

BIOLOGICAL SERIES

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მაცნე

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

PROCEEDINGS OF THE ACADEMY OF SCIENCES

OF THE GEORGIAN SSR

ბიოლოგიის

სერია

СЕРИЯ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1976 №3

თბილისი
ТБИЛИСИ
TBILISI

3-ე ტომი
TOM
VOL.

2

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

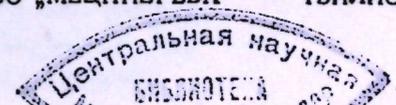
ბიოლოგიის სერია
СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

ტომი 2, № 3
Том

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

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

გამომცემლობა „მეცნიერება“ • თბილისი • 1976
ИЗДАТЕЛЬСТВО „МЕЦНИЕРЕБА“ • ТБИЛИСИ



СОДЕРЖАНИЕ შიგნითი CONTENTS

Г. Д. Туманишвили. Две концепции в теории дифференцировки клеток	189
გ. თუმანიშვილი. უჯრედთა დიფერენცირების თეორიის ორი კონცეფცია	
G. D. Tumanishvili. Two conceptions in the theory of cell differentiation	
М. К. Бабунашвили, Б. С. Зильберфарб. Системный анализ биологических предпосылок для построения модели клетки	198
მ. ბაბუნაშვილი, ბ. ზილბერფარბი. ბიოლოგიური წინამძღვრების სისტემური ანალიზი უჯრედის მოდელის შექმნის მიზნით	
M. K. Babunashvili, B. S. Zilberfarb. Biological premises system analysis for the construction of a cell model	
М. Н. Яшвили. К изучению мужского гаметофита у кукурузы с ЦМС	204
მ. იაშვილი. სიმინდის არაქრომოსომული მამრობითი სტერილობის მქონე ფორმების მტერის მარცვლის ფორმირების შესწავლისათვის	
M. N. Iashvili. Study of male gametophyte in maize with CMS	
Х. Н. Джanelidze. Становление ультраструктуры фоторецепторов в процессе дифференциации сетчатки зародышей кур	211
ხ. ჯანელიძე. ფოტორეცეპტორების ულტრასტრუქტურის ჩამოყალიბება ქათმის ჩანასახების ბადურის დიფერენცირების პროცესში	
Kh. N. Janelidze. The ultrastructural formation of photoreceptors of chick embryo during the differentiation of retina	
И. К. Сванидзе. Структурные и функциональные особенности межклеточных связей в культуре нервной ткани	220
ი. სვანიძე. უჯრედშორისი კონტაქტების სტრუქტურული და ფუნქციური თავისებურებანი ნერვული ქსოვილის კულტურაში	
I. K. Svanidze. Structural and functional peculiarities of intercellular connections in nerve tissue culture	
В. К. Этерия. Влияние разнонаправленных однократных и многократных продольных перегрузок на гистоструктуру легких	230
ვ. ეთერია. სხვადასხვა მიმართულების, ერთჯერადი და მრავალჯერადი გრძივი მიმართულების გადატვირთვების გავლენა ფილტვის ჰისტოსტრუქტურაზე	
V. K. Eteria. The influence of multidirectional, momentaneous and [repeated overloads on the histostucture of lungs	
Л. К. Габуния. К вопросу о причинах вымирания некоторых групп древних лошадеобразных	236
ლ. გაბუნია. ძველ ცხენისებრთა ამოწყდომის მიზეზების შესახებ	
L. K. Gabunia. The reasons of depopulation of Palaeotheriidae	
И. К. Кorkia. Некоторые вопросы изучения трансплантационного иммунитета у скальных ящериц <i>Lacerta saxicola Eversmann</i>	243
ი. კორკია. ტრანსპლანტაციური იმუნიტეტის შესწავლის ზოგიერთი საკითხი კლდის ხელიკებში <i>Lacerta saxicola Eversmann</i>	
I. K. Korkia. Study of transplantation immunity in the Caucasian rock lizards <i>Lacerta saxicola Eversmann</i>	
С. Баттачария. Исследование хромосом некоторых представителей трибы <i>Stachydeae</i> семейства <i>Labiatae</i>	249
ს. ბატაჩარია. ტრიბი <i>Stachydeae</i> ოჯახი <i>Labiatae</i> -ს ინდოეთის ზოგიერთი წარმომადგენლის ქრომოსომების შესწავლა	
Sima Bhattacharya (Nee Pal). Chromosome study of some Indian members of the tribe <i>Stachydeae</i> of <i>Labiatae</i>	
Т. Г. Беридзе. Сателлитные ДНК высших растений	259
თ. ბერიძე. უმაღლეს მცენარეთა სატელიტური დნმ	
T. G. Beridze. Satellite DNAs of higher plants	

სარედაქციო კოლეგია:

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

ლ. გაბუნია, ს. დურმიშიძე, მ. ზალიშვილი, გ. თუმანიშვილი, ი. თუმანიშვილი,
გ. კანდელაკი, ნ. კეცხოველი, კ. ნადარეიშვილი, პ. ქომეთიანი, ბ. ყურაშვილი,
ნ. ძიძიშვილი, თ. კანიშვილი, შ. კანიშვილი, ნ. ჯავახიშვილი
პასუხისმგებელი მდივანი ლ. სარქისიანი.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

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

Л. К. Габуния, Н. А. Джавахишвили, Н. Н. Дзидзишвили, С. В. Дурмишидзе,
М. М. Заалишвили, Г. В. Канделаки, Н. Н. Кецохели, П. А. Кометиани,
Б. Е. Курашвили, К. Ш. Надарейшвили, И. И. Тумаджанов, Г. Д. Туманишвили,
Т. Г. Чанишвили, Ш. Ф. Чанишвили
Ответственный секретарь Л. Н. Саркисян

EDITORIAL BOARD:

Editor-in-Chief V. M. Okujava
Associate Editor T. N. Oniani
Editorial Secretary G. L. Bekaya
Sh. F. Chanishvili, T. G. Chanishvili, N. A. Djavakhishvili, S. V. Durmishidze,
N. N. Dzidzishvili, L. K. Gabunia, G. V. Kandelaki, N. N. Ketskhoveli,
P. A. Kometiani, B. E. Kurashvili, K. Sh. Nadareishvili, I. I. Tumajanov,
G. D. Tumanishvili, M. M. Zaalishvili
Executive Secretary L. N. Sarkisian

М. Г. Челидзе. Синтез поли (А) ДНК-зависимой РНК-полимеразой С печени крыс 272

მ. ქელიძე. პოლი A-ს სინთეზი ვირთავის ლეიქის ღვამ-ზე დამოკიდებული რნმ პოლიმერაზა C მიერ

M. G. Chelidze. Poly (A) synthesis by DNA-dependent RNA polymerase C from rat liver

Рецензии
რეცენზიები
Reviews

К. Г. Канчавели. Рецензия на книгу З. И. Асаул «Определитель эвгленовых водорослей Украинской ССР», 1975 277

კ. ყანჩაველი. რეცენზია ზ. ასაულის წიგნზე „უკრაინის სსრ ევგლენოვან წყალ-მცენარეთა სარკვევი“, 1975

K. G. Kanchaveli. Review of Z. Asaul's book "The Handbook of Euglena Alga of the Ukrainian SSR", 1975

Хроника
ქრონიკა
Chronicle

Т. А. Гибрადзе. I Закавказская конференция морфологов 279

თ. ღიბრადე. ამიერკავკასიის მორფოლოგთა I კონფერენცია

УДК 576:353:576.356.6

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

ДВЕ КОНЦЕПЦИИ В ТЕОРИИ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ КЛЕТОК

Г. Д. Туманишвили

Институт экспериментальной морфологии им. А. Н. Натияшвили АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 24.2.1975

Предлагается гипотеза, согласно которой для клеточной дифференцировки не требуется специфических стимулов, постоянно действующих на клетку вплоть до достижения ею терминального состояния. Поскольку, по гипотезе, клетка стремится к состоянию, наиболее выгодному с информационной точки зрения, а именно к состоянию максимальной дифференцировки, для запуска последней достаточно кратковременного неспецифического сигнала. Клетки отличаются друг от друга лишь по степени дифференцировки, происходящей только в одном направлении, останавливаясь на ее разных уровнях (унидиферонная гипотеза). В процессе дифференцировки клетка претерпевает функциональное упрощение.

В биологии развития и цитологии нет пока стройной теории дифференцировки клеток, обобщающей накопленные факты. Небольшое число гипотез и соображения по поводу молекулярного механизма [10, 18; 5, 22, 12, 3] вряд ли могут быть истинно плодотворными пока не будет создана гипотеза, моделирующая поведение клетки (как отдельной системы) в ходе дифференцировки. Попытки, предпринятые в этом направлении [6, 19], требуют дальнейшей разработки.

Выдвигая гипотезу клеточной дифференцировки, следует строго очерчивать круг вопросов, подлежащих рассмотрению. Целесообразно рассмотреть общий характер процесса дифференцировки клеток; общие свойства стимулов, определяющих степень и направление дифференцировки.

Считаю необходимым сделать следующие предварительные оговорки:

1. В определении понятия «дифференцировка клеток» я буду придерживаться исключительно формулировки Гробстейна [14]. Приведенный автор справедливо различает две формы дифференцировки: а) дифференцировка организма, имеющая место при развитии зародыша во взрослый организм и представляющая собой возникновение в организме неоднородности; б) дифференцировка клеток или, как ее называет Гробстейн, цитодифференцировка, представляющая собой цепь событий и изменений, происходящих в клетке в процессе возникновения неоднородности в материнском организме. Неоднородность материнского организма бесспорно обусловлена появлением относительно больших групп клеток разного типа. Таким образом, основой дифференцировки организма является дифференцировка клеток, или цитодифференцировка, которая и будет рассмотрена в настоящей работе.

2. Излагаемая в данной статье гипотеза основывается на одной из наиболее важных особенностей дифференцировки клеток. Этой особен-

ностью является существование резких фенотипических различий между клетками разного типа, не отличающимися друг от друга генотипически.

3. Поскольку отмеченные здесь характерные черты могут быть отнесены лишь к многоклеточным организмам, в дальнейшем я буду исходить из положения, согласно которому понятие дифференцировки клеток (цитодифференцировка) имеет смысл лишь для многоклеточных организмов, представляя собой неотъемлемое свойство последних. Что касается аналогичных изменений, происходящих в одноклеточных эукариотах, то они суть развитие целого организма и не составляют изменений состояния компонента системы. Следовательно, упомянутые явления представляют собой разные процессы, хотя, по всей вероятности, они едины в историческом смысле.

4. Дифференцировка клеток — процесс относительно необратимый. В настоящее время имеются все основания считать, что необратимость дифференцировки не абсолютна. Одним из наиболее ярких примеров обратимости дифференцировки являются взаимные переходы пигментного эпителия глаза и клеток сетчатки. В подтверждение обратимости дифференцировки можно привести нашумевшие статьи Стюарда и его сотрудников, выращивавших из одиночных клеток моркови и табака целые растения в культуре. Тем не менее в обычных условиях дифференцировка проявляет большую устойчивость, что имеет известное значение для излагаемой в данной работе гипотезы.

Все данные о дифференцировке клеток, имеющиеся в распоряжении исследователей, а также более или менее общепринятые взгляды, можно свести к определенной схеме.

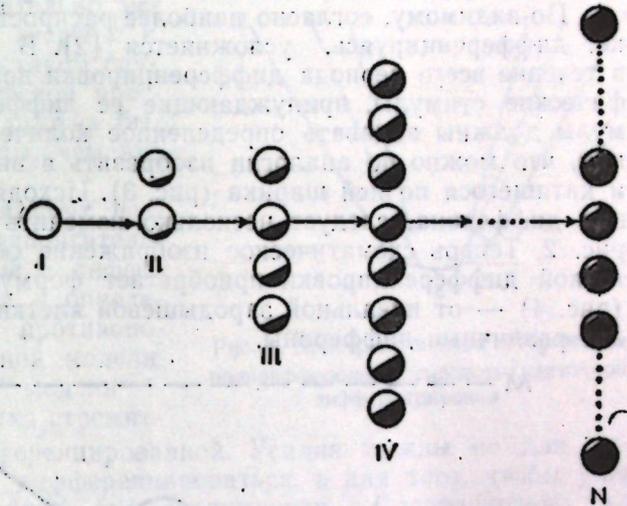
Прежде всего, дифференцировка представляет собой процесс, протекающий во многих поколениях клеток. Если рассматривать формирование какого-нибудь одного клеточного типа, то мы получим некий ряд клеток. Каждая последующая ступень этого ряда представляет собой результат деления клеток на предыдущей ступени этого ряда. Пренебрегая возможностью отсутствия изменений в клетках какого-нибудь из поколений по сравнению с клетками предыдущего поколения, т. е. намеренно опуская поколения клеток, не претерпевших в процессе деления изменений состояния, мы можем принять, что каждое последующее поколение все больше отличается от клетки-родоначальника, расположенной в начале рассматриваемого ряда (рис. 1). Последний же член этого ряда наиболее отличается от клетки-родоначальника. Из приведенной схемы видно, что мы можем принять образовавшийся ряд за результат поступенчатой трансформации одной клетки, а именно первого члена ряда. Следовательно, ряд поколений дифференцирующихся клеток может быть рассмотрен как путь, который проходит та или иная клетка. Этот условный путь был назван мной и Н. В. Саламатной клеточным путем [6]. Чем больший путь пройден клеткой, т. е. чем больше длина пройденного ею клеточного пути, тем выше степень дифференцировки клетки, тем больше дифференцирована данная клетка.

За исходное положение клеточного пути мы приняли абстрактную, идеальную зародышевую клетку. Идеальной зародышевой клеткой мы назвали клетку, которая равновероятно может превратиться в любой клеточный тип, характерный для данного вида. Для разных организмов идеальная зародышевая клетка соответствует разным ступеням развития. Теоретически для некоторых организмов она может соответствовать даже зиготе.

Понятие клеточного пути дает представление о степени дифференцировки клетки, которая может быть выражена длиной отрезка кле-

точного пути, пройденного клеткой. Однако у дифференцировки есть и другой аспект, а именно качество, или направление, дифференцировки. Действительно, по мере прохождения клеточного пути клетки не

Рис. 1. Схематическое изображение клеточного пути (указан стрелками). Зачерненная площадь соответствует степени различий между идеальной зародышевой клеткой (1) и последующими поколениями клеток. $2n$ — число клеток в поколении N



только накапливают особенности, все более отличающие их от идеальной зародышевой клетки, но и образуют группы (клеточные типы), все более и более отличающиеся друг от друга в ходе дифференцировки. Подобное положение вещей можно изобразить в виде упрощенной схемы, представленной на рис. 2. На приведенной схеме не

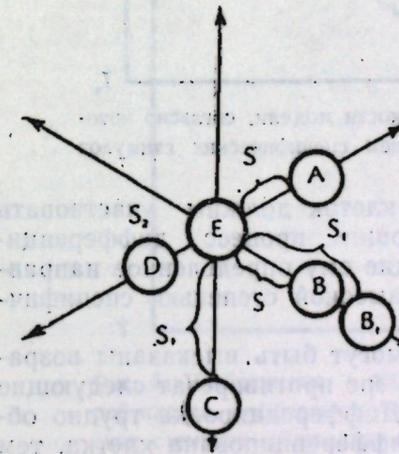


Рис. 2. Два различных аспекта дифференцировки. Клетки A и B равны по степени дифференцировки, но принадлежат к разным клеточным типам. Они обе отличаются по степени дифференцировки от клеток C и D. В то же время клетка B_1 , равная по степени дифференцировки клетке C, принадлежит к тому же клеточному типу, что и B. S , S_1 и S_2 — условная длина отрезка клеточного пути, пройденного той или иной клеткой

принято во внимание ветвление отдельных клеточных путей, на самом деле имеющее место.

Мы видим, что дифференцировка может быть представлена в виде вектора, поскольку она имеет и величину, и направление.

Таким образом, от идеальной зародышевой клетки в конечном счете отходит столько клеточных путей, сколько клеточных типов соответствует данному виду. Каждый отдельный клеточный путь можно назвать диффероном, по примеру Фогеля и его соавторов [23]. Приведенные авторы ввели это понятие для клеточных рядов, отходящих от стволовых клеток, но оно с успехом может быть распространено на дифференцировку в целом.

Следовательно, согласно современным представлениям, дифференцировка клеток имеет полидифферонный характер.

Следует установить, какие общие изменения претерпевает клетка (как система), независимо от того, к какому дифферону она относится.

По-видимому, согласно наиболее распространенному мнению, клетка, дифференцируясь, усложняется [2]. В таком случае на клетку в течение всего периода дифференцировки должны действовать специфические стимулы, принуждающие ее дифференцироваться. Эти стимулы должны задавать определенное количество энергии и информации, что можно по аналогии изобразить в виде наклонной плоскости и катящегося по ней шарика (рис. 3). Исходя из подобного изображения дифферона, следует несколько изменить схему, приведенную на рис. 2. Теперь схематическое изображение общих черт процесса клеточной дифференцировки приобретает форму, напоминающую чашу (рис. 4) — от идеальной зародышевой клетки радиально и вверх отходят различные диффероны.

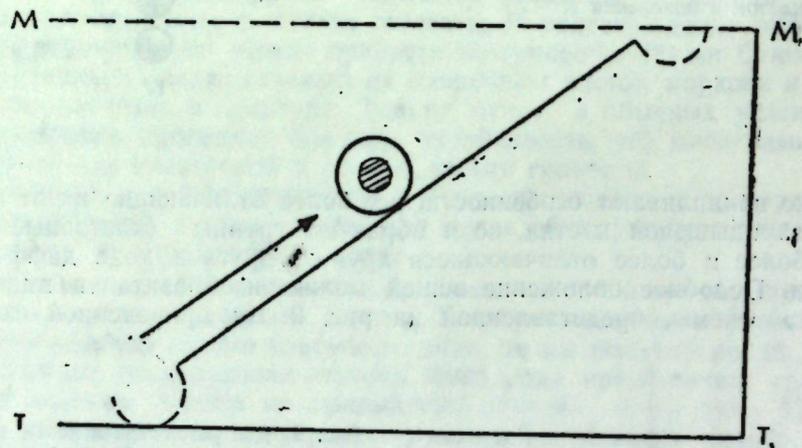


Рис. 3. Изображение в виде наклонной плоскости модели, согласно которой клетка дифференцируется под воздействием специфических стимулов

В таком случае в дифференцировке клеток должны участвовать два рода стимулов: одни, обуславливающие процесс дифференцировки клеток сам по себе, а другие, дающие ему определенное направление. И те, и другие должны обладать высокой степенью специфичности и, стало быть, сложности.

Однако против приведенной модели могут быть высказаны возражения общего характера. Ей в известной мере противоречат следующие свойства клеточной дифференцировки: 1. Дифференцировка трудно обратимый процесс. При этом, чем более дифференцирована клетка, тем менее обратима она, т. е. тем труднее вызвать ее дедифференцировку и репрограммирование. Таким образом, чем более дифференцирована клетка, тем более устойчива она в отношении ее клеточного типа. 2. Дифференцировка не требует постоянного присутствия и воздействия дифференцирующего фактора. Для нее бывает достаточно относительно кратковременного действия дифференцировочного сигнала («триггерный» характер действия) [21, 22 и др.]. 3. Запуск процесса дифференцировки подчас происходит вследствие действия простого неспецифического стимула (см., например, [7]). 4. Если с дифференцировкой клетки ее энергия и количество информации увеличиваются, то, принимая во внимание одновременное увеличение числа клеток, надо допустить поступление очень большого количества информации и энер-

гии в живую систему. Однако это трудно себе представить, поскольку, во-первых, на тех стадиях развития, когда процессы дифференцировки происходят если не наиболее, то чрезвычайно интенсивно, живая система (зародыш) наиболее изолирована от среды, и извне в нее поступает относительно небольшое количество энергии и веществ; а, во-вторых, в таком случае реализация генетической программы гораздо больше должна была бы зависеть от среды, чем это есть на самом деле.

В отношении упомянутых возражений, возможно, предпочтительнее другое представление о дифференцировке, являющееся в определенном смысле прямой противоположностью уже описанной модели. Основной постулат этой модели — признание того, что клетка стремится быть наиболее дифференцированной. Усилия нужны не для того, чтобы заставить клетку дифференцироваться, а для того, чтобы удержать клетку от дальнейшей дифференцировки. Следовательно, для дифференцировки клетки нужны лишь незначительные энергии (или количества информации), которые необходимы для того, чтобы

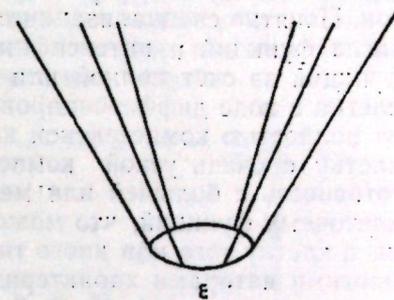


Рис. 4. Пространственное изображение полидифферонной гипотезы клеточной дифференцировки

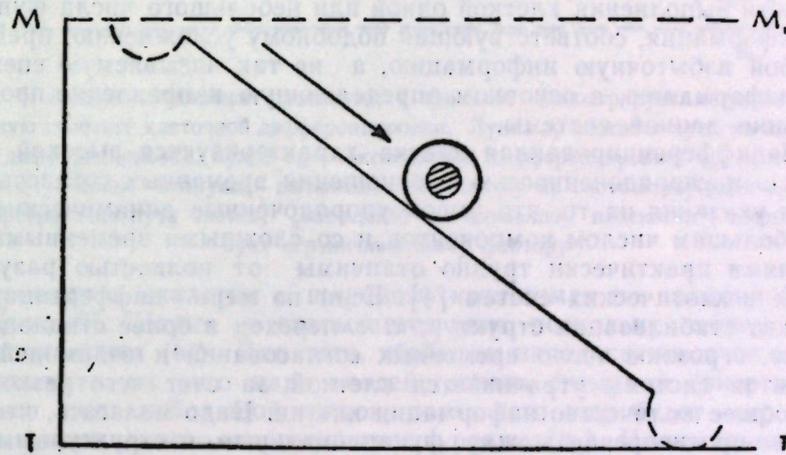


Рис. 5. Изображение в виде наклонной плоскости модели, согласно которой клетка дифференцируется без действия на нее каких-либо специфических стимулов (благодаря стремлению перейти в максимально дифференцированное состояние)

вывести клетку из малоустойчивого, но все же в некоторой степени стабильного, стационарного, исходного положения или же в тех случаях, когда клетка почему-либо «застряла» на пути дифференцировки (рис. 5). Как видно из рис. 5, модель дифферона и в этом случае может быть изображена в виде наклонной плоскости, но шарик (клетка) будет катиться не вверх, а вниз без какого-либо дополнительного усилия.

Предлагаемая модель требует допущения, что клетка, дифференцируясь, теряет энергию и информацию, за счет чего она в конце концов переходит, или стремится перейти, в наиболее устойчивое из всех

возможных состояний. Иными словами необходимо признать, что клетка по мере дифференцировки не усложняется, а упрощается. На первый взгляд подобное утверждение может показаться абсурдным, однако это не так. Действительно, обычно (и это не вызывает никаких сомнений) дифференцировка связывается со специализацией клеток. Понятие специализации само по себе включает в себя ограничение числа функций и интенсификацию одной или очень небольшого числа функций за счет полной или почти полной утраты других. Кроме того, клетка в ходе дифференцировки утрачивает компетенцию, превращаясь из полностью компетентной клетки (идеальная зародышевая клетка) в клетку с очень узкой компетенцией. Таким образом, клетка теряет готовность с большей или меньшей вероятностью выполнять любую из клеточных функций, что может быть реализовано в превращении клетки в клетку того или иного типа. Как это ни странно, дифференцировка многими авторами характеризуется именно как функциональное ограничение клетки [11, 18, 2, 7 и др.]. Некоторые авторы прямо говорят о потере клеткой информации в процессе дифференцировки [1, 19]. Таким образом, предположение, согласно которому в процессе дифференцировки происходит функциональное упрощение клетки не противоречит ни фактам, ни современным представлениям о цитодифференцировке.

Такая постановка вопроса позволяет подойти и к вопросу о структурном усложнении клетки. Подобное усложнение может быть двоякого рода:

1. Морфологическое усложнение клетки направлено на обеспечение надежности выполнения клеткой одной или небольшого числа функций. Тогда информация, соответствующая подобному усложнению, представляет собой избыточную информацию, а не так называемую специфическую информацию, в основном определяющую направление процесса и состояние данной системы.

2. Недифференцированная клетка характеризуется высокой динамичностью и упорядоченностью в отношении временных согласований. Имеются указания на то, что высокоупорядоченные динамические системы с большим числом компонентов и со сложными временными согласованиями практически трудно отличимы от полностью разупорядоченных и хаотических систем [4]. Если по мере дифференцировки происходит стабилизация структур, т. е. переход в более стационарное состояние, огромное число временных согласований и взаимодействий компонентов системы утрачивается клеткой, за счет чего резко снижается общее количество информации клетки. Надо полагать, что теоретически противоречие между функциональным и структурным состоянием клетки является кажущимся и легко может быть преодолено. Предлагаемая модель удовлетворительно объясняет 3 из упомянутых выше пункта, не вполне уместающихся в первую из описанных в данной работе моделей. Действительно, она хорошо объясняет необратимость клеточной дифференцировки в обычных условиях, допуская при этом де- и редифференцировку в определенных случаях. Модель удовлетворяет и второе требование, а именно вполне может действовать в случае подачи относительно кратковременного сигнала. Наконец, очень важно, с моей точки зрения, то, что согласно данной модели, дифференцировка клеток не требует внесения извне большого количества энергии и информации.

Остается объяснить относительную неспецифичность дифференцирующих стимулов. В этом отношении предлагаемая здесь модель не имеет никаких преимуществ по сравнению с другими. С целью устранения возможных теоретических препятствий в свое время мной и Н. В. Саламатиной [6] было сделано допущение, согласно которому

дифференцировка не является вектором, не имея направления. Клетки разных типов отличаются друг от друга, по нашей гипотезе, лишь степенью дифференцировки (рис. 6). Из рис. 6 видно, что нами предполагается два рода состояний, в которых может пребывать клетка — метастабильные, нестационарные, соответствующие поверхности наклонной плоскости, и стабильные, стационарные, соответствующие лункам, изображенным на рисунке. Эта часть гипотезы применима и к другим гипотезам, не будучи строго специфичной для нашей модели.

