორების გვარები ტექსტში მოყვანილი უნდა იყოს სტატიის შესავალში ან ცენტრალურად, ლიტერატურის სიაში კი — რიგობაღებურ ტრანსკრიპციით. ლიტერატურის სია დედა ანაწილს მიხედვით შემდეგი თანამშობებობით: ქართული, რუსული, ლათინური.

რიგითი ნომრის (ტექსტში იგი ელდარტულ ფრჩხილებშია) შემდეგ მოყვანილი უნდა იქნეს ავტორის გვარითა და ინიციალები, გამოცემის დასახელება; პერიოდული გამოცემებისათვის — ტომი, ნომერი, გვერდები, წელი, არასპერიოდულიათვის — გამოცემლობის დასახელება, გამოცემის მდელი, წელი და გვერდები.

7. ხელნაწერები, რომელშიც არ არის დატული აღნიშნული წესები და რომლებიც არ შეესაბამება ფურცლის პროფილს, უბრუნდება ავტორს ყველა სტატია იგზავნება სარეცენზიოდ.

8. სტატიების კორექტურის გასწორებისას დამატებითი კვლევების შეტანა ტექსტში დაუშვებელია.

9. რედაქცია იტოვებს უფლებას შეამციროს და შეასწოროს სტატიის ტექსტი.

10. ავტორს უფასოდ ეძლევა თორმეტი ანაბეჭდი.

**К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ**

1. В журнале печатаются законченные, оригинальные работы экспериментального и теоретического характера по утвержденной редколлегией разделам биологии, обзорные статьи, написанные по заказу редколлегии, а также краткие сообщения и рецензии. Периодически в журнале помещается шраткая хроника о проведенных научно-организационных мероприятиях.

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

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

3. Рукопись (в двух экземплярах) должна иметь направление учреждения и заключение экспертной комиссии. На первой странице слева приводятся индексы статьи (УДК), справа — раздел биологии, затем название статьи, инициалы и фамилия авторов, название учреждения, где выполнена работа, и краткая аннотация (не более 0,5 стр.).

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

4. Статья должна содержать введение, методику, результаты исследований и обсуждение результатов.

5. Иллюстрации — четкие фотографии на глянцевой бумаге и рисованные графики на кальке или белой чертёжной бумаге — следует представлять в двух экземплярах. Надписи на иллюстрациях должны быть выполнены тушью. На обороте иллюстраций следует обозначить карандашом ее номер, фамилию автора и сокращенное название статьи, а в случае необходимости отметить верхний и нижний край.

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

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

8. Корректуры статей даются авторам для проверки, правки и визирования. Дополнительные изменения в тексте не допускаются.

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

10. Авторы получают бесплатно 12 отдельных оттисков.

Цена 2 руб.

Индекс 76204

628/81

ფასი 2 მან.