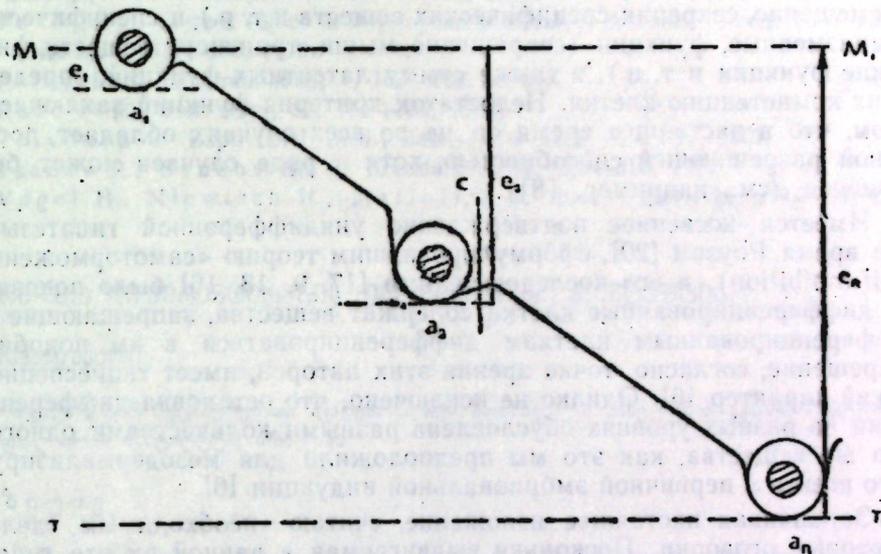


Рис. 6. Модель „наклонной плоскости“ с лунками, иллюстрирующая унидифферонную гипотезу клеточной дифференцировки. Лунка a_1 соответствует минимальной дифференцировке, лунка a_n — максимальной дифференцировке, e_1 , e_2 и e_n — неспецифические стимулы, выталкивающие клетку из соответствующей лунки. c — преграда на пути клетки, „катящейся по наклонной плоскости“, соответствует ограничивающему фактору

Вернемся к аналогии с шариком, катящимся по наклонной плоскости (рис. 6). Шарик не скатывается вниз, поскольку этому мешает небольшая лунка (a_1). Для того, чтобы он начал катиться по наклонной плоскости, на него надо воздействовать стимулом (энергией) e_1 . Это всего лишь небольшой толчок, после чего шар будет стремиться достичь минимального энергетического уровня (a_n). Минимальный энергетический уровень представляет собой аналогию максимальной степени дифференцировки. Если на наклонной плоскости имеются промежуточные лунки (на рис. 6 изображена лишь одна — a_2), то при достаточной крутизне наклонной плоскости шарик будет перескакивать через них, пока не достигнет конца плоскости. Однако, если после лунки поставить заслонку (c), то шарик упадет в лунку и тем самым перейдет в стационарное состояние. То же наша модель предполагает и для клетки, для чего и было постулировано существование целого ряда ограничивающих факторов, переводящих дифференцирующиеся клетки в стационарное состояние на том или ином уровне. Поскольку данная модель предполагает существование лишь одного дифферона, она может быть названа одиодифферонной или унидифферонной моделью (унидифферонная гипотеза).

Очевидно, при обсуждении унидифферонной гипотезы дифференцировки особое значение приобретает вопрос о критериях степени дифференцировки клеток, поскольку приходится сравнивать по степени

дифференцировки не только клетки, относящиеся к одному клеточному типу, но и клетки разных типов. Вопрос о критериях дифференцировки требует особого изучения и за недостатком места не может быть здесь подробно проанализирован. Можно лишь кратко отметить, что, как вытекает из сказанного выше, степень дифференцировки клетки должна находиться в обратной зависимости от числа соответствующих функций [6]. При этом следует учитывать функции, которые клетка реально выполняет в данное время, а именно клеточные (деление, сокращение, перемещение, секреция специфических веществ и т. п.) и специфические, организменные, функции (сокращение мышц, транспорт веществ, физические функции и т. п.), а также сумму латентных функций, определяющих компетенцию клетки. Недостаток критерия функций заключается в том, что в настоящее время он не во всех случаях обладает достаточной разрешающей способностью, хотя в ряде случаев может быть применен (см., например, [8]).

Имеется косвенное подтверждение унидифференционной гипотезы. В свое время Роузом [20], сформулировавшим теорию «самоторможения» (Self-inhibition), и его последователями [17, 9, 13, 16] было показано, что дифференцированные клетки содержат вещества, запрещающие недифференцированным клеткам дифференцироваться в им подобные. Запрещение, согласно точке зрения этих авторов, имеет тканеспецифический характер [6]. Однако не исключено, что остановка дифференцировки на разных уровнях обусловлена разными количествами одного и того же вещества, как это мы предположили для мезодермализирующего агента в первичной эмбриональной индукции [6].

Заканчивая настоящее изложение, считаю необходимым сделать некоторые оговорки. Поскольку выдвигаемая в данной работе гипотеза клеточной дифференцировки не имеет в настоящее время решающих фактических доказательств, она может послужить лишь одной из возможных моделей. Тем не менее, как мне кажется, она больше, чем другие подобные гипотезы, соответствует имеющимся в настоящее время сведениям о дифференцировке клеток. Правда, имеются факты, в отношении которых гипотеза требует дальнейшей разработки. Таковы, например, изменение компетенции эктодермы со временем [15], «эффект массы», хорошо известный эмбриологам. В настоящем виде модель не предусматривает стволовых клеток. Возможно, можно было бы найти еще явления, не учтенные предлагаемой гипотезой, но перспектива в этом отношении не безнадежна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамбург К. З. Онтогенез, 3, 443—444, 1972.
2. Де Робертис Э., Новинский В., Саэс Ф. Биология: клетки, «Мир», М., 1973.
3. Лопашов Г. В. Онтогенез, 5, 582—593, 1974.
4. Моль А. Теория информации и эстетическое восприятие, «Мир», М., 1966.
5. Савостьянов Г. А. Цитология, 13, 265—276, 1971.
6. Туманишвили Г. Д., Саламатина Н. В. Дифференцировка, рост и взаимодействие клеток, «Мецниереба», Тбилиси, 1973.
7. Харрис Г. Ядро и цитоплазма, «Мир», М., 1973.
8. Чернина Л. А., Савостьянов Г. А., Колюгина Б. А. Вопросы онкологии, 2, 24—31, 1975.
9. Braverman M. H. J. Morphol., 108, 263—285, 1961.
10. Britten R. J., Davidson E. Science, 165, 349—357, 1969.
11. Bullough W. S. The Evolution of Differentiation, Academic Press, New York—London, 1967.

12. Davidson E. H., Britten R. J. Quart. Rev. Biol., 48, 565—613, 1973.
13. Dial N. A. J. Morphol., 108, 311—326, 1961.
14. Grobstein C. Cells and tissues in culture. Academic Press, London—New York, 1, 463—488, 1965.
15. Holtfreter J. Epithelial-mesenchymal interactions. Baltimore, 1—30, 1968.
16. Kato A. K. J. Morphol., 108, 355—376, 1961.
17. Lencique P. Acta Zool., 41, 191—202, 1959.
18. Paul J. In: Current Topics in Developmental Biology. Academic Press, New York—London, 5, 317—352, 1970.
19. Riley P. A. Differentiation, 1, 183—189, 1973.
20. Rose S. M. Biol. Rev., 32, 351—382, 1958.
21. Toivonen S. Exptl. Biol. Med., Basel—New York, 1, 1—17, 1967.
22. Tsanev R., Sendov Bl. Z. Krebsforsch., 76, 299—319, 1971.
23. Vogel H., Niewisch H., Matioli G. J. Theoret. Biol., 22, 249—270, 1969.

უჯრედთა დიფერენცირების თეორიის ორი კონცეფცია

ბ. თუმანიშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ალ. ნათიშვილის სახელობის ექსპერიმენტული მორფოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

წამოყენებულია უჯრედთა დიფერენცირების ჰიპოთეზა, რომლის თანახმადაც უჯრედთა დიფერენცირებისათვის არ არის საჭირო მუდმივად მოქმედი სპეციფიკური სტიმულები. რადგანაც უჯრედი მისწრაფის მაქსიმალური დიფერენცირების მდგომარეობისაკენ, რომელიც ინფორმაციული თვალსაზრისით ყველაზე ხელსაყრელია, დიფერენცირების დაწყებისათვის საკმარისი უნდა იყოს მოკლევადიანი არასპეციფიკური სიგნალი. უჯრედები ერთმანეთისაგან მხოლოდ დიფერენცირების ხარისხით განსხვავდებიან. დიფერენცირება მიმდინარეობს მარტო ერთი მიმართულებით და ჩერდება მის სხვადასხვა დონეზე (უნიდირენციური ჰიპოთეზა). დიფერენცირების პროცესში უჯრედი განიცდის ფუნქციურ გამარტივებას.

TWO CONCEPTIONS IN THE THEORY OF CELL DIFFERENTIATION

G. D. TUMANISHVILI

Institute of Experimental Morphology, Georgian Academy of Sciences, Tbilisi, USSR

Summary

According to a new hypothesis proposed by the author, for differentiation a cell does not require permanently acting specific stimuli. Since the cell tends to become differentiated to a maximal degree, the most advantageous in the informational sense, the short nonspecific signal seems to be sufficient for triggering the differentiation. Cells differ from each other only in the degree of differentiation (unidifferentic hypothesis). In the process of differentiation the cell undergoes a functional simplification.

576.311.2.001.57

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕДПОСЫЛОК ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛИ КЛЕТКИ

М. К. Бабунашвили, Б. С. Зильберфарб

НИИ экспериментальной и клинической хирургии МЗ ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 22.12.1975

На основе системной интерпретации известных биологических предпосылок строится граф задач управленческих процессов клетки. Такое представление процессов, протекающих в клетке, дает возможность выделить три биологических потребителя, определяющих все поведение клетки. Даются характеристики указанных биологических потребителей. Вводится понятие биологического производства.

Исследование биологической системы, с точки зрения построения адекватной модели, приводит к необходимости проведения этапа установления специфических законов взаимоотношений ее различных подсистем, которые в конечном итоге обуславливают поведение системы в целом. Другими словами, первоочередной задачей при изучении биологических систем является проблема достаточно адекватной идентификации, которая стоит особо остро из-за чрезвычайно высокой сложности исследуемых объектов. С этой точки зрения заслуживают пристального внимания процессы управления в биосистеме. Действительно, в процессах управления наиболее ярко проявляются те поведенческие характеристики, которые чрезвычайно важны для адекватной идентификации изучаемых процессов.

Учитывая высокую сложность рассматриваемого объекта, исследования в указанном направлении необходимо начать с применения одного из системных принципов формализации, например, с построения дерева (графа) задач [1] по принятию клеткой различных решений на надклеточном, клеточном и субклеточном уровнях.

Прежде чем перейти к решению поставленной задачи, необходимо выявить некоторые биологические характеристики подсистем, объясняющих правила поведения этих подсистем, а также их взаимной координации, которые соответствуют биологической сущности изучаемой системы. Для этого остановимся на рассмотрении следующих фактов, установленных в рамках ряда биологических дисциплин [4, 2, 3].

Свободная энергия, получаемая из внешней среды в виде химической энергии, преобразуется в клетке для выполнения: химической работы, совершаемой в процессе биосинтеза клеточных компонентов; работы по активному транспорту, необходимой для обмена веществ со средой; механической работы сокращения и передвижения.

Другими словами, свободная энергия необходима для осуществления трех внутриклеточных процессов [3]: биосинтеза, активного переноса, а также сокращения и движения.

В зависимости от той специфической функции, которую несет на себе клетка, в ней ведущим является один из трех перечисленных

выше процессов. Поэтому, согласно этому критерию, все клетки можно разделить на соответствующие три вида. Рассмотрим несколько подробнее каждый из указанных трех процессов.

Процесс сокращения и движения требует затрат энергии фосфатных связей АТФ. Главным источником энергии, обеспечивающим рефосфорилирование АТФ, а, следовательно, и образование креатинфосфата из креатина, служит дыхание через окислительное фосфорилирование в митохондриях, причем в качестве «топлива» используются жирные кислоты или глюкоза, в зависимости от рода активности мышц [4]. В случае максимальной активности мышц на процесс дыхания накладывается процесс анаэробного гликолиза.

Итак, источником энергии в форме АТФ, обеспечивающим процесс сокращения, является биологическое окисление клеточного топлива.

Необходимо отметить, что в клетках, в которых основной функцией является сократительная способность, процессы активного переноса и биосинтеза играют сопутствующую роль. Например, в мышечных клетках, за счет действия АТФ-зависимого кальциевого насоса, переносащего ионы кальция в пузырьки против градиента концентрации, происходит изоляция ионов кальция. Эта способность обуславливает эффект расслабления.

Процесс активного переноса играет ведущую роль в некоторых эпителиальных клетках (например, в клетках слизистой кишечника, желудка, в клетках почечных канальцев) и соподчиненную в других. Этот процесс также требует затрат энергии фосфатных связей АТФ, т. к. он сопряжен с гидролизом АТФ — реакцией, протекающей с уменьшением энергии [4]. Так, для работы натриевого насоса в клетке используется значительная часть всего образующегося в ней АТФ. Существование же градиента концентрации ионов натрия обуславливает энергию, необходимую биомолекуле-переносчику для переноса аминокислот против градиента концентрации, а также служит движущей силой переноса глюкозы в клетку.

Источником химической энергии и в этом случае является дыхание через окислительное фосфорилирование в митохондриях, что сопряжено с катаболизмом клеточного топлива [3, 4].

Нетрудно видеть, что, несмотря на различия между процессами сокращения и активного переноса, между ними наблюдается следующее сходство. Ни один из этих процессов не производит каких-либо биомолекул и поэтому не может быть причислен к биологическим процессам производственного типа. Клетка нуждается именно в самих процессах как для выполнения своей функции, так и для сохранения собственной структуры, причем интенсивность этих процессов определяется совокупным спросом на них со стороны надклеточного, клеточного и субклеточного уровней. Для осуществления этих процессов требуется как энергия фосфатных связей АТФ, так и наличие специфических биомолекул (биомолекулы-переносчики и т. п.).

Производство указанных специфических биомолекул, равно как и поддержание структурной целостности клеточных и субклеточных структур, обеспечивается процессами биосинтеза. Это главный процесс, участвующий в создании и поддержании сложной упорядоченности живой клетки за счет веществ окружающей среды путем синтеза сравнительно крупных клеточных компонентов [3]. Этот процесс также нуждается в энергии фосфатных связей АТФ или в другой форме химической энергии, которая передается от катаболических окислительно-восстановительных реакций к сопряженным с ними реакциям анаболизма. В отличие от двух рассмотренных выше процессов, его можно рассмат-

ეო ფუნქცი. В соответствии с этим режимом работы каждый потребитель в клетке диктует свои потребности в химической энергии и разнообразных строительных материалах соответствующим подсистемам.

Для этого клетка должна переработать такое количество исходных веществ, которое удовлетворит потребность в энергии и строительных блоках, связанную с выполнением ее функции. С этой целью используются реакции катаболизма — ферментативное расщепление сравнительно крупных пищевых молекул, причем источником питательных веществ служат либо окружающая среда, либо внутриклеточные депо-запасы, отложившиеся ранее в самой клетке [3]. Процесс катаболизма сопровождается выделением свободной энергии, а также построением остова тех метаболитов, которые являются предшественниками для путей анаболизма [3].

Итак, процесс катаболизма можно причислить к классу биологических производств, обеспечивающих процесс анаболизма соответствующими исходными веществами и энергией. Скорость катаболизма в клетке регулируется не концентрацией тех или иных питательных веществ в окружающей среде, а потребностью клетки в энергии и в соответствующих метаболитах-предшественниках в данный момент времени [3].

Необходимо отметить, что в клетке действует принцип максимальной экономии. Для биологического производства этот принцип заключается в следующем. Интенсивность биологического производства достаточна как раз для того, чтобы обеспечить минимально необходимое количество выпускаемых им метаболитов или АТФ для удовлетворения нужд биологических потребителей. При этом необходимая координация скоростей протекания соответствующих реакций достигается в клетке наличием различных типов регуляций, таких как ингибирование регуляторных ферментов конечным продуктом и т. п.

В заключение, основываясь на приведенных выше рассуждениях, можно сказать, что в клетке существуют потребности в энергии и биомолекулах, которые должны быть удовлетворены системой биологических производств. Другими словами, в клетке существует определенный уровень спроса и предложения. Следовательно, одним из основных свойств, которым должна обладать модель для адекватного описания поведения клетки, является наличие некоторого баланса между спросом и предложением.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабунашвили М. К., Бермант М. А., Руссман И. Б. Планирование и управление научными исследованиями и информационное обеспечение, М., «Наука», 1972, 74—88.
2. Лево А., Секевиц Ф. Структура и функции клетки, «Мир», М., 1971.
3. Ленинджер А. Биохимия, М., «Мир», 1974.
4. Малер Г., Кордес Ю. Основы биологической химии, М., «Мир», 1970.

ბიოლოგიური წანამკვრების სისტემური ანალიზი უჯრედის მოდელის შემენის მიზნით

მ. ბაბუნაშვილი, ბ. ზილბერფარი

საქართველოს ჯანმრთელობის დაცვის სამინისტროს ექსპერიმენტული და კლინიკური ქირურგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ცნობილი ბიოლოგიური წანამკვრების საფუძველზე უჯრედის მართვის პროცესებისათვის აგებულია შესაბამისი ამოცანათა გრაფი. პროცესების ასე-

თი წარმოდგენა საშუალებას იძლევა გამოიყოს სამი ბიოლოგიური მომხმარებელი, რომლებიც განსაზღვრავს უჯრედის ქცევის ხასიათს. მოცემულია აღნიშნული ბიოლოგიური მომხმარებლების დახასიათება. შემოტანილია ბიოლოგიური წარმოების ცნება.

BIOLOGICAL PREMISES SYSTEM ANALYSIS FOR THE CONSTRUCTION OF A CELL MODEL

M. K. BABUNASHVILI, B. S. ZILBERFARB

Institute of Experimental and Clinical Surgery, Georgian Ministry of Health, Tbilisi, USSR

Summary

The decision graph of the cell control processes is built according to the system interpretation of the known biological premises. Such interpretation of the processes proceeding in the cell gives an opportunity to underline the three biological consumers determining the whole behaviour of the cell. The characteristics of the indicated biological consumers is also given. The conception of biological production is introduced.

УДК 581.332

ЭМБРИОЛОГИЯ

К ИЗУЧЕНИЮ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА У КУКУРУЗЫ С ЦМС

М. Н. Яшвили

Институт ботаники АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 20.12.1975

Проведено цитозембриологическое исследование нехромосомной мужской стерильности у кукурузы. Исследования подтвердили, что у кукурузы с мужской цитоплазматической стерильностью (ЦМС) мейоз, в основном, протекает нормально. В редких случаях наблюдаются незначительные отклонения, которые не приводят к существенным нарушениям микроспорогенеза. Нормальное формирование микроспор прослеживается до одноядерной или двуклеточной фазы развития пыльцевого зерна, спермогенез же вообще выпадает. Поры на всех стадиях остаются хорошо выраженными. Отмечена асинхронность в ходе микроспорогенеза у форм с молдавским (М) и тexasским (Т) типами ЦМС. У молдавского типа прекращение развития микроспоры наблюдалось, в основном, на двуклеточной фазе, тогда как у тexasского — на одноядерной. В ходе микроспорогенеза у раннеспелой и позднеспелой форм кукурузы замечены различия, выражающиеся в многообразии дегенеративных процессов у позднеспелой формы по сравнению с раннеспелой.

Из исследований последних двух десятилетий известно, что генотип не является полной наследственной конституцией организма, т. е. идиотипом, а представляет собой его часть, его первый и ведущий компонент. Другой совокупностью наследственных факторов, другим компонентом идиотипа, является плазма со всеми ее включениями, составляющая плазмотип (плазмон). При этом идиотип не простая сумма наследственных факторов, а организованная генетическая система, своеобразие которой определяется как структурой составляющих ее компонентов, так и характером их взаимоотношений. ЦМС является следствием одной из форм такого взаимоотношения. Она определяется взаимодействием рецессивных ядерных факторов со стерильной цитоплазмой. Формирование ЦМС возможно проследить в изменениях метаболизма в ходе развития генеративных органов. Цитозембриологическое изучение этих процессов приближает нас к познанию причин ЦМС. Такого характера работ немало, однако пока еще не только не решен вопрос о детерминанте ЦМС и механизме ее действия, но и не во всех деталях исследована цитозембриология формирования ЦМС.

Сразу после обнаружения ЦМС у кукурузы Родсом [10, 9], а в дальнейшем и другими исследователями [18, 17, 6, 14, 15, 1, 4, 20, 2 и др.] было установлено, что мейоз у форм с ЦМС протекает нормально. Нарушения и дальнейшая дегенерация, в основном, имеют место после мейотических делений, на разных фазах микроспорогенеза. Однако впоследствии ряд незначительных нарушений был отмечен и в ходе мейоза. У сахарной свеклы Н. Е. Зайковская [5] наблюдала образование безъядерных тетрад, в клетках которых хроматин распо-

гался в виде сгустка без видимой ядерной оболочки. В метафазе первого и второго делений Е. В. Половинкина [11] заметила отбрасывание и отставание отдельных хромосом, образование диад и пентад наряду с тетрадами. Подобные нарушения у кукурузы описали А. П. Лимаиская [7] и Л. И. Орел [9].

А. Н. Палиловой [10] отмечено было своеобразие материнских клеток пыльцы стерильных форм, выражающееся в отсутствии четко ограниченного материнских клеток пыльцы, в их неправильной форме и беспорядочном расположении в полости пыльника.

Противоречивы данные о дальнейшем ходе микроспорогенеза. В молодых микроспорах Чанг [18], Эдвардсон [20], Ф. М. Куперман и др. [6] не наблюдали каких-либо изменений. По Чангу, дегенерация начинается с подавления развития стенок пыльцевого зерна и зародышевой поры, а также с сильной вакуолизации дегенерирующей микроспоры. В. К. Симоненко [12], С. М. Колесников [13] описали дегенерацию, имевшую место сразу же после распада тетрад. Она выражалась в образовании в цитоплазме пузырьков с оболочкой и зернистых включений (гранул), расположенных вблизи ядра. Последние рассматривались как агглютинированные митохондрии. Херич [21] отметил увеличение количества ядрышек в ядре. Рост и дальнейшее развитие молодых микроспор, как отмечают Г. К. Алимова [1, 2], А. Н. Палилова [10], В. К. Симоненко, С. М. Колесников [13], прекращаются на стадии двуклеточной пыльцы. При этом цитоплазма на ранних этапах развития микроспор сильно меняется: вначале разжижается, затем становится хлопьевидной, в ней появляется большое количество мелких вакуолей, которые не сливаются в одну крупную, а остаются разрозненными; в дальнейшем цитоплазма отстает от оболочки микроспоры и собирается вокруг ядра в виде комка.

Наблюдения ряда исследователей показали, что стерильность М- и Т-типов проявляется по-разному. По Г. К. Алимовой [1, 2], Е. И. Устиновой [14, 15, 16], В. К. Симоненко [12], С. М. Колесникову [13], у М-типа по сравнению с Т-типом процессы дегенерации идут замедленно, образуются двуклеточные микроспоры и только после этого начинается дегенерация. В исследованиях Ф. С. Давиденко [3] у М-стерильных форм заметные нарушения обнаруживались чаще вскоре после первого мейотического деления. По И. Я. Марьяхиной [8], во многих случаях спермогенез доходит до конца и образуются спермии. Наблюдения Л. И. Орел [9] также показали, что у М-типа стерилизация начинается после распада тетрад и идет асинхронно, т. е. прекращение нормального развития отмечается во всех фазах вплоть до фазы спермогенеза.

У Т-типа, по И. Я. Марьяхиной [8], Л. И. Орел [9], П. Диакону [4], большая часть пыльцы стерилизуется в фазе одноядерного пыльцевого зерна. Цитоплазма в период вакуолизации сжимается и собирается в плотный комок вокруг ядра. В единичных случаях образуются вегетативное и генеративное ядра, однако генеративное ядро быстро начинает вакуолизироваться, а вегетативное ядро не способно к передвижению. В момент цветения в пыльниках пыльцевые зерна состоят из одних оболочек, на которых легко различимы поры. А, по Ф. С. Давиденко [3], у Т-стерильных форм первые отклонения от нормы наблюдаются уже в момент разъединения тетрад или вскоре после этого, причем пора отсутствует.

Общим для обоих типов ЦМС, по Г. К. Алимовой [1, 2], является то, что в обоих типах первоначально дегенерирует цитоплазма, тогда как ядра некоторое время сохраняют свою нормальную жизнедеятельность. Л. И. Орел [9] же отмечает, что у М-типа, в пыльцевых зернах

в период сильной вакуолизации ядра не обнаруживаются, что, по её предположению, свидетельствует об их разрушении.

В свете этих данных мы постарались проследить за ходом формирования пыльцы у обоих типов ЦМС с целью уточнения и дополнения имеющихся данных, а также исследования влияния продолжительности вегетационного периода на микроспорогенез, поскольку этому вопросу другие исследователи не уделили внимания.

Цитозембриологические исследования ЦМС у кукурузы проводили в 1970—1974 годах на территории Тбилисского ботанического сада и Дигомской базы Института ботаники АН ГССР. Изучались стерильные формы кукурузы молдавского и техасского типов и их фертильные аналоги — раннеспелый ВИР-44 М, ВИР-44 Т, ВИР-44 фертильный (с вегетационным периодом от всходов до выхода метелки в 60—65 дней) и позднеспелый ВИР-118 М, ВИР-118 Т, ВИР-118 фертильный (с вегетационным периодом в 80—90 дней). С 6-го этапа морфогенеза до выхода метелки были зафиксированы мужские соцветия с целью изучения микроспорогенеза. Использованы фиксаторы: Навашина, Левитского и Карнуа. Окрашивались препараты кислым гемалауном по Майеру, железным гематоксилином по Гейденгайну и реактивом Шиффа по Фельгену.

У фертильных растений процесс микроспорогенеза в общих чертах протекает следующим образом: в результате мейоза из материнских клеток пыльцы формируются тетрады, которые дают начало микроспорам. В микроспорах, в результате митотического деления ядра, образуются вегетативное и генеративное ядра. Последующий митоз генеративного ядра дает начало двум спермиям. В итоге зрелое пыльцевое зерно является трехядерным.

Исследование стерильных форм показало следующее: материнские клетки пыльцы не обнаруживают какого-либо заметного изменения у изучаемых нами форм кукурузы с ЦМС. Мейоз в основном идет нормально, но в единичных случаях имеют место незначительные отклонения. Дополнительно к отмеченным в литературе отклонениям [5, 7, 9, 11] нами замечены также отставание двух-трех хромосом в поздней анафазе-1 и телофазе-1; в телофазе-1 чаще у фрагмента, а иногда в отдалении от него обнаружено наличие темноокрашенных сферических включений (рис. 1); в результате нарушений в ходе мейоза наблюдалось образование триад вместо тетрад (рис. 2); встречались микроспоры неправильной угловатой формы (рис. 3). Все эти отклонения в развитии, будучи не столь массовыми, не вызвали существенных нарушений микроспорогенеза. Аналогичные нарушения, порой, имеют место и у фертильных форм. Поэтому описанные отклонения не сказывались на общей картине процесса микроспорогенеза.

Дальнейшее развитие микроспор у изучаемых форм, как правило, достигало одно-или двуядерной фазы развития пыльцевого зерна, за исключением крайне редких случаев, когда развитие микроспоры завершалось образованием спермиев. Последние случаи, по нашему мне-

нию, относятся к той же категории, что и отклонения при мейозе, т. е. могут быть обусловлены другими причинами, а не ЦМС. Мы не наблюдали дегенеративных процессов, связанных с ЦМС, сразу после распада тетрад, на что указывают некоторые авторы [12, 13, 3].

В основном, аномалии, связанные с формированием ЦМС, отмечаются в цитоплазме в фазе одноядерной микроспоры. Аномалии вна-

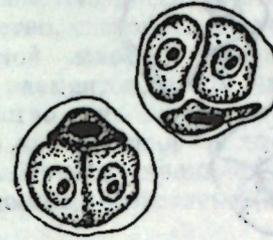


Рис. 2. ВИР-118 Т. Образование триад вместо тетрад

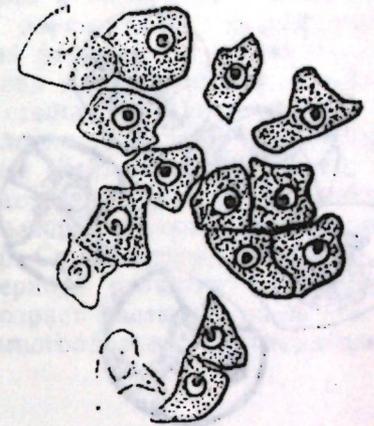


Рис. 3. ВИР-44 М. Клетки тетрады угловатой формы

чале сводятся к образованию большого количества вакуолей, в основном, в пристенном слое цитоплазмы (рис. 4). Эти вакуоли увеличиваются в размере; в некоторых случаях, по-видимому, за счет слияния более мелких, а в большинстве случаев за счет увеличения в размерах, что обусловлено прогрессирующей дегенерацией цитоплазмы. Слой цитоплазмы постепенно утончается, сжимается, отходит от краев и собирается возле ядра в виде комка (если микроспора двуядерная, то вокруг обоих ядер) (рис. 5, а, б). Таким образом цитоплазма жизнеспособной дольше остается в области ядра.

Признаки дегенерации в ядре проявляются позже, чем в цитоплазме. В нем появляются в том или ином количестве (от одного до четырех) различающиеся по величине гранулы, не превышающие, однако, по размерам ядрышка (рис. 5 в, г). Подобные включения, по данным ряда исследователей, по существу являются образованиями ядрышковой природы и свидетельствуют об усилении метаболизма клетки. У растений с ЦМС подобные изменения описываются только Херич [21], который в ядре обнаружил большое количество ядрышек. Нами наблюдался также случай намекаемого перешнуровывания ядра (рис. 5, г).

Как на одноядерной, так и на двуядерной фазе в микроспорах ясно выражены поры (рис. 5, а, в). Последние легко обнаруживаются и в совершенно стерильных пыльцевых зернах. Таким образом, в отличие

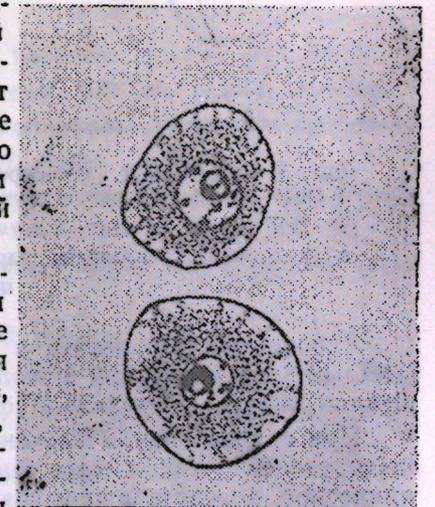


Рис. 4. ВИР-44 Т. Образование вакуолей у стенки микроспоры

от картины, описанной рядом исследователей [18, 3 и др.], наше внимание привлекло то обстоятельство, что дегенерация цитоплазмы не вовлекает пору. Это так и должно было быть, так как пора — морфологическая структура, подобная скелету, и гибель содержимого клетки не может на ней сказываться.

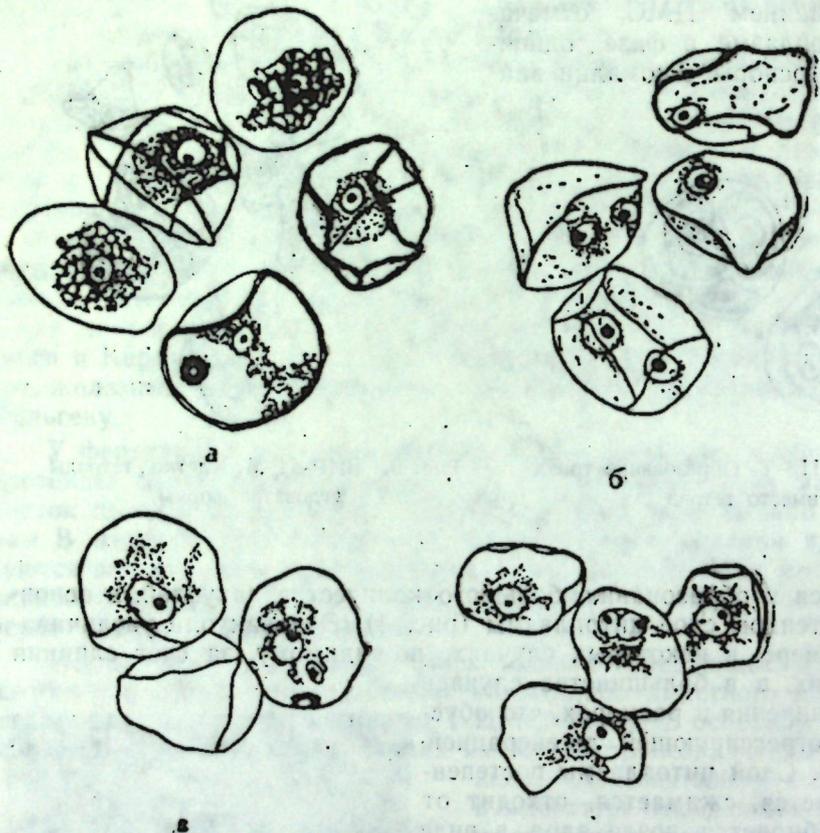


Рис. 5. а—ВИР-44 Т. дегенерированная одноядерная микроспора с порой; б—ВИР-44 М. в одно- и двуядерной фазе дегенерированные микроспоры; в—ВИР-118 М. в одно- и двуядерной фазе дегенерированные микроспоры с аномальной грануляцией ядра; г—ВИР-118 Т. деление ядра путем перешнуровки

В конечном результате в фазе цветения в пыльниках растений с ЦМС из-за дегенерации цитоплазмы наблюдается по-разному сморщенная, порой причудливой формы, стерильная пыльца.

При сравнительном изучении М- и Т-типов ЦМС как другими исследователями, так и нами была замечена асинхронность в развитии микроспор, вследствие чего как у М-, так и у Т-типов ЦМС микроспоры находятся на разных этапах развития. Однако нами не обнаружен такой широкий диапазон в асинхронности микроспорогенеза, какой описывается в литературе [8, 3, 9]. В нашем исследовании сравнительно четко вырисовывалась определенная закономерность — у Т-типа дегенерация в основном имела место на одноядерной фазе, у М-типа началась в двуядерной фазе развития микроспор.

Нами было также замечено различие проявления ЦМС у ранне- и позднеспелых форм кукурузы, о чем в литературе указаний нет. Опытными объектами служили позднеспелая форма кукурузы ВИР-118 и

раннеспелая — ВИР-44. Сравнительное изучение микроспорогенеза этих форм показало, что в микроспорогенезе позднеспелой ВИР-118 имеет место большее разнообразие дегенеративных процессов по сравнению с раннеспелой формой ВИР-44. Это выразилось в том, что у стерильных растений ВИР-118 чаще встречались нарушения в микроспорогенезе; например, отставание отдельных хромосом, в телофазе-1 в плазме наличие темноокрашенных сферических образований, формирование триад вместо тетрад, образование в ядрах разного количества включений, деление ядер путем перешнуровывания и др. Полагаем, что здесь определенное значение имеет длина вегетационного периода, при которой увеличивается возможность проявления действия стерилизации пыльцы. Позднеспелость, т. е. удлиненный вегетационный период, как известно, способствует усилению роста растений, образованию большой зеленой массы и формированию большого количества однородных элементов, в том числе и микроспор. Соответственно большое количество микроспор, при длительном периоде развития, когда меняются как условия среды, так и общий возраст растения, по-видимому, способствует проявлению большого многообразия дегенеративных процессов, свойственных ЦМС.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимова Г. К. Бот. ж., 47, 10, 1522—1525, 1962.
2. Алимова Г. К. Бот. ж., 52, 1, 104—109, 1967.
3. Давиденко Ф. С. Мат. Всесоюз. симп. по эмбр. раст., Киев, 1968, 54—57.
4. Днакону П. Доклад ТСХА, 77, 143—151, 1962.
5. Зайковская Н. Е. В сб.: Сел. раст. с исполз. ЦМС, Киев, 1966, 354—368.
6. Куперман Ф. М., Марьяхина И. Я., Байсумурова А. И. Кукуруза, 5, 16—19, 1959.
7. Лиманская А. П. В кн.: Тр. мол. ученых Саратовск. универ., 1964, 54—55.
8. Марьяхина И. Я. В кн.: Морфогенез растений, МГУ, М., 1, 1961, 511—514.
9. Орел Л. И. Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений, «Наука», Л., 1972.
10. Палилова А. Н. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений, «Наука и техника», Минск, 1969.
11. Половинкина Е. В. В сб.: Экспериментальная полиплоидия и селекция растений, Новосибирск, 1965, 157—165.
12. Симоненко В. К. Изв. АН Молд. ССР, 10, 154—162, 1964.
13. Симоненко В. К., Колесников С. М. Сел. раст. с исполз. ЦМС, Киев, 1966, 163—169.
14. Устинова Е. И. ДАН СССР, 127, 3, 689—692, 1959.
15. Устинова Е. И. Цитология, 3, 3, 266—271, 1961.
16. Устинова Е. И. Морфология кукурузы, «Наука», М., 1962.
17. Briggles L. Agron. J., 48, 12, 569—573, 1956.
18. Chang T. M. S. Thesis, Cornell, U, 1954.
19. Edwardson J. Bot. Rev., 22, 6:6—738, 1956.
20. Edwardson J. Arm. J. Bot., 49, 2, 184—187, 1962.
21. Herich R. Z. Vererb. 1965, Bd. 96 (цитируется по Палиловой А. Н.).

მ. იაშვილი

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ბოტანიკის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

სიმინდის სტერილურ ფორმებში მეიოზი ძირითადად ნორმალურად მიმდინარეობს, თუმცა ერთეულ შემთხვევებში უმნიშვნელო გადახრებიც აღინიშნება. ცმს-ით გამოწვეული დეგენერაცია მტვრის მარცვლის პირველი მიტოზური დაყოფისას იწყება და სპერმოგენეზი სრულიად ამოვარდნილია. ამგვარად განვითარება წყდება მიკროსპორას ერთ-ან ორბირთვიან ფაზაზე. ორივე შემთხვევაში ფორები კარგადაა გამოხატული. სტერილობის, როგორც მოლდავური, ისე ტეხასური ტიპისათვის დამახასიათებელია მიკროსპორების ასინქრონული განვითარება, მაგრამ ტეხასური ტიპის შემთხვევაში განვითარება ძირითადად მიკროსპორას ერთბირთვიან ფაზაზე წყდება, ხოლო მოლდავურისა — ორბირთვიან ფაზაზე. შენიშნულია განსხვავება ასევე სტერილური სიმინდის საადრეო და საგვიანო ფორმებს შორის, რაც იმით გამოიხატება, რომ სტერილობისაგან გამოწვეული დეგენერაცია უფრო ნაირფეროვანია საგვიანო ფორმაში, ვიდრე საადრეოში.

STUDY OF MALE GAMETOPHYTE IN MAIZE WITH CMS

M. N. IASHVILI

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

Summary

The process of meiosis in maize with CMS is in the main normal. Insignificant deviations are occasionally observed, which lead to no essential disturbance in microsporogenesis. The development of microspore to uni- or binuclear phase is noted while spermatogenesis is lacking altogether. In this case, the pores remain well-pronounced. Asynchronism in the course of microsporogenesis is characteristic of both the Moldavian and the Texas types of CMS though the formation of microspore in the former is over mainly in the binuclear phase, while in the latter, in the uninuclear phase. The differences in microsporogenesis between early and late-ripening forms of maize expressed in a variety of degenerative processes of the latter in comparison with the former are also observed.

УДК 576.311.3

ЦИТОЛОГИЯ

СТАНОВЛЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ В ПРОЦЕССЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СЕТЧАТКИ ЗАРОДЫШЕЙ КУР

Х. Н. Джанелидзе

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 3.3.1976

Исследовано становление ультраструктур фоторецепторов зародышей кур в процессе эмбрионального развития и в постнатальном периоде. Показано, что в середине инкубационного периода формируются органоиды внутреннего членика фоторецепторов (эллипсоид и параболоид) и лишь через один-два дня — мембраны дисков наружных члеников колбочек и палочек. К семнадцатому дню инкубации ультраструктура фоторецепторов сетчатки в основном сходна с таковой дефинитивной сетчатки. В последующие дни развития и в постнатальный период происходит лишь увеличение числа мембранных дисков митохондрий и элементов эндоплазматической сети члеников фоторецепторов, усиление синаптического аппарата на телах фоторецепторов.

Известно, что птицы отличаются весьма совершенным зрением, которое обеспечивается сложным строением зрительного анализатора. Формирование и развитие последнего представляет несомненный интерес, поскольку в этом случае взаимоотношения между функцией органа и обуславливающими ее структурами выступают особенно четко. Несмотря на то, что ультраструктура светочувствительной части глаза тщательно изучается [2, 3], имеющиеся данные все же недостаточны для составления представления о молекулярных механизмах формирования зрительного аппарата. Для этого необходимо более подробно изучить динамику становления фоторецепторов и связь функции глаза со степенью его развития, на основании чего можно будет исследовать тонкие механизмы формирования светочувствительной части зрительного анализатора. В связи с этим большой интерес представляет установление того, в какой период эмбрионального развития происходит формирование ультраструктур фоторецепторов, соответствует ли это периодам функционирования органа зрения. Выяснение вышеуказанных вопросов на примере куриных зародышей и является целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом исследования служила сетчатка зародышей кур 11, 13, 16, 17, 18, 19 дней инкубации и вылупившихся цыплят. Материал фиксировался в 5% глутаральдегиде, приготовленном на 0,2 М фосфатном буфере при pH 7,4. Дополнительная фиксация производилась в 2% OsO₄ в течение 2 час при комнатной температуре. Дегидратацию проводили в спиртах и ацетоне. Материал заключали в эпон 812. Ультратонкие срезы брали на ультрамикротоме типа Рейхарт, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали под электронным микроскопом. JEM-100 В.

Результаты проведенных исследований показали, что фоторецепторы сетчатки 11-дневных куриных зародышей представляют собой цилиндрические клетки, плотно прилегающие к пигментному эпителию. В

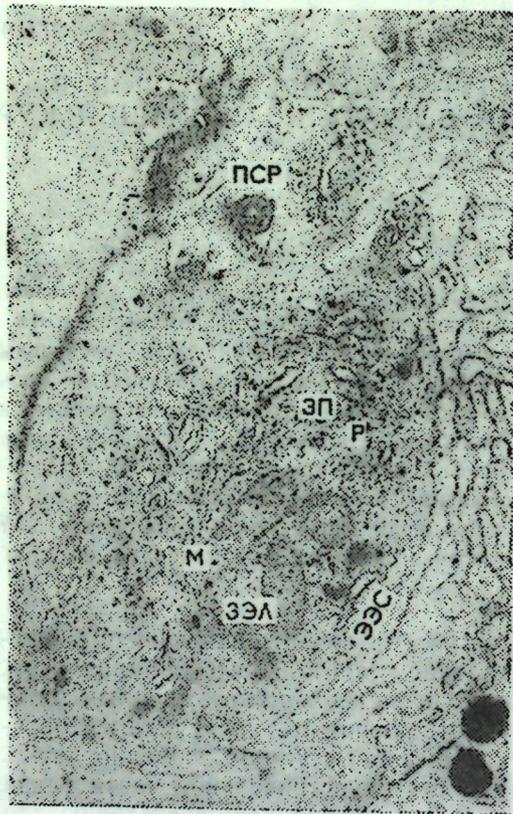


Рис. 1. Зрительная клетка сетчатки 11-дневного куриного эмбриона. ЗЭЛ—закладка эллипсоида, М—митохондрии, ЗП—закладка параболоида, ЭЭС—элементы эндоплазматической сети, Р—рибосомы, ПСР—поперечный срез реснички. Ув. 10000

апикальной части клеток имеется жгутик (рис. 1), соединенный с центриолью клетки. Апикальная часть клеток несколько утолщается. В ней расположены элементы эндоплазматической сети и круглые митохондрии эллипсоидной формы. Они образуют группы по 2-3 митохондрии.

В последующие дни развития (13-й день инкубации) отмечаются сдвиги в формировании внутреннего сегмента фоторецепторов, а именно происходит образование эллипсоида и параболоида, начало развития которых отмечается еще на 11-й день инкубации. Эллипсоид представлен скоплениями митохондрий, а параболоид—элементами эндоплазматической сети (рис. 2, а). Вместе с тем замечается сращивание наружного сегмента (рис. 2, б), при этом видна плазматическая мембрана эмбриональной зрительной клетки, которая начинает образование складок. Вблизи наружного сегмента расположены пигментные клетки, обладающие большим числом микровиллей и пигментных зерен. На данной стадии развития уже замечается начало образования синаптических связей между фоторецепторами и биполярными клетками сетчатки (рис. 2, в). Ядро спаяно тонким слоем цитоплазмы (рис. 2, г).

Фоторецепторы сетчатки 16- и 17-дневных зародышей кур по своему строению обнаруживают большое сходство с фоторецепторами вылупившихся цыплят. Они имеют хорошо выраженный наружный сегмент с характерными липо-протеиновыми мембранами. Этот сегмент тесно контактирует с пигментными клетками (рис. 3, а). Однако число дисков здесь невелико и они полностью еще не заполняют наружный сегмент. Расстояние между дисками значительно шире, чем у вылупившихся цыплят. Внутренний сегмент фоторецептора 17-дневного куриного зародыша имеет большой объем по сравнению с 13-дневными куриными зародышами. В эллипсоиде увеличено количество митохондрий. Они располагаются компактно, образуя митохондриальный комплекс (рис. 3, б). В колбочках под наружным сегментом располагается масляная капля. В этот период большого развития достигает и пара-

болоид, представленный каналами эндоплазматической сети и рибосомами (рис. 3, в). В базальной и боковых частях тела фоторецепторов увеличивается число синаптических образований. В области синапсов отмечаются пре- и постсинаптические утолщения, синаптические пузырьки.

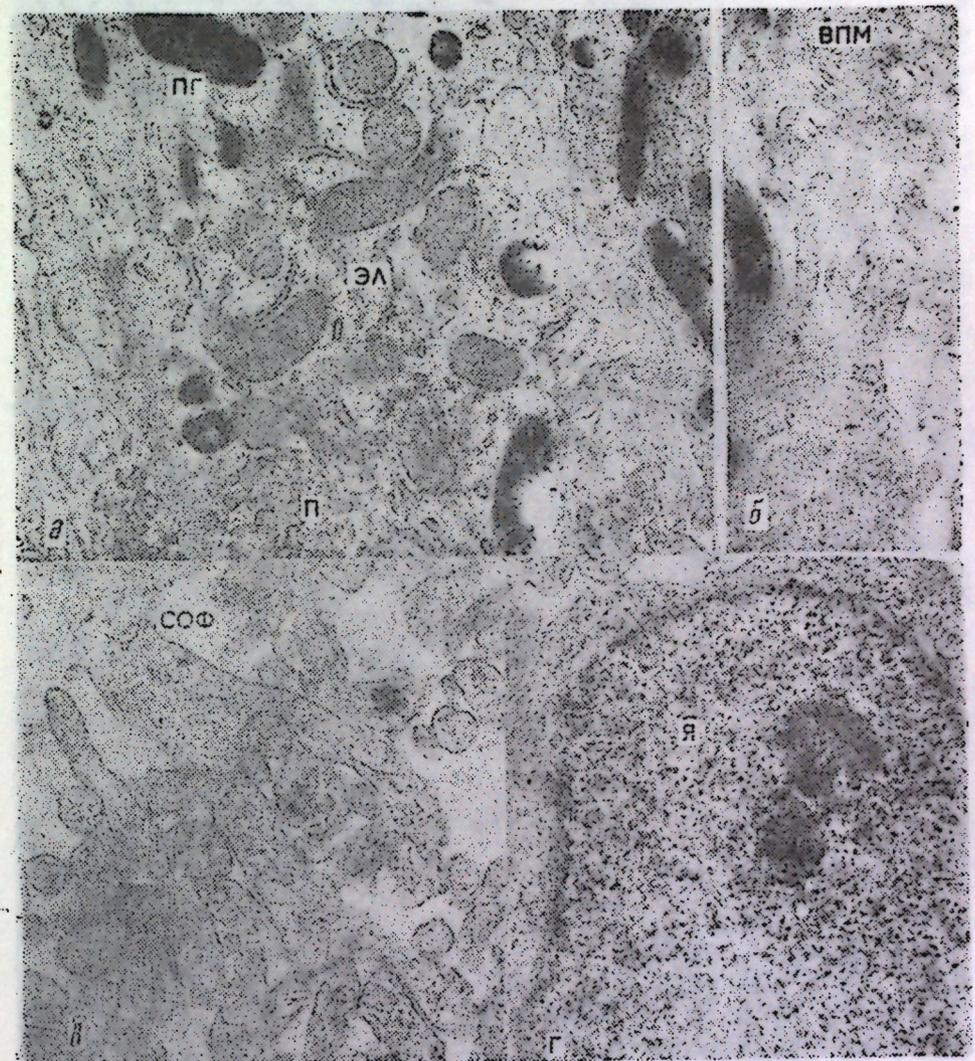


Рис. 2. Фрагменты зрительной клетки сетчатки 13-дневного куриного эмбриона. ЭЛ—эллипсоид, П—параболонд, ПГ—пигментная гранула, ВПМ—выпячивания плазматической мембраны, СОФ—синаптическая область фоторецептора, Я—ядро клетки. а, б, в—ув. 12000, г—ув. 15000

В дальнейшем (18 и 19 дни инкубации) отмечается усиление развития наружного сегмента палочек и колбочек, в нем отмечено увеличение числа дисков (рис. 4, а). Кроме того, в параболоиде фоторецептора отмечается увеличение числа и размеров рибосом, а также числа каналов эндоплазматической сети (рис. 4, б). На этой стадии высокого развития достигает и аппарат Гольджи, характеризующийся большим диаметром многочисленных цистерн (рис. 4, в). Ядра клеток фоторе-

цепторов отличаются крупными размерами, имеют эллипсоидную форму, характерную для ядер дифференцированных фоторецепторов. Ядра окружены хорошо выраженной ядерной мембраной. Мелкозернистый

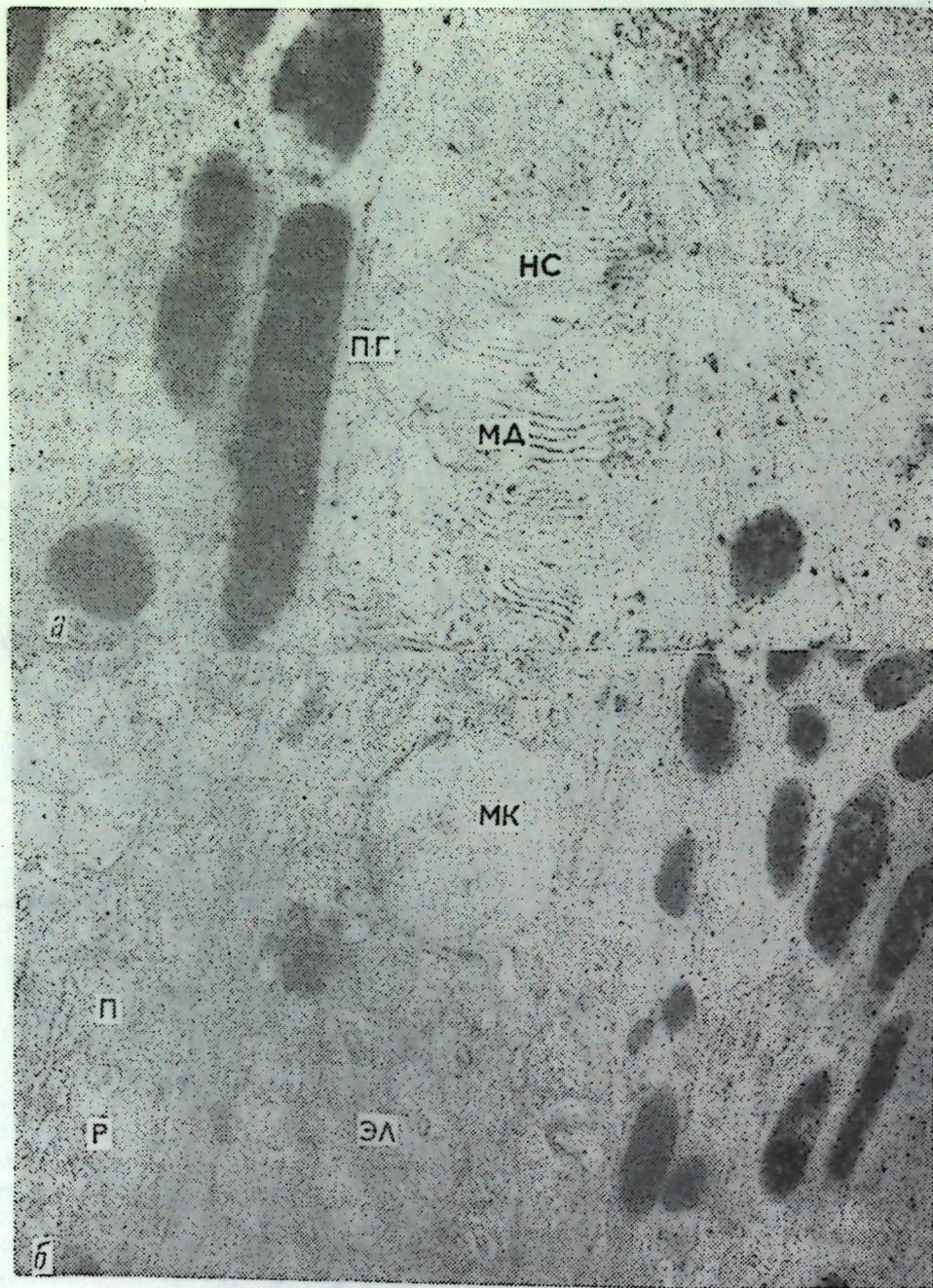


Рис. 3. Зрительная клетка сетчатки 17-дневного куриного эмбриона. НС—наружный сегмент, МД—мембраны дисков, МК—масляная капля, ЭЛ—эллипсоид, П—параболоид, Р—рибосомы. Ув. 15000

хроматин имеет, в основном, примембранное расположение (рис. 4, г). В ядрах имеются 1—2 крупных ядрышка.

Вылупившиеся цыплята обладают уже вполне сформированными фоторецепторами, характеризующимися всеми ультраструктурными особенностями фоторецепторов взрослых птиц. Так, например, значи-

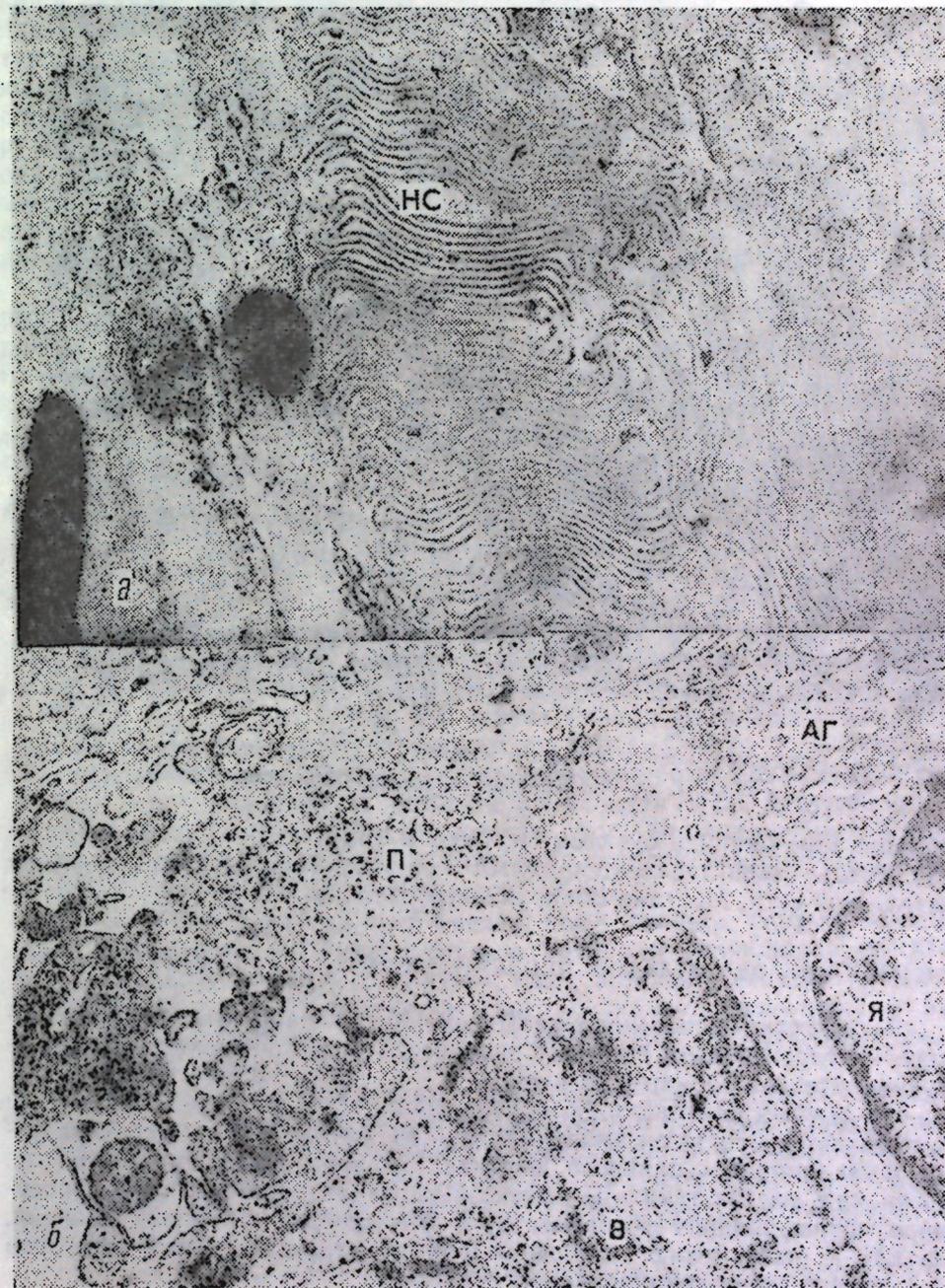


Рис. 4. Зрительная клетка сетчатки 19-дневного куриного эмбриона. НС—наружный сегмент, П—параболоид, Я—ядро клетки, АГ—аппарат Гольджи. Ув. 10000

тельно увеличивается в размерах наружный сегмент палочек и колбочек. В нем увеличивается число мембранных дисков. Расположение дис-

ков становится более плотным (рис. 5, а). Значительного развития достигают и органонды внутреннего членика (эллипсоид и параболоид). Эллипсоид состоит из большого числа крупных митохондрий, расположенных тесно друг к другу и характеризующихся большим числом четко выраженных крист. Митохондрии обладают хорошо выраженной

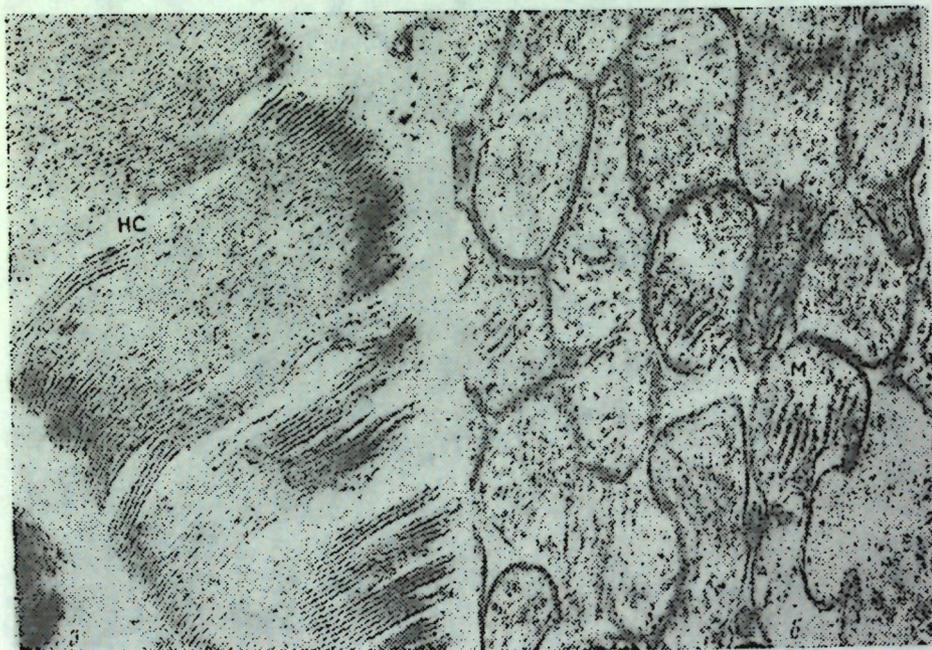


Рис. 5. Зрительная клетка сетчатки вылупившегося цыпленка. НС—наружный сегмент; М—митохондрии эллипсоида. Ув. 30000

двойной мембраной и светлым матриксом (рис. 5, б). Параболоид фоторецептора характеризуется целым комплексом элементов эндоплазматической сети. Местами обнаруживаются зерна гликогена.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Результаты проведенных исследований показали, что дифференцировка фоторецепторов сетчатки начинается во второй декаде инкубационного периода зародышей кур.

На 11 день инкубации фоторецепторная клетка по своей структуре не отличается от клеток эмбриональной энтедимы. Эти клетки характеризуются наличием длинного жгутика, берущего начало в центриоле. Органонды клеток также не имеют вида, характерного для фоторецепторов. Формирование фоторецепторов протекает за 8 дней развития, так как к вылуплению все характерные структуры фоторецепторов уже имеют дифференцированное строение.

Первые элементы специфической структуры фоторецепторов появляются на 13-й день развития. Наблюдаются первые скопления митохондрий, дающие затем начало эллипсоиду зрительных клеток, и образование разветвленной эндоплазматической сети с небольшим числом рибосом, дающим начало параболоиду фоторецепторов. Начинает формироваться наружный сегмент путем втягивания плазматической мембраны. Образование мембран дисков наружного сегмента фоторецепто-

ров из плазматической мембраны зрительной клетки отмечается многими исследователями [8, 9, 1, 3]. К этому периоду отмечаются и первые синапсы у базальной части клеток фоторецепторов.

В течение последующих 4 дней развития происходит формирование наружного членика, эллипсоида и параболоида внутренних члеников и синаптического аппарата вокруг тела фоторецепторов. К 17 дню инкубации фоторецепторы обладают уже всеми характерными структурами, однако еще далеки от definitiva формы. Затем, в последующие 3—4 дня, вплоть до вылупления, происходит более быстрое нарастание числа специфических ультраструктур—мембранных дисков наружного членика, числа митохондрий в эллипсоиде, количества рибосом и каналов эндоплазматической сети в параболоиде внутреннего сегмента фоторецепторов. В этот период имеется уже и масляная капля, играющая роль светофильтра. На теле фоторецепторов появляются синаптические ленты, увеличивается число синаптических пузырьков.

После вылупления наружный сегмент фоторецептора продолжает развиваться (растет в длину и ширину). В нем увеличивается число дисков. В этот период окончательно формируется эллипсоид внутреннего сегмента, являющийся генератором АТФ. Известно, что АТФ транспортируется как в сторону наружного сегмента, так и в область тела клетки; чем обеспечивается энергетика процесса возбуждения в наружном сегменте фоторецептора и его дальнейшая передача на синапс [2].

Тот факт, что зрительная клетка 17-дневного куриного зародыша очень сходна по своей ультраструктурной организации со зрительной клеткой уже вылупившихся цыплят обуславливает, по-видимому, то, что орган зрения птиц за 3—4 дня до вылупления уже способен к выполнению специфической функции. Так, например, электрофизиологическими опытами [5] показано, что сетчатка 17-дневного куриного зародыша способна к возбуждению и проведению нервного импульса. Из сетчатки 17-дневных зародышей кур возможна уже экстракция родопсина [5], что говорит о том, что в этот период здесь накоплено уже значительное количество зрительного пигмента. Синтез родопсина начинается значительно раньше. Образование гетерогенной молекулы родопсина на плазматической мембране апикальной части будущей фоторецепторной клетки вызывает увеличение площади плазматической мембраны, что является причиной образования складок мембранных дисков наружных сегментов фоторецепторов [2, 9].

Между тем, согласно полученным нами данным, первые складки наружных сегментов фоторецепторов начинают появляться на 13-й день инкубации куриного зародыша. Следовательно, начало образования родопсина и синтез специфического белка—опсина—должны несколько предшествовать появлению первых складок плазматической мембраны фоторецепторов.

Таким образом, результаты проведенных исследований показали, что становление специфической ультраструктуры фоторецепторной клетки происходит задолго до начала специфического функционирования сетчатки у зародышей кур. В постнатальный период же имеет место лишь увеличение числа специфических ультраструктур члеников фоторецепторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Боровягин В. Л. Биофизика, VII, 2, 154—163, 1962.
2. Вициков Я. А. Цитологические и молекулярные основы рецепции, Л., 1971.
3. Говардовский В. И., Харькевич Т. А. Архив анатом., гистол., и эмбр., 52, 1, 53—61, 1967.

4. Cohen A. In: The Structure of the Eye, New York—London, 1961, 151—158.
5. Coulomb A. Intern. Rev. Cytol., 4, 161—167, 1961.
6. Dowling J. E. In: The Structure of the Eye, New York—London, 1961, 85—98.
7. Peters J., Vonderofe A. R., Rowers Th. J. Exp. Zoology, 1958, 139—167.
8. Robertis E., Lasansky A. In: The Structure of the Eye, New York—London, 1961, 29—48.
9. Sjöstrand F. S. In: The Structure of the Eye, New York—London, 1961, 1—28.

ფოტორეცეპტორების ულტრასტრუქტურის ჩამოყალიბება ქათმის ჩანასახების ბაღურის დიფერენცირების პროცესში

ბ. ჯანელიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რ ე ზ ი უ მ ე

შესწავლილია საკითხი ფოტორეცეპტორების ულტრასტრუქტურის ჩამოყალიბების შესახებ ქათმის ჩანასახების ბაღურის დიფერენცირების დროს ემბრიონალური განვითარების მანძილზე და პოსტნატალურ პერიოდში.

ნაჩვენებია, რომ ემბრიონალური განვითარების შუა საინკუბაციო პერიოდში (განვითარების მე-11 დღე), ადგილი აქვს ფოტორეცეპტორების შინაგანი სეგმენტის ორგანოიდების ფორმირებას (ელიპსოიდი და პარაბოლოიდი) და მხოლოდ ერთი-ორი დღის გავლის შემდეგ (ინკუბაციის მე-13 დღე) იწყებს ჩამოყალიბებას კოლუმებისა და ჩხირების გარეგანი სეგმენტი.

განვითარების მე-17 დღეს ფოტორეცეპტორების ულტრასტრუქტურა ძირითადად მსგავსია დეფინიტიური ბაღურის ფოტორეცეპტორების ულტრასტრუქტურისა. განვითარების ამ სტადიაზე მხედველობის უჯრედის გარეგანი სეგმენტი წარმოდგენილია პლაზმატური მემბრანის დისკოების დიდი რიცხვით. კარგად არის განვითარებული ელიპსოიდი და პარაბოლოიდი. გაზრდილია სინაპსური კავშირების რაოდენობა ფოტორეცეპტორებსა და ბაღურის ბიპოლარულ უჯრედებს შორის. განვითარების მომდევნო დღეებში და პოსტნატალურ პერიოდში ადგილი აქვს მიტოქონდრიების როგორც ზომის, ისე რაოდენობის მომატებას და აგრეთვე ენდოპლაზმატური ბადის ელემენტების რაოდენობის გაზრდას. იზრდება აგრეთვე ფოტორეცეპტორების გარეგანი სეგმენტის დისკოების მემბრანების რიცხვი.

THE ULTRASTRUCTURAL FORMATION OF PHOTORECEPTORS OF CHICK EMBRYO DURING THE DIFFERENTIATION OF RETINA

Kh. N. JANELIDZE

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

Summary

The ultrastructural formation of photoreceptors of chick embryo is studied during the embryonal and postnatal differentiation of retina.

It is shown that during the middle period of embryonal differentiation (the 11th day of development) the organoids of the inner segment of photoreceptors (ellipsoid and paraboloid) are formed and only 1 or 2 days later (the 13th day of incubation) the outer segment of the cone and rod begins to develop.

On the 17th day of development the ultrastructure of receptors resembles that of the rod and cone of definite retina. At this stage of development the outer segment of photoreceptor is represented by plasma membranes with a great number of discs. The ellipsoid and paraboloid are well developed. The number of synaptic junctions between the body of photoreceptor and bipolar cells of retina is increased. During the following days of development and postnatal period the number and size of mitochondria as well as the number of elements of endoplasmatic reticulum are increased. The number of membranes of discs of the outer segment of photoreceptors is also increased.

УДК 576.3.577.95

ЦИТОЛОГИЯ

СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ СВЯЗЕЙ В КУЛЬТУРЕ НЕРВНОЙ ТКАНИ

И. К. Сванидзе

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

Поступила в редакцию 19.3.1976

Рассмотрены вопросы, связанные с дифференцировкой и сохранением специфических признаков глиальных клеток в тканевой культуре. Описаны особенности образования отростков и волокнистой субстанции клетками астроцитарной глии и движение отростков олигодендроглиальных клеток. Дана характеристика колебательных изменений количества белка (сухого веса) в теле глиальных клеток, тесно связанная с пульсацией нейроглии. Показано, что благодаря межклеточным контактам осуществляется регуляция колебаний количества белка в телах контактирующих клеток, выражающаяся в синхронности этих колебаний. Нейротропные вещества нарушают ее, влияя на сократительную активность глиальных клеток.

Взаимовлияние клеток тесно связано со становлением и дифференцировкой межклеточных контактов. Для исследования связей между клетками нервной ткани в динамике, как и в других тканях, наиболее перспективным можно считать анализ превращений клеток в условиях тканевой культуры. На культивируемых фибриобластах исследованы многие стороны активности клеток, прямо или косвенно связанные с межклеточными контактами, благодаря чему стали известны основные принципы ориентированного движения клеток, контактного торможения, слияния клеток и реконструкции клеточных агрегатов [2, 25, 42, 29].

Возможность исследования поведения клеток нервной ткани в культуре обусловлена сохранением клетками специфических, четко выраженных реакций. К таким реакциям относится функциональная активность клеток, осуществление которой связано с сохранением имеющихся и формированием новых синаптических контактов между нейронами [53, 36]. Активности нейронов содействует присутствие в эксплантате глиальных клеток, отдельных мышечных волокон и фибробластов — элементов, играющих определенную роль в осуществлении биоэлектрической активности нейрона [50, 45]. Такие нейроны принимают участие в формировании в культуре отдельных областей головного мозга [32—35]. В то же время присутствие глиальных клеток, а также тканевая организация, вообще, не являются обязательными для нормального развития нервных клеток. Даже такое атипичное состояние, в котором находятся клетки в диссоциированной культуре, не влияет на их жизнеспособность. Более того, благодаря контактной ориентировке нейроны заново образуют связи с характерной для синапсов организацией [30, 36]. Установление этих контактов носит сложный характер. Благодаря предварительной ориентации, изолированные ней-

роны сначала находят соответствующие нервные клетки, после чего образуют синаптические связи. Осуществление агрегации клеток происходит благодаря контактам, образующимся между самими глиальными клетками и глиальными клетками и нейронами. В отличие от синаптических контактов межклеточные контакты, в которых принимают участие глиальные клетки, и их функциональное значение слабо изучены.

В настоящей статье описаны результаты превращений глиальных клеток, их структурные изменения в условиях тканевой культуры, в процессе нарушения существующих и становления новых межклеточных контактов. Особое внимание уделено функциональному значению связей между глиальными клетками. В этом аспекте значение приобретает сократительная способность глиальных клеток, поскольку сокращение клеточного тела создает условия для миграции внутриклеточного материала в отростки и, следовательно, в зоны контактов с другими клетками.

Изучение макроглиальных клеток в тканевых культурах расширило представление о структурных и функциональных возможностях клеток нейроглии. Изучение поведения глиальных клеток в условиях культивирования дало возможность описать особенности роста клеток нейроглии, взятых из различных отделов нервной системы [19—23, 3, 10, 11]. Выявлена высокая степень миграционной активности клеток олигодендроглии [28]. Учитывая разнородность эксплантата, особое внимание уделялось фазовости в выселении клеток глии [6]. В ряде работ [37, 51, 52, 41, 47] дана характеристика структуры глиальных клеток в условиях культивирования вне организма. Показано, что протоплазматические астроциты характеризуются ясно выраженной ячеистой цитоплазмой, переходящей на периферии в относительно короткие отростки. Волокнистые астроциты, мигрируя из состава эксплантата, чаще объединяются в анастомозирующие друг с другом группы клеток. Этот тип астроцитарной глии образует исключительное многообразие клеточных форм, отличающихся количеством и длиной отростков. Часто отдельные волокнистые астроциты, мигрировав из посеянного кусочка, образуют один или два длинных отростка (более 250 мкм) [43]. При дальнейшем увеличении количества отростков удается наблюдать образование подобными клетками обширных «волоконистых мембран». Вышедшие из состава эксплантата отдельные волокнистые астроциты прекращают движение и начинают образовывать многочисленные отростки, отходящие ореолом от тела клетки. Последние могут анастомозировать, образуя вблизи или на некотором удалении от клеточного тела стелющуюся по субстрату волокнистую массу. Волокна в ней, как правило, оказываются ориентированными в одном направлении. В связи с этим появление сети волокон происходит не равномерно вокруг эксплантата, а в тех участках, где обнаруживается миграция клеток.

В тех случаях, когда мигрировавшие из эксплантата волокнистые астроциты, проявляющие подобную активность, оказываются вблизи друг от друга, и образование волокнистой субстанции идет одновременно вокруг каждой клетки, их края могут сливаться, образуя лежащие изолированно от эксплантата волокнистые поля, площадь которых может достигать 22500 мкм². В ряде случаев вокруг отдельных астроцитов отростки образуют крупнопетлистую сеть, при помощи которой клетки сообщаются с эксплантатом. Развитие волокнистой массы вокруг астроцитов наблюдается обычно на 4-е сутки культивирования, после массовой миграции глиальных клеток. Однако при эксплантации материала, взятого от новорожденных животных, миграция отдельных глиальных клеток и, следовательно, образование системы волокон может наблюдаться и на более ранних этапах культивирования [16].

Описанное выше образование системы волокон вокруг астроцитов, очевидно, может быть отнесено, согласно существующей классификации [23], к первой группе экстенсивных разрастаний нейроглии. В то же время, в развитии сетевидных структур могут принимать участие изолированные астроциты, являющиеся центрами, вокруг которых формируется волокнистая субстанция [5]. Развитие системы волокон может служить критерием, наряду со сведениями о фазовости в миграции клеток, при классификации глиальных клеток, которые в ряде случаев не могут быть отнесены к какой-либо определенной группе [43] или же визуально сходны с нейронами.

Клетки олигодендроглии в условиях тканевой культуры длительное время сохраняют присущие им структурные особенности, выражающиеся в сравнительной малочисленности отростков, их узловатости и небольшой длине. Мигрируя из состава эксплантата, клетки олигодендроглии в зоне роста обычно образуют участки крупнопетливой сети за счет связи между отростками. Как показали прижизненные наблюдения, олигодендроглиальные клетки проявляют специфическую активность, выражающуюся в исключительной подвижности отростков.

Удавалось наблюдать изменения в характере связей между глиальной клеткой и нейроном, лежащим у края зоны роста эксплантата. Примыкавшая к основанию пирамидного нейрона олигодендроглиальная клетка на протяжении всего периода наблюдения (1,5 часа) оставалась неподвижной, но ее отростки находились в постоянном движении. В различных отделах тела глиальной клетки возникали цитоплазматические выпячивания, которые, увеличиваясь в длину, ветвились, наполняя на поверхность тела нейрона. Количество отростков постоянно менялось. Вновь возникшие отростки постепенно укорачивались и затем полностью исчезали [16]. Аналогичные наблюдения были сделаны и в отношении связей олигодендроглиальной клетки со стенкой капилляра.

Приведенные данные говорят о выраженной лабильности связей клеток олигодендроглии с нейронами и капиллярами в условиях *in vitro*, следствием чего является постоянное колебание площади контакта глиальной клетки с нейроном и стенкой капилляра. Эти факты приобретают особое значение при анализе метаболической взаимозависимости в системе «нейрон-сателлит» [38—40, 8].

Установление межклеточных контактов можно наблюдать на самых ранних этапах культивирования, в адаптационном периоде, когда происходит стабилизация структурных и обменных процессов [6]. Уже в течение первых 2 часов после помещения ткани в питательную среду наблюдается образование отростков глиальных клеток вокруг краевой зоны эксплантатов. Волокна, растущие из эксплантата, состоят из магистральных, сравнительно толстых волокон, соединяющихся между собой тонкими анастомозами. В некоторых участках эксплантатов рост волокон начинается выпячиванием, содержащим большое количество глиальных клеток. Однако последующий рост волокон может происходить без миграции клеток нейроглии [5].

Обращают внимание магистральные волокна, растущие из эксплантата и образующие на конечных участках мощные горизонтальные сплетения. На тотальных препаратах, обработанных по Эйнарсону, можно видеть слияние отдельных участков волокнистой субстанции в тонкую мембрану. Образование мембран происходит также на свободных концах магистральных волокон и их коллатералей, где образуются натекки цитоплазмы, постепенно переходящие в мембрану. В местах развития горизонтальных волокнистых сплетений обнаруживаются отдельные глиальные клетки или группы клеток. Эти клетки мало чем отличаются от обычных нейроглиальных клеток, вкрапленных

в массу нейропиля. Новообразование ткани, состоящей из волокнистого и клеточного компонентов, происходит двумя путями: в одних случаях вокруг эксплантатов образуется волокнистая сеть и позже в ее толщу мигрируют нейроглиальные клетки; в других — наблюдалось выселение клеточных элементов, принимающих участие в образовании волокнистой субстанции.

Помимо нейроглиальных клеток, входящих в состав зоны роста, в удалении от эксплантата можно обнаружить единичные изолированные глиальные клетки или группы клеток, характеризующиеся способностью образовывать отростки. Вероятнее всего, эти клетки попадают в питательную среду во время посева ткани. В течение первых 2 часов культивирования они активно образуют отростки, часть из которых достигает 700—800 мкм длины. Даже в тех случаях, когда клетки удалены друг от друга на расстояние 400—500 мкм, рост отростков строго ориентирован и почти всегда направлен в сторону соседней клетки. Растущие навстречу друг другу волокна контактируют и образуют (при участии нескольких клеток) волокнистую субстанцию. В отличие от вышеописанных волокнистых полей зоны роста, эта сеть не имеет связи с эксплантатом и, как правило, представлена в виде волокнистых островков. К 24-му часу культивирования строение периферии эксплантата меняется. Исчезают многочисленные волокна, особенно глубоко вдающиеся в питательную среду и определяющие ширину зоны роста. Обратному развитию подвергается также и волокнистая субстанция. Зона роста к этому времени представлена глиальными клетками, ранее мигрировавшими и продолжающими выселяться из эксплантата. Впоследствии периферийная часть эксплантата становится менее плотной, благодаря чему свободно просматриваются группы глиальных клеток и их связи. Процессы распада клеток и волокон зоны роста сменяются вторичным повышением миграционной активности клеток нейроглии. Дальнейшее культивирование приводит к сильному разрыхлению эксплантатов, в результате чего образуется однослойная глиальная сеть, состоящая из тел глиальных клеток, соединяющихся многочисленными отростками. Структура сети носит синцитиальный характер, типичной зоны роста в этих случаях нет, и растущую массу эксплантата представляет ее разрыхленная область.

Приведенные данные показывают, что специфическая активность глиальных клеток, культивируемых вне организма, проявляется в образовании многочисленных волокон и впоследствии — в создании волокнистой субстанции. Процессы новообразования отростков и образования межклеточных связей совпадают с увеличением концентрации цитоплазматической РНК в глиальных клетках [5]. Участие глиальных клеток в образовании отростков, а также фибриллярных структур в цитоплазме описано на более поздних этапах культивирования [23, 27, 9, 24]. Предполагается, что число отростков может быть связано с возрастом клетки [48].

Способность глиальных клеток к развитию волокнистых структур и образованию межклеточных контактов на ранних этапах культивирования, очевидно, отражает высокую реактивность этих клеток при репаративных процессах в условиях организма.

Рассматривая вопросы взаимоотношения между клетками нервной ткани, остановимся на функциональном значении контактов между глиальными клетками.

Многочисленные данные показывают, что специфическая деятельность глиальных клеток, особенно олигодендроглиальных, тесно связана с их способностью к ритмическим сокращениям [48, 43, 52].

Одно из проявлений функционального значения пульсации было установлено при изучении динамики количества белка (сухого веса) в глиальных клетках. Показано также значение межклеточных контактов в регуляции количества белка в контактирующих глиальных клетках [5, 17]. В экспериментах использована способность олигодендроцитов в культуре образовывать межклеточные контакты.

Процесс активной миграции олигодендроглиальных клеток приводит к нарушению межклеточных контактов, причем часть из них может восстанавливаться, хотя способность к образованию связей менее выражена, чем у астроцитов. Динамичность отростков и их структура в виде тонкой сети затрудняют определение сухого веса целой глиальной клетки, поэтому при определении тотального сухого веса используются данные, полученные суммарным определением сухого веса цитоплазмы тела клетки и ядра. Измерения сухого веса живых глиальных клеток через каждые 15 мин в течение 5 час непрерывного наблюдения позволили обнаружить колебания сухого веса в процессе жизнедеятельности клетки, причем особенности колебаний оказались характерными для каждой отдельной глиальной клетки.

Раздельное изучение сухого веса в пределах одной клетки показало, что ритмичность в колебании тотального сухого веса возникает в результате таких же изменений, происходящих в ядре и цитоплазме.

Сопоставление изменений площади ядра и цитоплазмы с изменениями сухого веса обнаружило их строгую однонаправленность, поэтому, несмотря на выраженные колебания сухого веса, концентрация белковых веществ обычно остается постоянной. Максимальная амплитуда изменений сухого веса ядра и цитоплазмы составляет 60% от уровня сухого веса, зафиксированного в течение первых 15 мин после начала эксперимента. В отдельных клетках можно наблюдать резкое снижение сухого веса ядра и цитоплазмы или же только цитоплазмы. В этом случае колебательные изменения сохранялись, хотя первоначальный уровень сухого веса не восстанавливался.

Особое внимание было обращено на характер динамики сухого веса клеток, находящихся в контакте друг с другом. Этот контакт может быть образован отростками клетки, соприкосновением клеточных тел или же отростками и телом соседней клетки. Изучение сухого веса контактирующих клеток дает возможность считать, что устанавливаемый клетками контакт носит функциональный характер. Особенность заключается в синхронном колебании сухого веса во всех клетках, объединенных при помощи отростков в единую систему. Так, например, определение коэффициента корреляции изменений сухого веса (R) в экспериментах с изолированно лежащими клетками выявило отсутствие синхронности (R от 0,04 до 0,1), в то время как в контактирующих клетках колебания однонаправлены (R от 0,7 до 1).

В основе синхронного колебания сухого веса тела контактирующих клеток лежат такие же взаимозависимые однонаправленные колебания сухого веса ядер и цитоплазмы. Существует зависимость динамики сухого веса между ядрами и цитоплазмой соседних клеток. Рассмотрим возможные причины ритмического колебания сухого веса цитоплазмы в каждой изолированно лежащей клетке и синхронного взаимозависимого колебания сухого веса в контактирующих клетках. Можно было бы предположить, что в основе колебания сухого веса лежит ритмический синтез белка с его последующим распадом или же периодическое колебание сухого веса тела клетки связано с ритмической миграцией цитоплазмы из тела клетки в отростки и обратно.

Для выяснения роли синтеза белка были выполнены предварительные эксперименты с введением в питательную среду пуромидина. Сог-

ласно существующим данным, инкубации в течение 15 мин в среде с пуромидином (50 μ /мл) достаточно для полного исчезновения полирибосом в клетках *HeLa* [54]. Интерферометрия показала, что введение пуромидина не нарушает динамики сухого веса цитоплазмы и ядра олигоцитов в течение 4,5 час наблюдения.

С другой стороны, прижизненные наблюдения над олигоцитами обнаружили тесную связь между сухим весом тела клетки и числом отростков. Благодаря лабильности отростков их число меняется за счет ветвления существующих, появления новых, частичного или полного втягивания или же их слияния, что приводит к соответствующему изменению сухого веса тела клетки. Это находит подтверждение в прямой зависимости, существующей между колебаниями сухого веса тела клетки и ее площади.

Таким образом, подъем и падение уровня сухого веса цитоплазмы тела олигодендроглиальных клеток, очевидно, не связаны с новообразованием белков и их последующим распадом, а зависят от перераспределения белка в пределах клетки благодаря миграции цитоплазмы из тела в отростки и обратного развития последних. Можно также допустить, что важную роль в миграции белка играет способность олигодендроглиальных клеток к пульсирующим сокращениям [44, 46, 49]. С другой стороны, колебательные изменения сухого веса ядер, в свою очередь, влияют на уровень белка в цитоплазме благодаря его перемещению из ядра в цитоплазму и обратно. Характер колебания площади ядер показывает, что и для ядер характерна пульсация, с которой связана миграция белковых веществ.

Заслуживает внимания возникновение синхронного однонаправленного ритма в изменении сухого веса ядра и цитоплазмы во всех клетках, сохраняющих контакт друг с другом. Исходя из сказанного, следовало допустить существование межклеточной регуляции колебания сухого веса тела глиальных клеток.

Можно было также предполагать важную роль межклеточных контактов в этой регуляции. Дальнейшее изучение колебаний количества белка подтвердило это предположение [18].

Было допущено, что нарушение целостности контакта должно привести к потере синхронности изменений сухого веса в этих клетках. Однако из-за плотного соприкосновения отростков глиальных клеток, при котором ширина межклеточной щели достигает лишь 5—10 нм, вместо механического нарушения межклеточной связи было использовано облучение одной из контактирующих клеток ультрафиолетовыми лучами. Облучение приводит к димеризации пиримидиновых остатков и затем — к гибели клетки [1, 13, 14, 4]. Энергия ультрафиолетового излучения в пределах 270—380 нм за 1 мин составляла 0,78 эрг/мм². Ультрафиолетовые лучи концентрировались на площади до 10—20 мкм в диаметре, что было достаточно для выделения из группы клеток и последующего облучения тела одной глиальной клетки.

Предварительно были проведены опыты по определению времени, необходимого для повреждения клеток УФ-лучами. Проводилось тотальное облучение глиальных клеток (цитоплазмы и ядра) в интерфазе. Эксперименты показали, что признаки нарушения миграции цитоплазмы и локомоторной активности наступают вслед за облучением. Так, например, опыты над клетками, обладающими выраженной двигательной активностью (макрофагами и эпендимной глией), обнаружили, что для полного торможения движения отростков у макрофагов и нарушения работы реснитчатого аппарата эпендимных клеток достаточно облучения УФ-лучами от 5 до 30 мин. Результаты облучения эпендимных клеток не всегда однородны и зависят от состояния объекта. Для

прекращения мерцательных движений ресничек пласта эпендимы требуется значительно большее время (20—30 мин), чем при облучении группы или изолированных эпендимных клеток (2—5 мин); что, очевидно, связано с нарушением целостности нормальной структуры ткани, необходимой для сохранения резистентности по отношению к УФ-облучению.

Для выявления роли межклеточных контактов в синхронизации колебаний сухого веса определялся сухой вес тела мигрировавших из состава эксплантата глиальных клеток, но сохранявших связь друг с другом при помощи отростков. После определения через каждые 15 мин в течение 2 час сухого веса обеих контактирующих клеток одна из них облучалась УФ-лучами, после чего сухой вес измерялся вновь. Результаты экспериментов показали, что облучение клетки УФ-лучами ведет к нарушению ритмичности колебаний и падению сухого веса тела глиальной клетки. Эти нарушения сохранялись и в последующие сроки эксперимента.

Однако изменение динамики сухого веса не ограничивалось облученной клеткой и распространялось на контактирующую с ней необлученную клетку. Сходные изменения претерпевают объемы тел обеих клеток. Такие четкие результаты оказались характерными для пар глиальных клеток, связанных при помощи отростков. В случае более сложных систем, состоящих из трех или более клеток, облучение давало иные результаты. При взаимном контакте трех глиальных клеток облучению подвергались две клетки (контакт с необлученной клеткой осуществлялся в области отростка и тела). Действие УФ-лучей вело, как в предыдущих экспериментах, к падению сухого веса в облученных клетках. Однако в интактной глиальной клетке такие же изменения обнаружены не были.

Полученные данные показывают, что при нарушении динамики колебаний сухого веса глиальной клетки аналогичные изменения могут быть обнаружены в контактирующей с ней интактной клетке. Последнее указывает на важную роль межклеточных контактов в синхронизации прижизненных колебаний сухого веса глиальных клеток.

Характерно, что динамика сухого веса глиальных клеток меняется под действием нейротропных веществ. Этот факт приобретает особое значение, так как нейротропные вещества оказывают влияние на двигательную активность глиальных клеток [15]. Так, например, введение морфина в питательную среду угнетало миграцию астроцитов и олигодендроглины в эксплантатах, взятых у новорожденных и взрослых животных. Результат одинаков как при инкубации в течение 30 мин, так и при инкубации в течение 2 час.

Морфин угнетающе влияет и на другой вид двигательной активности — на локомоторную функцию реснитчатого аппарата эпендимной глины. Эпендимная глина крысы обладает мощным реснитчатым аппаратом с ясно выраженными базальными субнуклеарными осмиофильными тельцами [31] и в условиях тканевой культуры проявляет свойства, характерные для поляризованной структуры [21]. Мерцательный эффект эпендимных клеток устойчив и сохраняется при культивировании в течение 130 дней [26]. При введении морфина в зависимости от времени инкубации и концентрации раствора можно наблюдать различную степень активности, вплоть до полной остановки реснитчатого аппарата. Иные результаты были получены при введении в питательную среду стрихнина и серотонина. Эти агенты оказывают воздействие на различные виды двигательной активности глиальных клеток. Стрихнин, действуя на эксплантат в течение 2 час, приводит к стимуляции миграционной способности макроглиальных клеток. Причем это более вы-

ражено в эксплантатах, взятых от новорожденных животных. По данным литературы [12], действие стрихнина более выражено в раннем возрасте.

Эти результаты объясняют эффект нарушения синхронности колебаний сухого веса контактирующих клеток при введении в питательную среду нейротропных веществ. Действуя на сократительную активность глиальных клеток, нейротропные вещества меняют ритм миграции цитоплазмы из тела клетки в отростки и обратно, что ведет к нарушению синхронности колебаний сухого веса. Так, например, введение в питательную среду морфина, стрихнина и серотонина существенно снижает коэффициент корреляции изменений сухого веса (до введения $R=1$, после введения $R=0,3$).

Изложенные данные позволяют представить особенности формирования межклеточных контактов среди глиальных клеток.

Астроциты и олигодендроглиальные клетки в условиях тканевой культуры сохраняют способность к специфической активности. Активность астроцитов в области зоны роста выражается в развитии отростков, благодаря которым вокруг клеток образовывается система волокон. Вокруг астроцитов, находящихся в непосредственной близости, волокна образуют плотную субстанцию. В пользу новообразования многочисленных волокон свидетельствует также повышение в этот период концентрации цитоплазматической РНК. Активность отростков олигодендроглиальных клеток проявляется в установлении контактов между самими олигоцитами, а также в установлении контактов с нервными клетками. Для таких связей характерна лабильность.

Контакты, образованные между глиальными клетками с помощью отростков, помимо механической роли, принимают участие в осуществлении обменных процессов, одним из проявлений которых является регуляция колебательных изменений количества белка (сухого веса) в контактирующих клетках. Полученные в последнее время данные [18] показали, что описанные многими исследователями ритмические сокращения глиальных клеток [43, 52] тесно связаны с такими же ритмическими колебаниями количества белка (сухого веса) в теле клетки. При этом оказалось, что информация об особенностях колебания количества белка в одной глиальной клетке посредством межклеточных контактов может передаваться в соседние глиальные клетки, благодаря чему осуществляется корреляция колебаний в системе глия-глия.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вальдштейн Э. А., Жестяников В. Д. Цитология, 9, 1, 1—20, 1967.
2. Васильев Ю. М., Маленков А. П. В кн.: Клеточная поверхность и реакции клетки, «Наука», М., 1968.
3. Винников Я. А. ДАН СССР, 107, 589—593, 1956.
4. Воронкова Л. Н. Автореф. канд. дисс., М., 1972.
5. Дидимова Е. В., Сванидзе И. К. Цитология, 14, 10, 1279—1283, 1972.
6. Ененко С. О., Шунгская В. Е. Цитология, 6, 5, 639—642, 1964.
7. Залкинд С. Я., Заславский В. Г. Цитология, 4, 5, 519—529, 1962.
8. Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии, «Наука», Л., 1972.
9. Пыльдвере К. И. Уч. записки ТГУ, 143, 326—337, 1963.
10. Пыльдвере К. И. Архив анат., гист. и эмбриол., 57, 9, 58—67, 1969.
11. Пыльдвере К. И. Архив анат., гист. и эмбриол., 60, 1, 27—38, 1971.
12. Розанова В. Д. Вопросы нейрофизиологии, «Медицина», М., 1966.
13. Сахаров В. Н., Воронкова Л. Н. Структура и функция клеточного ядра, «Наука» М., 1967.

14. Сахаров В. Н., Воронкова Л. Н. Цитология, 16, 3, 386—389, 1974.
15. Сванидзе И. К., Брегвадзе И. А. Архив АГЭ, 15, 10, 3—12, 1968.
16. Сванидзе И. К., Брегвадзе И. К. Цитология, 10, 8, 1036—1042, 1968.
17. Сванидзе И. К., Дидимова Е. В. Цитология, 16, 2, 187—191, 1974.
18. Сванидзе И. К., Дидимова Е. В. Цитология, 17, 10, 1226—1228, 1975.
19. Хлопин Н. Г. Архив анат., гист. и эмбриол., 22, 3, 279—289, 1939.
20. Хлопин Н. Г. Культура ткани, «Наука» Л., 1940.
21. Хлопин Н. Г. ДАН СССР, 31, 7, 703—706, 1941.
22. Хлопин Н. Г. *Общебиологические и экспериментальные основы гистологии*, М.—Л., 1946.
23. Хлопин Н. Г. Ж. общ. биологии, 8, 6, 473—495, 1947.
24. Цыпкин Л. Б. Ж. общ. биологии, 25, 108—114, 1964.
25. Abercrombie M. Nat. Cancer Inst. Monograph., 26, 249—277, 1967.
26. Arinci K. Z. mikr. anat. Forsch., 69, 3, 305—309, 1963.
27. Bairati A. In: *Biology of Neuroglia*. Springfield, 66—74, 1958.
28. Berg O., Köllen B. J. Neuropath. exp. Neurol., 18, 3, 458—467, 1959.
29. Berry M., Hollingworth T. Experientia, 29, 2, 204—207, 1973.
30. Bird M., James D. Z. Zellforsch., 140, 2, 203—216, 1973.
31. Brightman M. W., Palay S. L. J. Cell. Biol., 19, 2, 415—420, 1963.
32. Garber B. B., Moscona A. A. J. Exp. Zool., 155, 179, 202, 1964.
33. Garber B. B., Kellar E., Moscona A. A. J. Exp. Zool., 168, 455—472, 1968.
34. Garber B. B., Moscona A. A. J. Cell. Biol., 43, 2, F. 2, 41a—42a, 1969.
35. Garber B. B., Moscona A. A. Develop. Biol., 27, 235, 243, 1972.
36. Fischbach G., Dicher M. Develop. Biol., 37, 1, 100—116, 1974.
37. Hild W. Z. Zellforsch., 47, 127—146, 1957.
38. Hyden H. IV Int. Congr. Biochem., 3, 64—89, 1959.
39. Hyden H. In: *Brain Function VII RNA and Brain Function Memory and Learning*. Amsterdam; 29—68, 1964.
40. Hyden H. In: *Neuroglia*, Amsterdam, 179—217, 1967.
41. Klatzo J., Miguel J. J. Neuropath. exp. Neurol., 19, 3, 475—487, 1960.
42. Lodin Z., Booher J., Kasten F. Exp. Cell. Res., 59, 291—298, 1970.
43. Lumsden C. In: *Biology of Neuroglia*. Springfield, 141—161, 1958.
44. Lumsden C., Pomerat C. M. Exp. Cell. Res., 2, 1, 103—115, 1951.
45. Marilin L. Develop. Biol., 33, 2, 268—284, 1973.
46. Murrey M. R. In: *Biology of Neuroglia*, Springfield, 176—190, 1958.
47. Nakai J. Z. Zellforsch., 52, 4, 427—449, 1960.
48. Nakai J. In: *Morphology of Neuroglia*, Tokyo, 1963.
49. Nakazawa T. In: *Morphology of Neuroglia*. (J. Nancei, ed.) Springfield, 103—120, 1963.
50. Oh T., Johnson D., Kim S. Science, 178, 4067, 1298—1300, 1972.
51. Okamoto M. Z. Zellforsch., 47, 3, 269—287, 1958.
52. Pomerat C. M. In: *Biology of Neuroglia*. Springfield, 162—175, 1958.
53. Rees R., Bunge R. J. Comp. Neurol., 157, 1, 1—11, 1974.
54. Soklik W. K., Becker Y. J. Mol. Biol., 12, 1, 225—241, 1965.

უჯრედშორისი კონტაქტების სტრუქტურული და ფუნქციური
თავისებურებანი ნერვული ქსოვილის კულტურაში

ი. სვანიძე

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

რეზიუმე

ნაშრომში განხილულია ქსოვილის კულტივირების პირობებში გლიური
უჯრედების დიფერენცირებისა და სპეციფიკური ნიშნების თავისებურებანი.

აღწერილია ასტროციტების მიერ მორჩებისა და ბოქკოვანი სუბსტანციის წარ-
მოქმნა და ოლიგოდენდროგლიური უჯრედების მორჩების მოძრაობის დინამი-
კა. გლიური უჯრედების სხეულში ცილის რაოდენობის მერყეობა (შზრალი
წონა) მკიდროდ არის დაკავშირებული ნეიროგლიური უჯრედების პულსაციას-
თან. ნაჩვენებია, რომ უჯრედშორისი კონტაქტების საშუალებით წარმოებს
ცილის რაოდენობის მერყეობის რეგულაცია კონტაქტირებულ უჯრედებში, რაც
ამ მერყეობის სინქრონიზაციაში გამოიხატება. ნეიროტროპული ნივთიერებე-
ბი მოქმედებენ გლიური უჯრედების შეკუმშვის აქტივობაზე და იწვევენ სინ-
ქრონიზაციის დარღვევას.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL PECULIARITIES OF INTERCELLULAR CONNECTIONS IN NERVE TISSUE CULTURE

I. K. SVANIDZE

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

Summary

The question of differentiation and persistence of specific properties of
glial cells in tissue culture is considered. The peculiarities of development
of processes and fibre substance in the astrocyte glial cells and the dynamics
of oligodendroglial cell processes are described. The pattern of oscillato-
ry changes in the amount of protein (dry mass) of glial cell bodies closely
related to the pulsation of neuroglia is also described. It has been demon-
strated that due to the intercellular contacts the regulation of fluctuation of
protein amount in the bodies of the contacting cells, as evidenced by the
synchronism of this fluctuation, is effected. Neurotropic drugs appeared to
interfere with this synchronism affecting the contractile activity of the glial
cells.

УДК 616—018

ПАТОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ

ВЛИЯНИЕ РАЗНОНАПРАВЛЕННЫХ ОДНОКРАТНЫХ И МНОГОКРАТНЫХ ПРОДОЛЬНЫХ ПЕРЕГРУЗОК НА ГИСТОСТРУКТУРУ ЛЕГКИХ

В. К. Этерия

Квезанская больница, Ткварчели

Поступила в редакцию 29.12.1975

На 200 кроликах-самцах в экспериментах на центрифуге изучали воздействие разнонаправленных, различных по величине и времени ускорений на гистоструктуру легких. Гистологическими методами исследования обнаружены грубые изменения как в сосудистой системе, так и в паренхиме легких, образование аневризматических выпячиваний сосудов, кровоизлияния, раскрытие артерио-венозных анастомозов, отек легких в сочетании с зональной эмфиземой. Обнаруженные изменения, по мнению автора, зависят не только от положения животных на центрифуге, величины перегрузок и времени воздействия, но и от вращения подопытных животных по часовой и против часовой стрелки.

Устойчивость к продольным перегрузкам в значительной степени зависит от состояния органов дыхания. Рядом работ установлено, что при продольных и поперечных перегрузках нарушаются кровообращение в малом круге и функции внешнего дыхания, что, в свою очередь, приводит к гипоксии и гипоксии. При действии переносимых организмом ускорений эти сдвиги достаточно хорошо компенсируются и поддаются тренировкам. Однако эти функциональные, переносимые организмом, сдвиги вызывают в легких ряд гистоструктурных нарушений, которые могут быть обнаружены лишь гистологическими методами исследования.

Работ морфологического характера, касающихся действия перегрузок на строение легких, немного и в них, в основном, изучена патология при действии поперечных ускорений [1, 5, 2, 6, 4].

Целью настоящей работы было изучение в эксперименте влияния продольных, разнонаправленных по оси и по вектору ускорений на гистоструктуру легких у кроликов.

Исследования выполнены на 200 кроликах-самцах, которые подвергались перегрузкам в направлении голова-таз брюхом вниз и брюхом вверх, таз-голова брюхом вниз и брюхом вверх. Во всех четырех положениях кролики подвергались вращению на центрифуге слева направо, по часовой стрелке и справа налево против часовой стрелки. В каждой из восьми экспериментальных моделей проведены по три серии опытов.

В первой серии опытов кролики подвергались перегрузкам в 10g в течение 5 мин. Большинство животных данной серии погибли.

Во второй серии опытов кролики подвергались перегрузкам в 2g в течение 20 мин. Большинство кроликов к этому сроку воздействия также погибли, а остальные животные забивались в разные сроки после окончания опытов.

В третьей серии опытов кролики подвергались перегрузкам в 2g в течение 10 мин с повторными ежедневными перегрузками на протяжении 10—15 дней. Животные этой серии забивались сразу же после окончания опытов и через 1, 10, 15, 20, 25, 30, 60 суток.

Производились гистологические исследования препарата легкого. Для отчетливого выявления сосудистой системы производили его инъекцию красящими веществами с последующим просветлением срезов. Срезы ткани легкого обрабатывались по общепринятым в гистологии методам и окрашивались гематоксилином и эозином.

Как и следовало ожидать, наиболее грубые изменения в легких получены в I и II сериях опытов.

Модель I. Фиксация на плече центрифуги кроликов головой к периферии. Животные вращались в сидячем положении слева направо, по часовой стрелке. В левом легком отмечается довольно выраженное полнокровие сосудов. Артерии и особенно вены резко расширены, их стенки лишены характерных складок. На плевральной поверхности в прикорневой зоне отмечены кровоизлияния. В просвете крупных бронхов обнаруживаются свернувшиеся массы. На значительном протяжении легочной ткани просветы альвеол выполнены бесклеточными белковыми массами, что является проявлением отека легких (рис. 1). Мес-

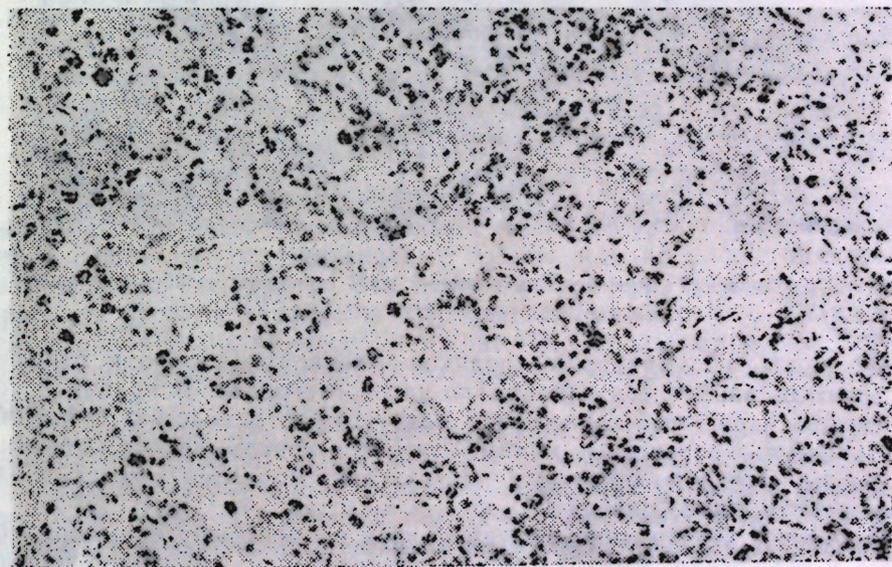


Рис. 1. Заполнение альвеол левого легкого белковыми массами. Отек легкого. Объектив 10. Гомаль 2

сами альвеолы и альвеолярные ходы выглядят резко растянутыми с разрывами межальвеолярных перегородок. Эти участки легочной ткани представляют собой зональную эмфизему легких. На ряде препаратов выявлены артерио-венозные анастомозы, последние деформированы, чаще всего за счет венозной его части. Легочная паренхима правого легкого на большом протяжении безвоздушная. Это состояние обусловлено частичным спадением альвеол и формированием ателектаза,

а также вследствие выхода в альвеолы бесклеточной свернувшейся серозной жидкости. Просветы крупных бронхов, как правило, свободны. В просветах малых бронхов и бронхиол также содержится серозная жидкость. Кровеносные сосуды умеренно расширены.

Модель II. Кролики вращались головой к периферии, животом вниз, справа налево, против часовой стрелки. В правом легком обнаружено выраженное расширение кровеносных сосудов. Часть альвеол содержит свернувшуюся серозную жидкость. В ткани правого легкого в стенке вены среднего диаметра обнаружено образование двух микроаневризм (рис. 2). На всем протяжении левого легкого отмечается значительное понижение воздушности вследствие спадения стенок альвеол и формирования микроателектаз. Просветы бронхов свободны. Плевральная поверхность чистая.

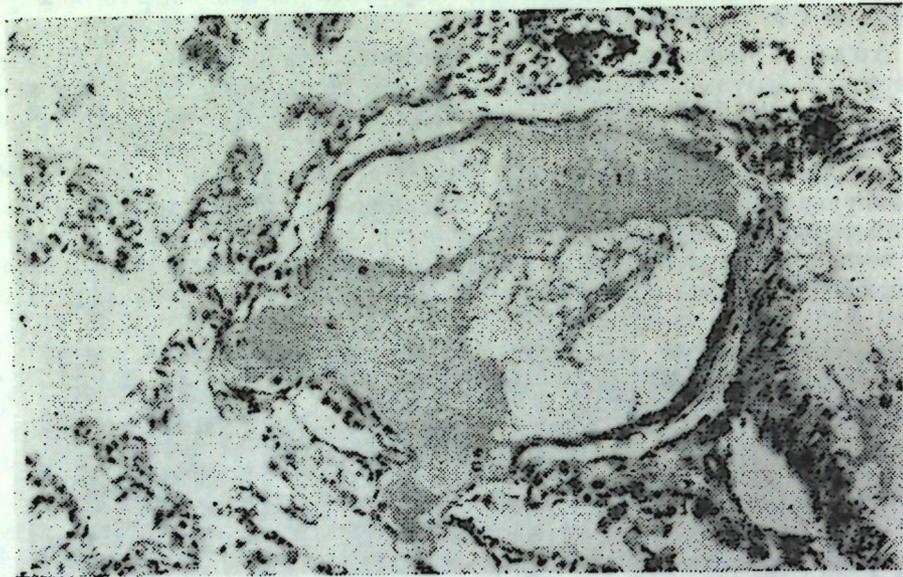


Рис. 2. Образование микроаневризм в стенке вены среднего калибра в правом легком. Объектив 20. Гомаль 2

Модель III. Вращение кроликов тазовой областью к периферии, животом вниз, слева направо, по часовой стрелке. В правом и левом легком паренхима пониженной воздушности вследствие спадения части альвеол. Кровеносные и лимфатические сосуды легких умеренно расширены. Просветы бронхов и альвеол правого легкого местами заполнены белковыми массами.

Модель IV. Кролики фиксировались на центрифуге тазовой областью к периферии, животом вниз и подвергались вращению против часовой стрелки. В правом и левом легком ткань резко пониженной воздушности в связи со спадением большей части альвеол. Среди измененной таким образом легочной паренхимы имеются раздутые воздушные альвеолы и альвеолярные ходы. Кровеносные сосуды в левом легком расширены более значительно, чем в правом. Просветы крупных бронхов свободны. Вместе с тем, в части бронхиол содержатся свернувшиеся белковые массы, смешанные с форменными элементами крови.

Модель V. Вращение кроликов головой к периферии, животом вверх, слева направо, по часовой стрелке. В правом легком отмечена значительная гиперемия сосудов как мелкого, так и крупного диамет-

ров (рис. 3). Выявлены довольно распространенные участки паренхимы, в которых просветы альвеол заполнены свернувшейся белковой жидкостью. В легком отмечаются эмфизематозные участки при наличии многочисленных перерастянутых альвеол и альвеолярных ходов. Сосуды левого легкого повсюду умеренно расширены. Большая часть альвеол выполнена серозной свернувшейся жидкостью, нередко с примесью форменных элементов крови, включая эритроциты. Местами обнаружены очаговые микроателектазы. Просветы бронхов свободны.

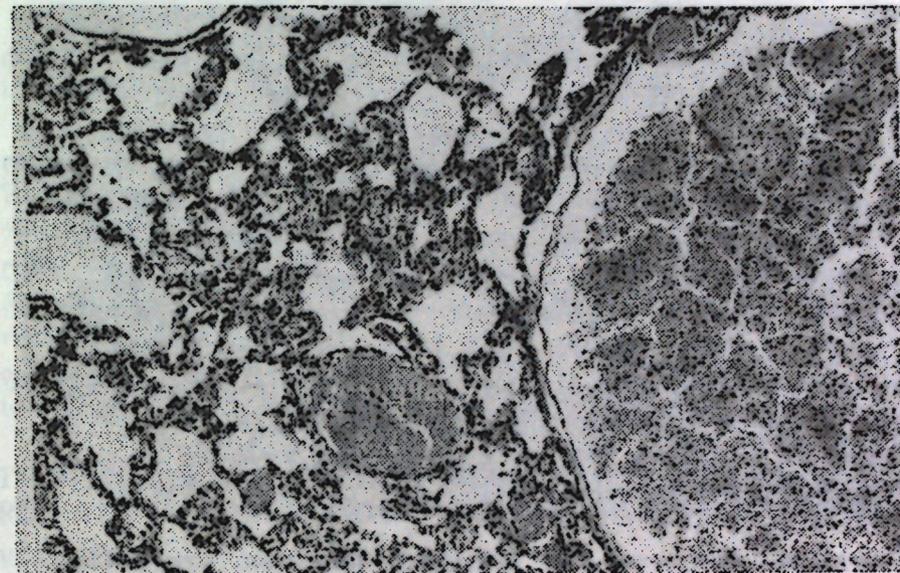


Рис. 3. Резко гиперемизированные сосуды в правом легком. Объектив 10. Гомаль 2

Модель VI. Вращение кроликов головой к периферии, животом вверх, справа налево, против часовой стрелки. Резко выражены изменения в левом легком. Кровеносные сосуды, как правило, значительно полнокровны, расширены. Это относится к сосудам всех диаметров. Просветы бронхов заполнены свернувшейся жидкостью. Практически вся легочная ткань безвоздушная (рис. 4). Небольшие группы альвеол, содержащие воздух, растянуты, отмечаются разрывы межальвеолярных перегородок.

На большом протяжении исследуемой ткани правого легкого паренхима пониженной воздушности. В просвете альвеол содержится, как правило, свернувшаяся белковая жидкость с примесью форменных элементов крови. Оставшиеся воздухосодержавшими альвеолы резко растянуты, имеют полигональную форму. Кровеносные сосуды полнокровны, отмечается их умеренное расширение.

Модель VII. Вращение кроликов производили тазовой областью к периферии, животом вверх, слева направо, по часовой стрелке.

В левом легком имеет место значительная гиперемия сосудов всех диаметров, особенно артериол. Просветы части бронхов выполнены бесклеточными свернувшимися массами. Большая часть легочной паренхимы в просвете альвеол содержит белковую жидкость. Оставшиеся воздушными альвеолы раздуты, межальвеолярные перегородки разорваны. Гиперемия сосудов в правом легком слабо выражена. Просветы бронхов свободны. Просветы альвеол содержат свернувшуюся белковую жидкость.

Модель VIII. Вращение кроликов тазовой областью к периферии, животом вверх, справа налево, против часовой стрелки. Легочная паренхима на большом протяжении безвоздушна в связи со спадением альвеол. Кровеносные сосуды умеренно расширены, просветы бронхов свободны. Отмеченные изменения в большой степени выражены в правом легком.

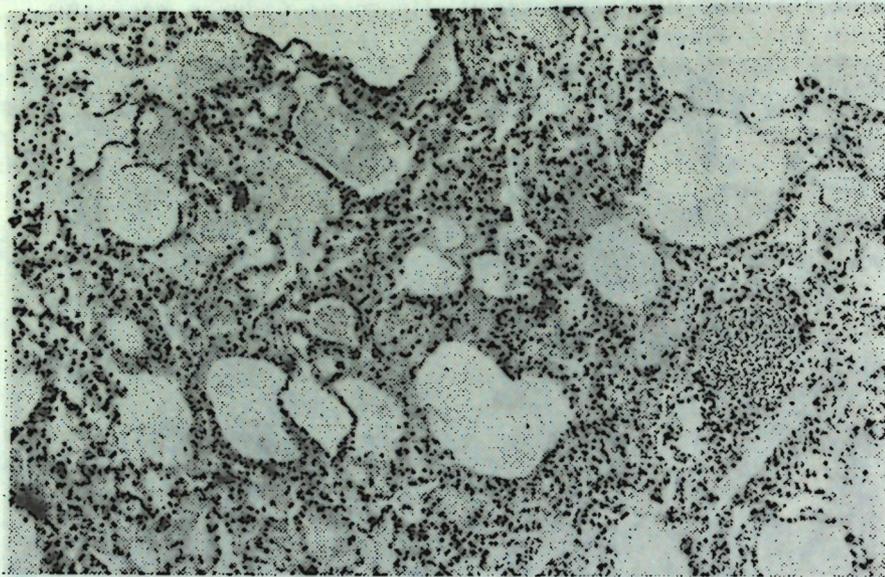


Рис. 4. Расширение альвеол среди безвоздушной ткани левого легкого. Объектив 10. Гомаль 2

На основании полученных данных можно сделать вывод, что воздействия продольных ускорений приводят к значительной перестройке гистоструктуры легких. Если даже обнаруженные изменения компенсируются организмом, то изменения в легких морфологического характера остаются долгое время.

Необходимо подчеркнуть, что при продольных перегрузках разного направления вращения животных по часовой и против часовой стрелки приводят к неоднородным изменениям в ткани легкого.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кисилев А. А. Проблемы космической биологии, 2, 231—237, 1962.
2. Королев Ю. Н. В кн.: Авиационная и космическая медицина, «Наука» М., 1963, 291—293.
3. Королев Ю. Н. Проблемы космической биологии, 6, 271—275, 1967.
4. Котовский Е. Ф., Шимкевич Л. Л. Проблемы космической биологии, 15, 5—147, 1971.
5. Петрухин В. Г. Проблемы космической биологии, 11, 128—139, 1962.
6. Петрухин В. Г. В кн.: Авиационная и космическая медицина, «Наука» М., 1963, 391—394.
7. Gauer O. H., Luidema G. D. Gravitational stress in aerospace medicina. London, 1961.
8. Glaister D. H. Aerospace Med., 34, 3: 256, 1963.

სხვადასხვა მიმართულებით, ერთჯერადი და მრავალჯერადი ბრძივი მიმართულებით გადატვირთვების გავლენა ფილტვის ჰისტოლოგიურ სტრუქტურაზე

ვ. მთერია

კვეზანის საავადმყოფო, ტყვარჩელი

რეზიუმე

ავტორმა 200 მამალ შინაურ კურდღელზე, ცხოველის ცენტრიფუგაზე ტრიალით შეისწავლა ტრიალის სხვადასხვა მიმართულებით, სხვადასხვა ძალი-სა და აჩქარების სისწრაფის ზემოქმედება ფილტვის ჰისტოლოგიურ სტრუქტურაზე.

ჰისტოლოგიური მეთოდებით გამოყენებით აღმოჩნდა ტლანქი ცვლილებები ფილტვის როგორც სისხლძარღვოვან სისტემაში, ისე მის პარენქიმაში: სისხლძარღვების ანევიზმული წარმონაქმნები, სისხლჩაქცევები, არტერიოვენური ანასტომოზების გახსნა, ფილტვის შეშუპების მოვლენები, რომლებსაც ზედ ერთოდა ზონალური ემფიზემა. ეს ცვლილებები, ავტორის აზრით, დამოკიდებულია არა მარტო იმაზე, თუ როგორია ცხოველების მდებარეობა ცენტრიფუგაზე და როგორია ტრიალის ძალა ან აჩქარების სისწრაფე, არამედ იმაზედაც, თუ რა მიმართულებით ბრუნავდნენ ცხოველები — საათის ისრის მიმართულებით, თუ მის საწინააღმდეგოდ.

THE INFLUENCE OF MULTIDIRECTIONAL, MOMENTANEOUS AND REPEATED OVERLOADS ON THE HISTOSTRUCTURE OF LUNGS

V. K. ETERIA

Kvezani hospital, Tkvarcheli, Georgian SSR

Summary

In the experiments with 200 bucks the influence of rotation on the centrifuge in various directions, with different intensity and velocity of acceleration on the histostucture of lungs has been studied.

By application of histological methods considerable changes have been detected in the vascular system and parenchyma of lungs, i. e. the formation of aneurismatic bulging out of the vessels, haemorrhage, opening of arterial anastomosis, oedema of lungs along with amphysema.

The detected changes, in the author's opinion, depend not only on the position of the animals on the centrifuge, value of overloads and time of influence, but also on whether the animals were rotated in clock-wise or counter clock-wise directions.

УДК 56.57

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ НЕКОТОРЫХ ГРУПП ДРЕВНИХ ЛОШАДЕОБРАЗНЫХ

Л. К. Габуня

Институт палеобиологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 6.2.1976

Одной из важнейших причин вымирания палеотериев (*Palaeotheriidae*) следует считать обострение биотических отношений в конце эоцена и в раннем олигоцене, вызванное переходом этих эквонд к жизни из опушек леса и прогалин. Давление биотических условий (в первую очередь, конкуренция со стороны быстро расселявшихся в позднем-плиоцене лошадей) также должно было быть решающим фактором исчезновения в конце плиоцена гиппарионов (*Hipparion*). Факты из палеобиологической истории обеих этих групп эквонд служат ярким подтверждением дарвинистской концепции вымирания.

Выяснение условий и факторов вымирания той или иной группы организмов требует системно-исторического подхода к изучению палеобиологического материала, основанного на исследовании всей совокупности взаимоотношений между популяциями данного вида и между популяциями разных видов, с одной стороны, и окружающей их биотической и абиотической средой, с другой. Чрезвычайная сложность такой задачи совершенно очевидна: ископаемый материал обычно настолько скуден, что дает лишь самое общее представление о живой природе в целом и ее связях с абиотической средой. Естественно поэтому, что на первых порах целесообразным представляется применение системно-исторического подхода к изучению тех групп ископаемых форм, по которым имеется относительно больше данных. Среди млекопитающих одну из таких, более или менее подробно охарактеризованных, групп составляют лошадеобразные (*Equoidea*), отдельные представители которой достигали в тот или иной момент геологического прошлого расцвета и широкого распространения, а затем приходили в упадок и вымирали. Здесь мы коснемся условий и причин вымирания наиболее полно представленных в ископаемом состоянии палеотериев (*Palaeotheriidae*) и гиппарионов (*Hipparion* и тесно связанные с ним роды).

Известный французский биолог Л. Кэно высказал сомнения в том, чтобы борьба за существование могла играть важную роль в вымирании гиппарионов. Этот автор считал маловероятным возможность вытеснения гиппарионов лошадьми, так как пищи, по его мнению, должно было быть в природе достаточно как для одних, так и для других [5].

К этому высказыванию Кэно мы еще вернемся, но находим нужным уже здесь отметить несколько упрощенное толкование автором вопроса о борьбе за существование. Как известно, межвидовая борьба за

существование в природе принимает обычно весьма сложные формы и не ограничивается лишь борьбой за пищу. Факты из истории палеотериев и гиппарионов могут служить яркой иллюстрацией этого положения.

Палеотерии, выделяемые в особое семейство *Palaeotheriidae* надсемейства *Equoidea*, в среднем и верхнем эоцене имели широкое распространение в Европе и Азии. В раннем олигоцене, насколько нам известно, эти животные повсеместно вымерли. Наиболее характерные особенности палеотериев — заметно (а иногда даже довольно сильно) редуцированные боковые пальцы, низкоронковые (реже относительно высокоронковые и покрытые цементом) коренные зубы; уподобляющиеся по рисунку жевательной поверхности зубам более поздних олигоценовых представителей главного ствола лошадиных (североамериканских миогиппусов и мезогиппусов), и, по-видимому, своеобразно специализированный головной мозг. Довольно многочисленные представители семейства палеотериев, относящиеся к двум родам, естественно, отличались один от другого как по степени редукции конечностей, так и по строению зубного аппарата, по размерам тела и по многим другим признакам скелета, а также, вероятно, по высоте организации центральной нервной системы. Однако в общем можно все же считать, что для всей группы палеотериев были в той или иной мере характерны редукция конечностей и довольно значительная для эоценовой стадии развития лошадеобразных специализация зубов. Не приходится сомневаться в том, что эоценовые палеотерии были более специализированными (в направлении приспособления к жизни в открытых пространствах) формами, чем одновозрастные с ними североамериканские гиакотерины (*Hyacotheriinae*), представлявшие основную ветвь лошадиных, достигшую наших дней. Чем же объяснить быстрое вымирание к началу олигодена этой широко распространенной группы эквонд? В олигоцене в Евразии не было еще экологически близких к палеотериям, но более высокоорганизованных непарнопалых, которые могли бы вытеснить их из занимаемых ими стаций. Нельзя объяснить их исчезновение и так называемой сверхспециализацией, к которой иногда прибегают Кэно, Арамбур и некоторые другие авторы, так как палеотерии, несмотря на довольно сильную в некоторых случаях редукцию боковых пальцев, ни в коей мере не могут считаться узкоспециализированными формами, в значительной степени утратившими приспособляемость к новым условиям существования.

Трудно допустить также, что ведущей причиной вымирания палеотериев могли быть какие-нибудь резкие изменения в климате или в распределении на территории Европы и Азии суши и морей. В таких явлениях нельзя видеть причины вымирания исключительно широко распространенных животных: геология не знает фактов всеобщего и резкого изменения климата, фактов внезапной тектонической революции всемирного масштаба и других подобных изменений условий существования на всем земном шаре или на его обширных площадях.

Совершенно очевидно, что причины вымирания палеотериев, так же как и многих других больших групп животных, могут быть выявлены только при учете многосложных межвидовых отношений, развивающихся в тесной зависимости от изменений среды их обитания.

Эволюция палеотериев несомненно связана с ранними этапами развития травянистой растительности лесов [2]. Если самые древние палеотерии (*P. magnum*, *P. curtum* и др.) были все еще типично лесными животными, то этого нельзя сказать о более поздних формах (*Palaeotherium medium* и, в особенности, о видах *Plagiolophus*), которые могут рассматриваться в качестве первых обитателей опушек леса и про-

галин, питавшихся травами и выработавших не только более высокую, чем у лесных форм, коронку зубов, но и удлиненные конечности с заметно редуцированными боковыми пальцами, свидетельствующими также о лучшем приспособлении к бегу. Однако нам уже приходилось писать о том, что эти приспособительные признаки поздних палеотериев носили явно инадаптивный характер, по-видимому, в значительной мере обусловивший их относительно быстрое вымирание [1]. Верхние коренные у них с W-образным эктолофом и слаборазвитыми прото- и металофом, которые никогда не замыкаются в марки и не образуют складочек. Нижние коренные простые, состоящие из пары полулуний (только на M_3 имеется типоконулид). Такие зубы не могут достигнуть высокой степени приспособления к перетиранью жесткой растительности, оставаясь в значительной степени давящими и режущими. Поэтому у таких поздних палеотериев, как олигоценовый *Plagiolophus*, по-видимому, нуждавшихся, при освоении относительно сухих открытых пространств, в укреплении коронки, появился слой цемента, но высота коронки увеличилась лишь незначительно. На инадаптивность строения конечностей палеотериев указывают присутствие в передней ноге бесполезного рудимента пятого пальца и ряд деталей строения передних и задних ног.

Одним из условий вымирания палеотериев, помимо указанных признаков «скоропелой» специализации, представляется нам также некоторая инадаптивность строения их головного мозга. Напомним, что, по утверждению Т. Эдингер [6], эволюция центральной нервной системы у этой исчезнувшей ветви эквонид шла быстрее, чем у выжившей. Действительно, палеотерий имел относительно крупные полушария переднего мозга, с уже изогнутыми извилинами, тогда как у лошадей продольная ориентация извилин, свойственная архаическим копытным, сохранилась до среднего олигоцена. Однако увеличение затылочных, теменных и височных долей, по-видимому, не сопровождалось у них коррелятивным развитием лобных долей. Такая дисгармоничность в строении мозга, наряду с очень высоким темпом отмеченных структурных изменений, позволяет думать, что хотя у палеотериев область проекции восприятия внешнего мира увеличивалась, развитие механизма соответственной обработки этих восприятий могло не поспевать за увеличением соответствующих долей полушарий. Возможно, отставало также в неокортексе развитие механизма, в некоторой мере компенсирующего быструю редукцию у них обонятельного мозга. Подобная специализация мозга у палеотериев и многих других инадаптивных форм не могла давать им существенных преимуществ в борьбе за существование перед адаптивными родами, приспособлявавшимися в то же время и к той же обстановке, что и инадаптивные, гораздо медленнее, но путем осуществления более глубоких и более целесообразных приспособлений.

Касаясь возможных конкурентов и врагов палеотериев, мы должны заметить, прежде всего, что в раннем олигоцене Евразии уже существовали такие грозные враги копытных, как, например, хищник *Eusmilus* (одна из древнейших форм саблезубых кошек) и некоторые другие. Нет сомнения, что эти хищники должны были быть особенно опасными в открытых местностях, к которым, по всей видимости, уже заметно тяготели палеотерии, приспособляющиеся к жизни на прогалинах и кустарниковых перелесках. Таким образом, эти прогалины могли в известной мере служить ловушками для палеотериев, которые не умели еще передвигаться достаточно быстро, чтобы спастись от хищников. Можно думать поэтому, что такие современники палеотериев, как парнопалые *Amphimeryx*, *Gelocus* и другие, довольствовавшие-

ся, вероятно, менее обильной, чем они, пищей, но остававшиеся по-прежнему в лесной чаще, гораздо меньше страдали от хищников.

К заметному упадку палеотериев могла привести и конкуренция со стороны некоторых поздних гиракотерии (*Lophiotherium*, *Anchilophus*), отличавшихся безусловно более совершенным строением зубов, характеризующихся почти полной моляризацией премоляров и тенденцией к увеличению высоты коронки [7].

Обострению борьбы за существование среди палеотериев должно было способствовать широкое расселение бегающих носорогов (поздние гиракодонтиды), а также парнопалых, относящихся, по всей вероятности, к той же экологической группировке, что и палеотерии (например, некоторые олигоценовые *Tragulidae*, предположительно относимые к подотряду жвачных). Возможно, что эти животные обладали уже способностью пережевывать жвачку, а также некоторыми другими особенностями, ставившими их в более выгодные, чем у палеотериев, отношения со средой.

Все эти сложные и взаимосвязанные факторы не могли не привести к постепенному сокращению ареала распространения палеотериев и в конце концов к полному их вымиранию в раннем олигоцене.

Другой вымершей группой лошадиных, имевшей в позднем миоцене и раннем плиоцене исключительно широкое распространение, были, как уже отмечалось, гиппарионы.

Гиппарионы — трехпалые лошади, относящиеся, в отличие от палеотериев, к семейству *Equidae* и представленные многочисленными видами, группирующимися в три или четыре тесно связанных между собой рода. Они были распространены по всем материкам земного шара, за исключением Австралии и Южной Америки. Довольно значительная морфологическая дифференциация гиппарионов указывает на их приспособленность к разнообразным условиям существования (болотистые низины, лесостепи, редеющие степи и, возможно, полупустыни и тора).

Достигнув наивысшего расцвета в позднем миоцене, в конце раннего плиоцена и в среднем плиоцене, гиппарионы постепенно стали приходить в упадок. В позднем плиоцене уже заметно сократился, по-видимому, и ареал распространения этих животных, а к концу эпохи на территории Северной Америки и Евразии гиппарионы совершенно вымерли. В раннем плейстоцене они существовали еще некоторое время только в Африке.

Таким образом, уже самые общие сведения о палеонтологической истории гиппарионов подтверждают установленную Дарвином закономерность вымирания животных, согласно которой сначала происходит постепенное сокращение популяций и ареала распространения форм, а затем — их полное вымирание.

Эволюция и широкое расселение гиппарионов, как и многих других групп травоядных млекопитающих, протекали в тесной зависимости от развития в позднем миоцене злаковых равнин. Однако в начале позднего миоцена мезофильные леса все еще продолжали господствовать на обширных площадях Евразии [2], чем и объясняется, должно быть, относительная низкоронковость и массивность самых ранних гиппарионов. Однако уже в позднем сармате и в начале меотиса намечаются, по крайней мере в полосе Паратетиса, изменения климата, которые обусловили широкое распространение травянистой растительности и возникновение связанных с ней более гипсодонтных и стройных видов, вытеснивших во многих районах ареала *Hipparion* архаические предковые формы. Можно не сомневаться в том, что дальнейшее приспособление гиппарионов к жизни в открытых ландшафтах должно было выз-

вать у них все большее обострение межвидовой конкуренции, приведшее уже в конце раннего плиоцена к резкому сокращению ареала видов, занимавших относительно влажные станции.

Полное исчезновение гиппарионов обычно связывают с появлением в конце среднего плиоцена или в позднем плиоцене представителей рода *Equus*. Нет сомнения, что в окончательной экстерминации гиппарионов лошади действительно играли решающую роль. Вместе с тем, имеется основание думать, что появление лошади не всюду могло быть единственной причиной вымирания гиппарионов; так как последние стали приходить в упадок, как уже было отмечено, еще в раннем плиоцене, по-видимому, в позднеплейстоценовое время, а в среднем плиоцене численность их, судя по имеющимся данным, уже сильно сократилась. Так, на территории Северной Америки гиппарионы безусловно должны были испытывать конкуренцию со стороны позднелиоценовых и раннеплиоценовых плиоhipпусов (*Pliohippus*) — непосредственных предков лошадей. Эти однопалые эквиды, несомненно принадлежащие к той же экологической группе, что и гиппарионы, отличались от последних более совершенным строением коренных зубов (слияние протокона с протолофом и другие признаки верхних и нижних коренных зубов) и почти полной или даже полной редукцией боковых пальцев. Очевидно, конкуренция с плиоhipпсами и привела к исчезновению гиппарионов в Северной Америке к концу раннего плиоцена. Здесь только близкие к *Hipparion* роды *Nannippus* и *Neohipparion* сохранились в среднем плиоцене. У этих среднеплиоценовых родов параллельно с плиоhipпсами развивались некоторые эквидные особенности, позволившие им, должно быть, выдержать конкуренцию с непосредственными предками лошадей. Их окончательно вытеснили распространившиеся в позднем плиоцене настоящие лошади (*Equus*). В Евразии также намечается угасание гиппарионов к началу среднего плиоцена, но здесь они просуществовали дольше, до самого конца плиоцена. В свете приведенных данных о гиппарионах Северной Америки становятся понятны причины большей продолжительности существования этих лошадиных в Старом Свете: здесь в течение раннего и, вероятно, значительной части среднего плиоцена у них не было таких экологически близких конкурентов, как плиоhipпусы, а лошади, проникшие из Северной Америки в Евразию, по-видимому, во второй половине среднего плиоцена, должно быть, постепенно расселялись по обширным пространствам этого материка. Позже всего они достигли территории Африки, чем и объясняется, как нам кажется, переживание здесь гиппарионов до середины плейстоцена. Все это бесспорно указывает на тесную связь процесса исчезновения гиппарионов с экологической экспансией лошадей.

Мы не думаем, конечно, что конкуренция между лошады и гиппарионом происходила только в направлении борьбы за добычу пищи, как полагал некогда Кэно. Не менее существенно, нам кажется, то, что появление лошади еще сильнее, чем в предыдущие века, должно было обострить отношения между гиппарионами и охотившимися за ними хищниками. Постоянная охота за лошадыми, более специализированными и высокоорганизованными, чем гиппарионы, должна была усилить хищников, сделать их более ловкими, более быстрыми и, следовательно, еще более опасными для гиппарионов. Нам кажется, что именно таким путем могли лошади способствовать окончательному истреблению гиппарионов хищниками. Наконец, не исключено, что упадок в истории гиппарионов, наметившийся в Евразии в конце раннего плиоцена, был в некоторой степени обусловлен их взаимоотношениями с антилопами, которые принадлежали к той же экологической группировке, что и *Hipparion*.

К гиппарионам, по нашему мнению, приложимы рассуждения С. А. Северцова [4] о причинах вымирания лошадей. Этот автор правильно заметил, что вымирание лошадей в значительной мере совпадает с адаптивной радиацией полорогих, преимущество которых заключается в своеобразном строении желудка, определившем их взаимоотношения с хищниками. Дело в том, что у жвачных в первом отделе желудка развивается огромная фауна инфузорий, количество которых измеряется килограммами. С переходом пищи во второй и третий отделы желудка, после пережевывания жвачки, перевариваются и инфузории. Таким образом, жвачные поглощают большое количество животного белка, который, естественно, делает корм более питательным и обеспечивает большую однородность питания при использовании пастбищ с разным травостоем.

О значении этого способа питания и об огромном преимуществе в борьбе за существование, которое имеют жвачные по сравнению с нежвачными парнокопытными, писал В. О. Ковалевский: «Всеядное животное принуждено собирать и разжевывать весь свой *quantum* пищи на пастбище, тогда как жвачущее, собственно говоря, на пастбище и не ест, но только собирает запас пищи, которую оно пережевывает позднее, во время отдыха или даже во сне. Если в течение дня или ночи есть только несколько удобных часов, в продолжение которых животные могут выходить на пастбище, не подвергаясь слишком сильным нападениям своих врагов, то в продолжение этого короткого времени жвачущее может быть успеет набрать и сложить в свой первый желудок (*ransum*) достаточно пищи для продолжения жизни, тогда как для всеядного животного, которое должно не только собирать, но и жевать свою пищу на пастбище, время это будет слишком коротко; всеядное или погибнет от недостатка пищи или должно будет подвергаться опасностям для того, чтобы наестся досыта» [3].

Нам кажется, что значение приводимого Ковалевским сравнения может быть расширено, так как указанные им преимущества жвачных безусловно должны сказываться и на их отношениях к непарнопалым. Прав С. А. Северцов, который утверждает, что лошади по сравнению с жвачными парнопалыми находились в менее выгодном положении, так как срок пребывания в открытой обстановке (на пастбище) у них был несомненно больше. Поэтому они чаще, чем жвачные, становились добычей хищников.

Обострение биотических отношений между непарнопалыми (в данном случае лошадыми), жвачными парнопалыми и хищниками в раннем плиоцене могло быть выражено резче, чем в четвертичное время. В пользу этого предположения говорит исключительное богатство и разнообразие жвачных в раннем плиоцене, что, очевидно, ставило гиппарионов в еще более невыгодные отношения к хищникам. Кроме того, взаимоотношения между хищниками и гиппарионами должны были обостриться еще и потому, что экологическую экспансию последних ограничивали их трехпалость и некоторые другие особенности строения организма, затруднявшие переход этих животных в новую экологическую область (полупустыни, пустыни), где, из-за недостатка корма, других копытных, и в частности жвачных парнопалых, было, вероятно, сравнительно мало.

Рассмотренные взаимоотношения между гиппарионами и их конкурентами, развивавшиеся в тесной зависимости от изменений условий как биотических, так и абиотических, привели в конце плиоцена к их полному исчезновению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Габуния Л. К. Современные проблемы палеонтологии, Тр. Ин-та палеонтологии, 130, 32—38, 1971.
2. Габуния Л. К., Чочиева К. И. XX научн. сессия Ин-та палеобиологии, тезисы докладов, Тбилиси, 1975.
3. Ковалевский В. О. Собрание научных трудов, Изд. АН СССР, М., 3, 1960.
4. Северцов С. А. Проблемы экологии животных, Изд. АН СССР, М., 1951.
5. Cuenot L. L'évolution biologique. Paris, 1951.
6. Etinger T. Proc. Rudolf Virchow med. Soc. New York, 9, 56—107, 1962.
7. Savage D., Russel D. et Louis P. Univ. Calif. Publ., 56, 1965.

ზოგიერთი ძველი ცხენისებრის ამოწყდომის მიზეზების შესახებ

ლ. გაბუნია

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

პალეოთერიუმების (*Palaeotheriidae*) ამოწყდომის ერთ-ერთი ძირითადი მიზეზი უნდა იყოს ბიოტური ურთიერთობების გამწვავება, რაც გვიან პალეოგენურ დროს ამ ცხენისებრთა ახალ საცხოვრებელ გარემოში (ტყისპირა ზოლი, ახლები) შეღწევას უნდა მოჰყოლოდა. ბიოტურ ფაქტორსა და, პირველ რიგში, ცხენების (*Equus*) სწრაფ გავრცელებას გვიან პლიოცენში წამყვანი როლი უნდა მიეკუთვნოს ასევე ჰიპარიონების (*Hipparion*) ამოწყდომის. ცხენისებრთა ამ ორი ჯგუფის პალეობიოლოგიური ისტორია ამოწყდომის დარკინისეული კონცეფციის საუკეთესო დადასტურებაა.

THE CAUSES OF EXTINCTION OF SOME ANCIENT EQUOIDEA

L. K. GABUNIA

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

Summary

One of the principal causes why *Palaeotheriidae* have disappeared seems to be the complication of biotic relationships apparently due to the penetration of *Palaeotheriidae* into a new habitat (wood outskirts, glades) in the Late Paleogene period. A biotic factor and above all rapid distribution of *Equus* in the Late Pliocene seems to have a leading role in the extinction of *Hipparion*.

The palaeobiological history of the two groups of Equoidea is a best confirmation of the Darwinian conception of extinction.

УДК 612.017.1.014.3

ИММУНОЛОГИЯ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ТРАНСПЛАНТАЦИОННОГО ИММУНИТЕТА У СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ *LACERTA SAXICOLA* EVERSMANN

И. К. Коркия

Институт зоологии АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 19.2.1976

Излагаются материалы по трансплантационному иммунитету у партеновида *L. dahli* и обоеполюх особей скальных ящериц, распространенных в Грузии. Установлено, что, комбинируя разные варианты пересадок, можно добиться длительного приживания кожного трансплантата. Тест отторжения подтвердил истинную партеногенетическую природу *L. dahli*. Дается описание морфологической картины отторжения. Высказывается предположение, что ведущим компонентом в реакции отторжения у скальных ящериц является лимфоцитарная инфильтрация трансплантата.

Сравнительное изучение иммунологических функций различных представителей животного мира важно с точки зрения теоретической иммунологии.

Лимфоидные клетки есть у всех позвоночных, но обособленная лимфоидная ткань — лишь у высших. Зачатки лимфатических узлов впервые появляются у амфибий и рептилий. Это — лимфатические скопления в краниальном лимфатическом мешке и мезентерии. В литературе мало сведений об иммунологической характеристике этих животных, почти ничего не известно о наличии и характере трансплантационного иммунитета. Это и понятно, поскольку изучение механизмов отторжения трансплантата было продиктовано нуждами практической медицины, и, конечно же, в первую очередь теплокровных животных. Отторжения должны были быть выявлены на теплокровных животных. Однако даже у высших позвоночных механизмы специфического иммунитета и трансплантационной реакции изучены далеко не полностью. Поэтому исследование вопросов сравнительной иммунологии становится необходимым и интересным для решения вопросов эволюции защитных функций. И не удивительно, что в последние годы интерес исследователей к вопросам сравнительной иммунологии значительно возрос.

Большая часть работ, касающихся вопросов трансплантационного иммунитета низших позвоночных выполнена на амфибиях. Так, макромикроскопическое изучение кожных трансплантатов у тритона *Notophthalmus viridensens* показало, что полное отторжения кожи наступает на 36 день. В данном случае показателем отторжения служило прекращение кровотока [13].

Если же до пересадки трансплантата облучать взрослого тритона *Tr. marmoratus* различными дозами рентгена, срок жизни пересаженной ткани увеличивается в 4—5 раз [11].

Шарлеман [9] полагает, что мононуклеары и особенно нейтрофилы — ведущие компоненты в реакции отторжения у тритонов *Pleurodeles valthlii*. Реакцию отторжения кожного лоскута у хвостатых амфибий наблюдали также Депари [16], Эскабдт и Вимстер [10]. Из работ Хейли и соавторов [12] стало известно, что трансплантационный иммунитет достаточно хорошо выявлен и у рыб.

Эксперименты на игуаноподобных ящерицах и хамелеонах связаны с именем Нея (цитировано по Мейслину).

В 1967 году Мейслин опубликовал интересную работу о трансплантации кожного лоскута у рептилий. Тест отторжения автор использовал для выяснения некоторых вопросов систематики ящериц двух популяций: Колорадо и Нью-Мехико [14].

Из данных литературы можно заключить, что исследование позвоночных разных классов ведется далеко не систематически и не так последовательно, как в отношении млекопитающих и птиц. Совершенно ничего не известно о характере реакции, морфологии отторжения и т. д.

Наш выбор пал на группу скальных ящериц не случайно. Оказалось, что в условиях Грузии обитают партеногенетические формы ящериц. Истинную партеногенетическую природу этих ящериц в целом ряде работ убедительно доказал И. С. Даревский [1, 3, 4, 5].

В силу особенностей размножения привнесение чужого генетического материала полностью исключается, поэтому партеновиды могут рассматриваться как чистотинейные естественные популяции. Помимо этого, высокая полиморфность ящериц этой группы, наличие полиплоидии делают этот объект исключительно интересным для постановки экспериментов с целью изучения вопросов, касающихся трансплантационного иммунитета.

Объектом исследования служили наиболее изученный в систематическом отношении партеногенетический вид *L. dahli*, взятый из локальной популяции в Коджори, обоеполые *L. portschinskii*, *L. rudis*, которые отлавливались в долине Куры, близ селения Карели, и в окрестностях села Богдановка и *L. caucasica* из окрестностей Тбилиси.

Пересадки производились по следующей схеме:

L. dahli → *L. dahli*, *L. dahli* → *L. portschinskii*, *L. portschinskii* → *L. dahli*, *L. dahli* → *L. rudis*, *L. rudis* → *L. dahli*, *L. caucasica* → *L. dahli*, *L. caucasica* → *L. rudis*.

Техника пересадок кожи нами описывалась ранее [6].

Было показано, что в случае аллогенной трансплантации у скальных ящериц реакция отторжения проявляется достаточно отчетливо. Если же трансплантация происходит между двумя *L. dahli*, то отторжение не наступает, и кожный лоскут приживает на пересаженное место [6].

Более детального рассмотрения заслуживает случай пересадки *L. dahli* → *L. portschinskii* и *L. portschinskii* → *L. dahli*.

Мы уже упомянули о том, что *L. dahli* — вид, отличающийся партеногенетическим развитием. Даревский, открывший и изучивший этот факт, полагает, что естественная гибридизация двух близких видов ящериц приводит если не к настоящему партеногенезу, то во всяком случае к значительному сокращению в популяции самцов. Имеются основания полагать, что переход к партеногенезу мог произойти у ящериц в результате реализации потенциальной склонности к однополому размножению, первоначально возникшей как следствие естественной межвидовой гибридизации [1, 5].

В связи с тем, что морфологические признаки наследуются чаще всего по доминантно-рецессивному типу, гибридные особи могут обла-

дать особенностями только одного из родителей или же сочетать в себе некоторые промежуточные признаки, не дающие прямых указаний на участие в гибридизации конкретных родительских пар. Поэтому морфологический метод не всегда является надежным и достаточным критерием определения признаков видовой принадлежности. Для уточнения некоторых спорных вопросов в систематике скальных ящериц Даревский и Азелл [1] провели электрофоретическое исследование четырех партеновидов и шести обоеполых ящериц, распространенных в Закавказье.

Сопоставление биохимических фенотипов позволило выяснить, какие именно родительские пары принимали участие в синтезе того или иного однополого вида. В частности, таким образом удалось установить, что *L. dahli* = *L. portschinskii* × *L. mixta*.

Прежде чем вернуться к вопросу о характере трансплантационной реакции у скальных ящериц, следует напомнить некоторые основные положения, которые определяют течение реакции отторжения. Выше мы уже говорили о том, что партеновиды можно приравнять к чистотинейным животным. Известно, что инбредные животные представляют собой незаменимые модели для изучения проблем трансплантационного иммунитета, поскольку все особи одной и той же чистой линии аналогичны идентичным близнецам.

Кроме того, известно и то положение, что гены тканевой несовместимости относятся к псевдоминантным, поэтому гибриды первого поколения чистых линий способны принимать трансплантаты от доноров родительской линии, тогда как трансплантаты, взятые от гибридов, родителями отвергаются [7, 8].

При трансплантации кожного лоскута *L. portschinskii* → *L. dahli* наблюдается длительное приживание, и лишь в редких случаях происходит отторжение через 110—120 дней. Пересадка в обратном порядке, т. е. *L. dahli* → *L. portsch.*, всегда вызывает реакцию отторжения. Так как партеновиды, по существующим представлениям, ведут свое начало от первых поколений гибридов [2, 4], мы полагаем, что отсутствие трансплантационной реакции *L. portsch.* → *L. dahli* можно объяснить генетической совместимостью с родителями. Таким образом тест отторжения еще раз подтвердил истинную партеногенетическую природу *L. dahli*.

Однако здесь следует оговориться. Дело в том, что F_1 гибрид от двух чистотинейных родителей является гетерозиготным и несет признаки обоих гомозиготных родителей. В нашем же случае *L. dahli* является гибридом далеко не чистотинейных *L. portschinskii* и *L. mixta*. Однако известно и то положение, что несмотря на гетерозиготность F_1 гибриды все же рассматриваются как гомозиготные особи. Суть в том, как полагает Шевелев [8], что все особи, полученные путем скрещивания одной определенной линии с другой, генетически абсолютно сходны меж собой, так же как и особи любой гомозиготной чистой линии.

Это положение делает особенно интересным *L. dahli*, поскольку они генетически совершенно идентичны. Пересадка от *L. portsch.* к *L. dahli* — не совсем точная копия пересадки по схеме $F_1(A \times B) \rightarrow A$, поэтому редкие отторжения в случае *L. portschinskii* → *L. dahli* можно объяснить генетическими особенностями нечистотинейной *L. portschinskii*.

Для дополнительной характеристики иммунологической реакции ящериц на пересадку кожного лоскута следовало разнообразить варианты пересадок и выявить наличие «иммунологической памяти». С этой целью, спустя 20 дней после первой пересадки, реципиент получал второй трансплантат от того же донора. В другом варианте опери-

рованная ящерица получала вторичный трансплантат от того же донора и от любого другого (рис. 1). В результате такой операции время отторжения значительно сократилось — с 18—20 до 13—15 дней, притом вторая подсадка ускоряет отторжение и первого трансплантата. Эта реакция строго специфична, поскольку второй трансплантат, взятый от какого-либо другого донора, отторгается по типу первого. Эти факты свидетельствуют о том, что сенсibilизированное животное хранит информацию об антигенном стимуле и при вторичном контакте становится более агрессивным. Этот феномен хорошо известен и неоднократно описан у теплокровных животных (second set).

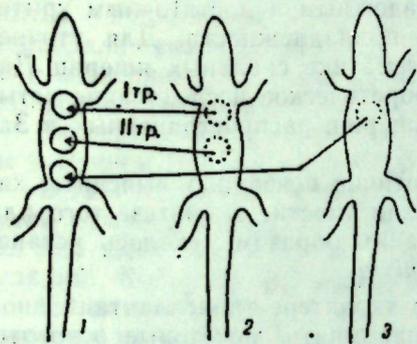


Рис. 1. Схема трансплантации. 1—*L. dahli*, 2—*L. caucasica*, 3—*L. rudis*

Таким образом развитие трансплантационной реакции у скальных ящериц характеризуется всеми теми особенностями, которые вообще отличают процесс отторжения, известный у теплокровных животных. Разница лишь в сроках отторжения, что определяется различной интенсивностью физиологических процессов у разных представителей позвоночных животных.

В случае сингенной трансплантации пересаженный лоскут приживает без существенных изменений структуры. На месте сращения с краями кожи реципиента развиваются тонкий эпителиальный слой и

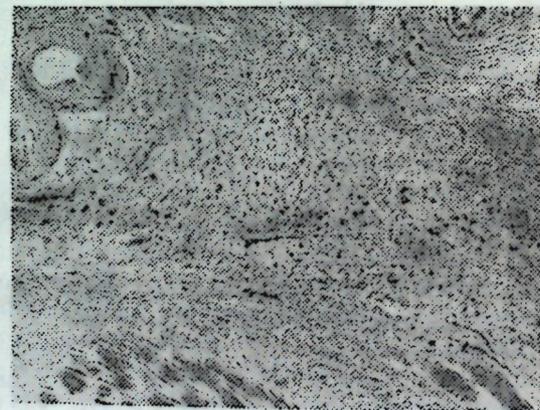
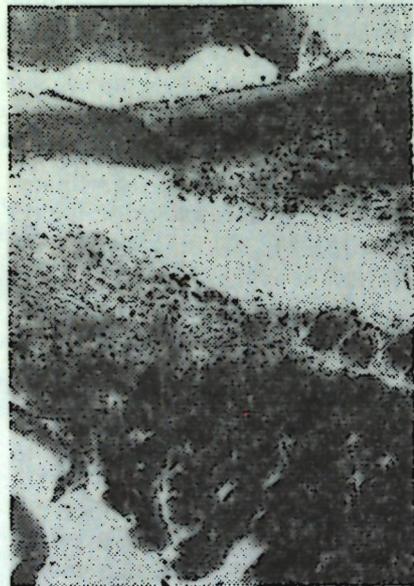


Рис. 2. *L. dahli* — *L. dahli*. 14 день после операции. 10×8, окр. Маллори

Рис. 3. *L. rudis* — *L. dahli*. 12 день после операции, сильная лимфоцитарная инфильтрация. 10×8, окр. Маллори

соединительная ткань. Под пересаженную кожу прорастают мышечные волокна (рис. 2).

При аллогенной трансплантации первые признаки отторжения проявляются на 15—16 сутки. Немного раньше внешнего проявления признаков отторжения на гистологических препаратах можно видеть приток лимфоцитов под пересаженную кожу. На 12—13 день лимфоцитарный вал представлен мощным слоем, структура пересаженной кожи

резко меняется, стираются границы клеток, окраска становится диффузной. Эти признаки указывают на необратимые дегенеративные изменения трансплантата (рис. 3). Внешне трансплантат еще сохраняет пигментацию, хотя заметно темнеет. Затем пересаженная кожа постепенно как бы высыхает и, наконец, к 30—35 дню полностью отпадает.

Таким образом морфологическая картина отторжения кожного лоскута у скальных ящериц во многом (за исключением некоторых деталей) сходна с картиной отторжения у теплокровных животных [7, 15].

ЛИТЕРАТУРА

1. Азель Т. М., Даревский И. С. Журн. общ. биол., 35, 4, 553—561, 1974.
2. Астауров Б. Л. Наследственность и развитие, Избр. труды, «Наука», М., 1974, 136—150.
3. Даревский И. С., Куликова В. Н. Цитология, IV, 2, 160—164, 1962.
4. Даревский И. С., Куликова В. Н. ДАН СССР, 158, 1, 202—205, 1964.
5. Даревский И. С., Азель Т. М., Куприянова Л. А., Даниелян Ф. Д. Булл. Московского общ. исп. природы, отд. биол., 78, 1, 48—58, 1973.
6. Коркия И. Р., Бакрадзе М. А. Сб.: Проблемы экспериментальной и теоретической биологии, «Мецниереба», Тбилиси, 1974, 39—42.
7. Фриденштейн А. Я., Чертков И. Л. Клеточные основы иммунитета, «Медицина», М., 1969.
8. Шевелев А. С. Журн. микр. и эксп. биол., 2, 100—103, 1972.
9. Charlemagne I. Experientia, 28, 12, 1486—1488, 1972.
10. Eckabdt M. J., Whimster J. W. Copeia, 1, 152—154, 1971.
11. Filoni S., Gibertini G., Margotta V., Catalini N. Реф. ж., 1973, 2М 182.
12. Heali W. V., Russell P. S., Poole H. K., Olson M. W. Ann. New York Acad. Sci., 99, 698—705, 1962.
13. Hightower J. A., Ronald P. L. J. Exp. Zool., 181, 3, 341—351, 1972.
14. Maslin T. P. J. Exp. Zool., 166, 1, 137—150, 1967.
15. Medawar P. B. J. Anat., 73, part 5, 176—199, 1945.
16. Orfila C., Deparis P. C. R. des séances de la Société de Biologie, 164, 5, 1124—1128, 1970.
17. Orfila C., Reparais P. Path. Biol., 18, 23—24, 1033—1040, 1970.

ტრანსპლანტაციური იმუნიტეტის შესწავლის ზოგიერთი საკითხი კლდის ხვლიკებში *LACERTA SAXICOLA EVERSMANN*

ი. შორჟია

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ზოოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი

რეზიუმე

ნაშრომში აღწერილია პართენოგენურ და ორსქესიან კლდის ხვლიკებში კანის ნაკრის გადანერგვის შედეგები. გამოირკვა, რომ გადანერგვის სხვადასხვა ვარიანტის გამოყენებით შეიძლება კანის ტრანსპლანტატის სიცოცხლის გახანგრძლივება. ტრანსპლანტაციური რეაქციის ტესტის გამოყენებამ დაამტკიცა *L. dahli*-ის ქეშმარიტი პართენოგენური ბუნება.

ნაშრომში აღწერილია ტრანსპლანტაციური რეაქციის მორფოლოგია. გამოთქმულია მოსაზრება, რომ კლდის ხვლიკების ტრანსპლანტაციური რეაქციის წამყვანი კომპონენტია ლიმფოციტური ინფილტრაცია გადანერგილი კანის ქვეშ. ამ პროცესში განსაკუთრებულ რეაქტიულობას ამჟღავნებს ეპითელიური ქსოვილი.

STUDY OF TRANSPLANTATION IMMUNITY IN THE CAUCASIAN
ROCK LIZARDS *LACERTA SAXICOLA EVERSMANN*

I. K. KORKIA

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

Summary

The results of the study made on skin transplantation in *L. dahli* and bisexual specimens of rock lizard widely spread in Georgia are presented. It has been demonstrated that by the use of various modifications of transplantation methods a long-term endurance of skin transplant could be achieved.

Test of homograft reaction has confirmed a genuine unisexual nature of *L. dahli*. The morphological picture of homograft reaction is described. It is suggested that the lymphocytic infiltration of the transplant is a leading component in homograft reaction in the Caucasian rock lizards. In this process epithelial cells appear most reactive.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК ГССР
Серия биологическая, т. 2, № 3, 1976

УДК 575.576.8

GENETICS AND SELECTION

CHROMOSOME STUDY OF SOME INDIAN MEMBERS OF THE TRIBE
STACHYDEAE OF LABIATAE

SIMABHATTACHARYA (NEE PAL)*

Cytogenetics Laboratory, Department of Botany, University of Calcutta, India

Cytological investigation of several Indian species belonging to eight genera of the tribe Stachydeae has been carried out with the aid of improved techniques.

The different members under investigation show chromosome numbers ranging from $2n=18$ (*Lamium album* L.) to $2n=36$ (*Crantome versicolor* Reichb.). Of the cytological observations carried out some are reported for the first time, e.g. *Scutellaria discolor* var. *sikkimensis* ($n=16$), *S. oblonga* ($n=12$), *Anisomeles heneana* ($n=24$), *Leucas biflora* ($2n=34,36$), *L. mollissima* var. *scaberula* ($2n=28$), *Notochaete hamosa* ($2n=24$).

In general, the chromosomes are short, ranging between 0.5 and 3.5 μ . Relatively long chromosomes have been found in *Notochaete hamosa* and short ones in *Leucas cephalotes*.

Meiosis is regular in most of the taxa so far studied and abnormalities are within the limit.

Deep seated chromosome number for the genera has been suggested. Role of alteration of chromosome structures aneuploidy and polyploidy including allopolyploidy and amphidiploidy has also been indicated in the evolution of the different taxa as a whole.

All these facts suggest that the tribe Stachydeae as a whole is rather heterogeneous which might have involved several parallel lines of evolution.

INTRODUCTION

According to Bentham and Hooker [1] *Stachydeae* forms the 5th tribe of the family *Labiatae*. The members of the tribe are widely distributed in the tropical and the temperate regions of the globe. Although the temperate Himalayan regions in India show high concentration of several species of this tribe, the tropical regions as well including Bengal in the Gangesic plains, are rich in several taxa. In spite of the wide distribution of the members of this tribe and climatic tolerance cytological data are rather meagre even though quite a number of them have been subjected to cytological analysis [14, 23, 2, 3, 4, 15, 11, 9, 21, 18, 19, 12, 7, 16, 10, 5, 17]. The vast number of taxa, especially the Indian members, are still lying unexplored from a cytogenetic standpoint. Most of the taxa so far studied have been subjected to merely chromosome counts. It is quite remarkable that a series of Chromosome numbers, starting from $n=9$ to even $n=18$

* Present address—Nucleic acid Laboratory, Institute of Plant Biochemistry, Academy of Sciences of the Georgian SSR, Tbilisi, 380031, USSR.

has been reported in different genera as well as within the genus. Such variations in chromosome numbers even at an intrageneric level within a tribe are rather intriguing. The present investigation was therefore undertaken with a view to finding out the cytological behaviour, interrelationship and evolutionary trends of the constituent taxa of the tribe.

MATERIALS AND METHODS

Thirteen species belonging to eight genera of the tribe were collected mostly from wild populations in Bengal and some regions of the Eastern and Western Himalayas. Most of the collected plants were grown in earthenware pots in the experimental garden of the Department of Botany, University of Calcutta. They were identified through the courtesy of the herbarium authorities in the National Botanical Gardens at Sibpore.

For temporary squash preparations, chilled saturated aqueous solution of paradichlorobenzene and Aesculin for 1.5 h at 10-12°C has yielded good results. The root tips after pretreatment were fixed in acetic acid-ethyl alcohol mixture (1:2) for 10 to 15 min followed by rinsing in 45% acetic acid for 5 min and then heating in a mixture of 2% aceto-orcein and (N) HCl mixture (9:1) over a flame for a few seconds, kept overnight and subsequently squashed in 45% acetic acid.

For the study of meiotic chromosomes flower buds were fixed in acetic acid, ethyl alcohol mixture (1:2) for 24 h, then stored in 70% alcohol. Flower buds of suitable sizes were selected and their anthers smeared in 1% aceto-carmin solution.

Figures were drawn at a table magnification of approximately $\times 2850$ using a Leitz microscope with an eye-piece of 20 x and oil immersion objective with 1.3 N. A. and an aplanatic condenser. In figures the chromosomes with secondary constrictions were drawn in outlines. Photographs of both somatic and meiotic plates were taken from the temporary squash preparations in different magnifications and were suitably enlarged.

OBSERVATION

The different members of the tribe under investigation show chromosome numbers ranging from $2n=18$ (*Lamium album* L.) to $2n=36$ (*Craniotome versicolor* Reichb.).

In general, the chromosomes are short ranging between 0.5-3.5 μ but there are size differences between the chromosomes of the different species and also among the chromosomes of the same karyotype. Within the range referred to above, the words long, medium and short have been used in a relative sense in the description to follow. Very long chromosome (3.5 μ) has been found in *Notochaete hamosa* Benth. and the short one (0.5 μ) in *Leucas cephalotes* Spreng. In other genera chromosomes are of medium length.

On the basis of the gross morphological features of the chromosomes, mainly the size and positions of the primary and secondary constrictions, a general description of the chromosome types is given below.

TYPES OF CHROMOSOMES

Type A—Long to medium (1.2-2.8 μ) sized chromosomes with a submedian primary constriction and a secondary constriction on the longer arm. The distal segment following the secondary constriction varies in size not only from species to species but also within the same species if there are more than one pair of such chromosomes in the karyotype.

Type B—Long to medium (1.4-2.4 μ) sized chromosomes—each with a sub-terminal to submedian primary constriction and a satellite at the end of the longer arm. The sat-stalk is fairly long to short.

Type C—The same as type B but the arm on the opposite end bearing the satellite is distinctly smaller than that in type B (1.4-2.2 μ), i. e. the middle segment is longer than either of the two ends.

Type D—Long to short (0.7-3.5 μ) chromosomes with subterminal to submedian primary constriction.

Type E—Medium to very short (0.5-2.4 μ) chromosomes, each with a median primary constriction.

For the sake of convenience, the observations were tabulated on the basis of the chromosome morphology of the different genera studied. The number in parenthesis denotes the variant nuclear number observed in addition to the normal one in the same individual.

DISCUSSION

The tribe *Stachydeae* includes 4 subtribes, of which two have been investigated here. In the subtribe *Scutellariace* the genus *Scutellaria* is characterized by different chromosome number in species. The lowest number so far reported is $n=10$ in *S. repens* [16] the highest being *S. novaezelandiae* with $n=30$ chromosomes. The report of $n=12$ in *S. oblonga* is not only the first record in the species but also is the only record of this number in this genus. In *S. discolor* var. *sikkimensis* $n=16$ has been observed, the number which has been recorded in other species as well. That the different chromosome number within the genus is related is indicated by the occurrence of varying chromosome number in pollen mother cells possibly arising out of premeiotic disturbances. The viability of gametes arising out of such cells may ultimately lead to the origin of aneuploids.

It is difficult to state the exact basic number in this genus though $n=8$ appears to be the most prevalent one. It is likely that from such a basic set, other numbers may be originated through diversification.

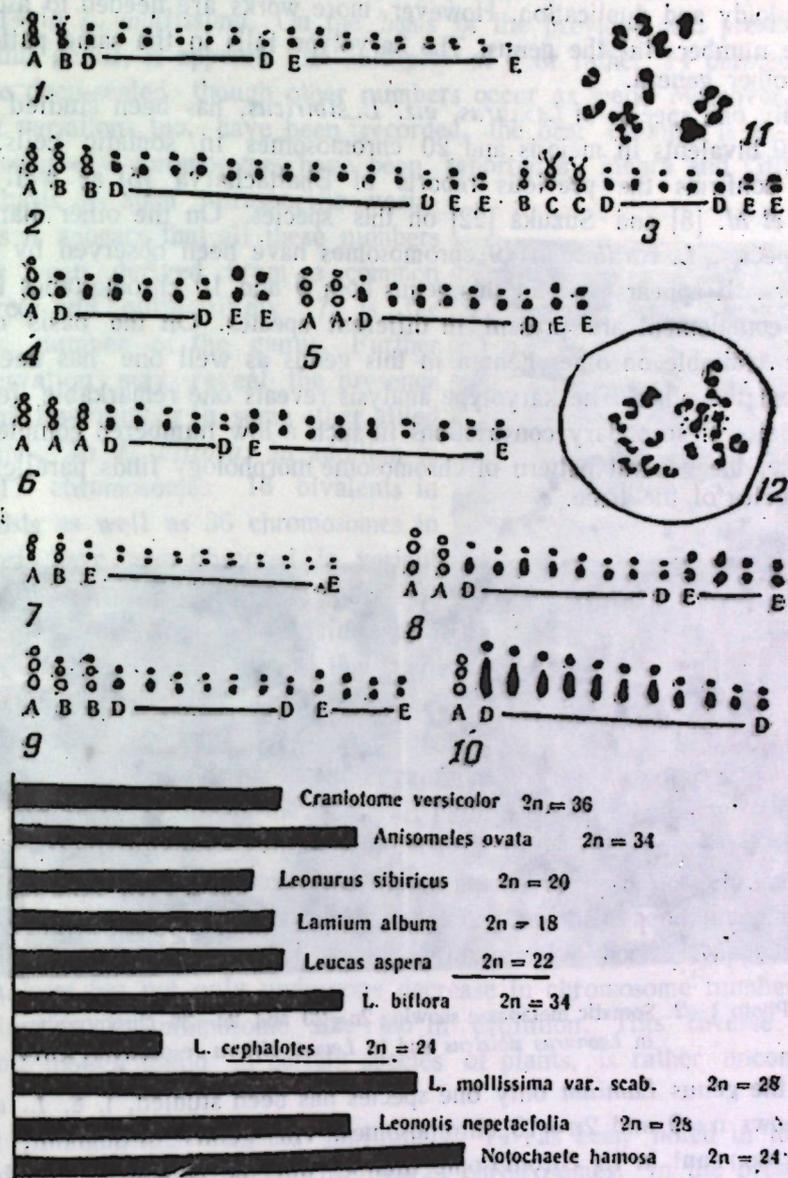
Of the subtribe *Lamieae* species of several genera viz. *Craniotome*, *Anisomeles*, *Leonurus*, *Lamium*, *Leucas*, *Leucotis* and *Nepetachete* have been studied. In *Craniotome* the present investigation records $n=18$ chromosomes in *C. versicolor*, as against $n=10$ recorded by Gill [10]. In addition to 18 bivalents in meiosis and 36 chromosomes in somatic cells, variation plate with $2n=32$ chromosomes has also been observed. One cytotype with $2n=28$ was also seen. Such variations may have the possibility of giving rise to new genotype either through vegetative reproduction or through their participation in germinal line. In the absence of any other data it is dif-

difficult to determine the base number whether it would be 9 or 10. However, on the basis of the evidence available on other genera in this genus as well intraspecific variations occur with respect to the ecological differences. *C. versicolor* as recorded during the present investigation might have been a polyploid derivative. The formation of clear 18 bivalents may suggest its allopolyploid nature. The karyotype is as usual graded, though the number of secondary constrictions is rather few. This species has been collected from temperate zone of the Himalayas.

Table 1

Name of the species	Chromosome number and type	Range of variation in length of chromosomes μ
Tribe: <i>Stachydeae</i> Subtribe: <i>Scutellariae</i> <i>Scutellaria discolor</i> Coleb. var. <i>sikkimensis</i> S: <i>oblonga</i> Benth.	n=16, (20) n=12 (Fig. 11-12)	—
Subtribe: <i>Lamieae</i> <i>Craniotome versicolor</i> Reichb.	n=18: 2n=36=A ₂ +B ₂ +D ₁₄ +E ₁₈ (2n=32), one cytotype with 2n=28 (Fig. 1)	0,8-1,4
<i>Anisomeles indica</i> (Linn.) O. Ktze.	n=17, (18) (Photo 3) 2n=34=A ₂ +B ₁ +D ₂₁ +E ₄ (2n=36) (Fig. 2)	0,8-1,7
<i>A. heyneana</i> Benth.	n=24	—
<i>Leonurus sibiricus</i> L.	n=10; 2n=20=B ₂ +C ₄ +D ₁₀ +E ₄ (Fig. 3) (Photo 1)	1,05-2,1
<i>Lamium album</i> L.	n=9; 2n=18=A ₂ +D ₁₂ +E ₄ (Fig. 4)	1,4-2,4
<i>Leucas aspera</i> Spreng.	n=11; 2n=22=A ₄ +D ₁₁ +E ₄ (Fig. 5)	1,2-1,9
<i>L. biflora</i> Br.	n=17 (15) 2n=34=A ₆ +D ₁₀ +E ₁₈ (Photo 2) (2n=36) (Fig. 6)	1,05-1,7
<i>L. cephalotes</i> Spreng.	2n=24=A ₂ +B ₂ +E ₂₀ , (Fig. 7)	0,5-1,4
<i>L. mollissima</i> Wall. var. <i>scaberula</i>	n=14, (15) 2n=28=A ₄ +D ₁₀ +E ₈ (Fig. 8)	1,05-2,8
<i>Leonotis nepetaefolia</i> Br.	n=14 2n=28=A ₂ +B ₄ +D ₁₄ +E ₈ (Fig. 9)	1,05-2,4
<i>Notochaete hamosa</i> Benth.	2n=24=A ₂ +D ₂₂ (Fig. 10)	1,4-3,5

In contrast to *Craniotome*, the both species of *Anisomeles* viz. *A. indica* and *A. heyneana* were collected from the dry regions of the plains of Bengal. In *Anisomeles indica*, n=17 chromosomes have been found, the number being reported earlier by other investigators [16]. But in the present investigation 36 chromosomes in somatic cells and 18 bivalents during meiosis have also been recorded in few variant nuclei. The importance of such variations arising possibly out of non-disjunction may have a far reaching significance in the origin of aneuploid. In *A. heyneana*, on the other hand, 24 bivalents have been recorded during meiosis indicating that this genus is characterized by different haploid numbers. Secondary association of bivalents has been reported in *A. heyneana* where the least grouping has been



Figs. 1-10. Idiograms of *Craniotome Versicolor* (2n=36), *Anisomeles indica* (2n=34), *Leonurus sibiricus* (2n=20), *Lamium album* (2n=18), *Leucas aspera* (2n=22), *L. biflora* (2n=34), *L. cephalotes* (2n=24), *L. mollissima* var. *scaberula* (2n=28), *Leonotis nepetaefolia* (2n=28), *Notochaete hamosa* (2n=24).

Fig. 10a. Histogram showing total chromatin length in haploid complements of the respective species x 2280.

Figs. 11-12. Meiosis of *Scutellaria oblonga* and *S. discolor* var. *sikkimensis* showing n=12 and n=16 chromosomes.

found to be 11 which may suggest that the number 24 is an indication of allopolyploidy and duplication. However, more works are needed to ascertain the base numbers in the genus. The karyotype falls in the same pattern as that of other genera.

Only one species of *Leonurus*, viz. *L. sibiricus*, has been studied which shows 10 bivalents in meiosis and 20 chromosomes in somatic cells. This number confirms the previous reports of Bhattacharya [5] as well as of Chuang *et al.* [8] and Suzuka [22] on this species. On the other hand, in allied species, *L. cardiaca* $n=9$ chromosomes have been observed by several authors. It appears that in this genus both 9 and 10 chromosomes in the haploid complement are present in different species. On the basis of the evidence available on other genera in this genus as well one has been derived from the other. The karyotype analysis reveals one remarkable feature, i. e. 3 pairs of secondary constrictions in such a low numbered complement. Otherwise, the general pattern of chromosome morphology finds parallel with other species of the tribe.

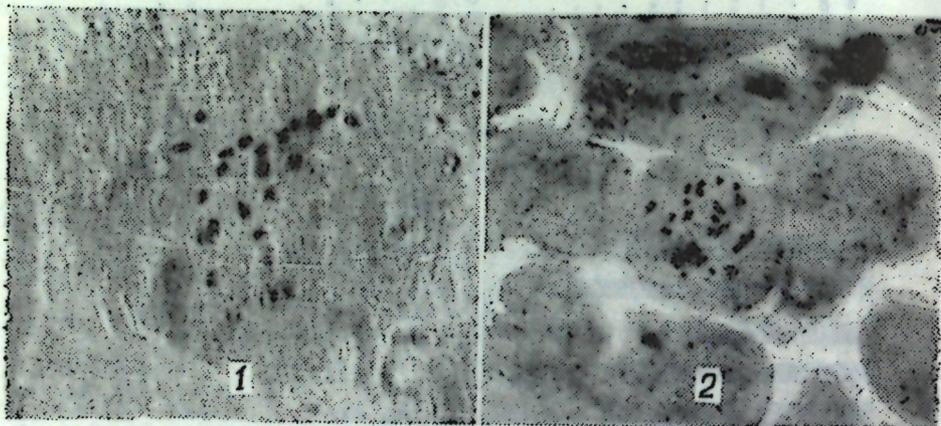


Photo 1—2. Somatic metaphase showing $2n=20$ and $2n=36$ chromosomes in *Leonurus sibiricus* and in *Leucas biflora* respectively $\times 814$

In the genus *Lamium* only one species has been studied, i. e. *L. album* which shows $n=9$ and $2n=18$ chromosomes. This genus throughout, is remarkably constant in its chromosome number but the haploid set is characterized by 9 or its multiples. The homogeneity of the genus is unquestionable. In the karyotype only one pair of chromosomes with secondary constriction or satellite characterizes the diploid set. During meiosis a few mother cells have been observed with 8 bivalents indicating premeiotic disturbance as in other genera. Secondary association of bivalents has been noted during meiosis which may suggest allopolyploidy. The least grouping so far been found to be 3, being unusually low is yet to be confirmed. There is no doubt that 9 is a deep seated number.

In the genus *Leucas*, a number of species have so far been studied. Of the various species included in the present investigation, namely *L. aspera*, *L. biflora*, *L. cephalotes*, and *L. mollissima*, no common chromosome numbers have been found in any of them. The chromosome numbers are

$n=11$ in *L. aspera*, $n=17$ in *L. biflora*, $2n=24$ in *L. cephalotes*, and $n=14$ in *L. mollissima*. On the basis of the previous and present records on this genus, it appears that multiples of 7 or rather 14 chromosomes are quite deep-seated, though other numbers occur as well. Moreover, intraspecific variations too, have been recorded, the best example is *L. cephalotes* where $n=14$ chromosomes have been reported by Mehra and Gill [16]. On the basis of such intraspecific variations it appears that all these numbers have been derived from a common source and quite likely 7 is the basic number of the genus. Further observation may reveal the presence of this low number in some other allied species. In *L. biflora*, in addition to $n=17$ chromosomes, 16 bivalents in meiosis as well as 36 chromosomes in mitosis have been observed in variant nuclei, even though meiotic and mitotic variations do not coincide with each other. This may suggest that such variations may have a role in the origin of aneuploidy, so common in this genus. With regard to their relationship the karyotypes do not throw any significant light as the general pattern of chromosome morphology is alike with other species of Labiales. Of the different species studied, *L. mollissima* ($n=14$) is characterized by comparatively longer chromosomes, as compared to the rest. In *L. cephalotes*, on the other hand, even though the number is $n=12$, the chromosome is extremely short. It appears that *L. cephalotes* has not only undergone decrease in chromosome number but also diminution in chromosome size too in evolution. This reverse trend, no doubt, though found in certain species of plants, is rather uncommon [13, 20].

In the genus *Leonotis* multiple of 14 has been noted in most of the taxa except in *L. africana* with $2n=24$ chromosomes. In the present investigation as well $n=14$ and $2n=28$ chromosomes have been observed in *L. nepetaefolia* where 3 pairs of chromosomes are present with secondary constriction or satellites. In general this genus too is quite homogeneous with a common haploid series, $n=12$ being an aneuploid variation.

The genus *Notochaete* so far lies unexplored and the present record with $2n=24$ chromosomes is the only record for the genus. Though the number is $2n=24$, the karyotype is quite remarkable in having chromosomes, much longer than other species of the tribe so far studied. Moreover, the constrictions too are mostly submedian to extremely submedian in nature. Though from the view point of size the karyotype is rather graded, there is considerable asymmetry in relation to chromosome arms. The position of the genus, from a cytological standpoint, is rather dubious in having compara-

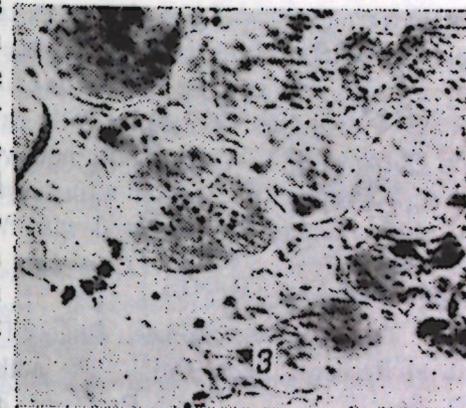


Photo 3. Meiosis showing $n=17$ bivalents at metaphase I *Anisometes indica* $\times 712$

tively long chromosomes but asymmetrical chromosome arms. It may belong to a primitive complex in which this species in particular, has undergone much advancement in evolution. In the absence of further data on other species it is difficult to ascertain its correct systematic status.

Of the tribe *Stachydeae*, two subtribes viz. *Scutellarieae* and *Lamieae* show a series of chromosome numbers starting from 9 to 18. The karyotypes, no doubt, show similarity in morphology but it is the characteristic feature of the entire family. However histogram shows certain differences (10a). Moreover, the genus *Notochaete* has certain features which are rather remarkable as pointed out above. All these facts suggest that the tribe *Stachydeae* as a whole is rather heterogeneous which might have involved several parallel lines of evolution. Palynologically too, similar conclusion has been drawn by Borzova [6], Leshukova [24], however, commented that the tribe *Stachydeae* is phylogenetically younger with larger chromosomes and larger basic chromosome number, as compared with *Nepeteae*, but with sharp bending.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research has been financed by the Council of Scientific and Industrial Research, New Delhi. The author is grateful to Prof. A. K. Sharma, D. Sc., F. N. A., Ghosh Professor of Botany, University of Calcutta for constant guidance and facilities provided throughout the course of the investigation.

REFERENCES

1. Bentham G., Hooker J. D. *Genera Plantarum*. London, 1883.
2. Bernström B. *Bot. Not.*, 407—408, 1941.
3. Bernström B. *Hereditas*, 30: 257, 1944.
4. Bernström B. *Hereditas*, 41: 1—122, 1955.
5. Bhattacharya R. Thesis submitted for Ph. D. degree in Science (Botany) at the University of Calcutta, 1968.
6. Borzova I. A. Individual remarks on the system of the family Labiatae on the basis of data from palynologists, *Akad. Nauk. SSR; Moskva*, 26—32, 1962.
7. Chopde V. P. *Sci. Cult.*, 31: 30, 1965.
8. Chuang T. I., Chao C. Y., Hu W. W. L., Kwan S. C. *Taiwania*, 1: 51—66, 1963.
9. Gadella T. W. J., Kliphuis E. *Acta Bot. Neerl.*, 12: 195—230, 1963.
10. Gill L. S. *Phyton Rev. Int. Bot. Exp.*, 27: 177—184, 1970.
11. Gutermann W. *Ber. Bayer. Bot. Ges.*, 35: 43—45, 1962.
12. Jna K. K., Singha U. *Curr. Sci.*, 29: 231—232, 1960.
13. Jones K. *Taxon*, 19: 172—179, 1971.
14. Jorgensen C. A. *Hereditas*, 9: 126—136, 1927.
15. Löve A., Löve D. *Acta Hort. Gotob.*, 20: 65—250, 1956.
16. Mehra P. N., Gill L. S. *Taxon*, 17: 419—422, 1968.
17. Mennema J. *Gorteria*, 5: 193—198, 1970.
18. Sokolovskaya A. P. *Vestnik Leningrad. Univ. Ser. Biol.*, 1, 3, 92—106, 1966.
19. Soo R., Borhidi A. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 14: 157—163, 1968.
20. Stebbins G. L. *Evolution of Chromosomes in Higher Plants*. Edward Arnold (Publ.) Ltd., London, 1971.
21. Strid A. *Bot. Not.*, 118: 104—122, 1965.
22. Suzuka O. *Rep. Kihara Inst. Biol. Res.*, 4: 57—58, 1950.
23. Tureson G. *Ann. Roy. Agric. Coll. Sweden*, 5: 405—416, 1938.
24. Leshukova N. B. *Zapadno Sverilovskoe Otdelenie Botanicheskogo Obschestva*, 5: 137—139, 1970.

ტრიბი STACHYDEAE ოჯახი LABIATAE-ს ინფორმაციის წარმომადგენლის ქრომოსომების შესწავლა

ს. ბატაჩარია

ციტოგენეტიკის ლაბორატორია, კალკუტის უნივერსიტეტის ბოტანიკის ფაკულტეტი, ინდოეთი

რეზიუმე

ციტოლოგიურად გამოვიკვლიეთ ტრიბი *Stachydeae*-ს ზოგიერთი ინდური სახეობა, რომლებიც 8 გვარს მიეკუთვნებიან. სხვადასხვა წარმომადგენლების ქრომოსომების რიცხვი ვარიებს $2n=18$ -დან (*Lamium album* L.) $2n=36$ -მდე (*Craniotome versicolor* Reichb.). ციტოლოგიური დაკვირვება ზოგიერთ მათგანზე პირველადაა ჩატარებული, ესენია *Scutellaria discolor* var. *sikkimensis* ($n=16$), *S. oblonga* ($n=12$), *Anisomeles heyneana* ($n=24$), *Leucas biflora* ($2n=34, 36$), *L. mollissima* var. *scaberula* ($2n=28$), *Notochaete hamosa* ($2n=24$).

ზოგადად შესწავლილ მცენარეთა ქრომოსომები მოკლეა, სიგრძე ვარირებს $0,5—3,5 \mu$ შორის, ყველაზე გრძელი ქრომოსომები ნაპოვნია — *Notochaete hamosa*-ში, ყველაზე მოკლე — *Leucas cephalotes*-ში.

შესწავლილ ტაქსონთა უმრავლესობაში მეიოზი რეგულარულად წარმოებს, გადახრები ნორმის ფარგლებშია.

განსაზღვრულია შესწავლილი გვარების ქრომოსომების ძირითადი რიცხვი. შესწავლილია ქრომოსომა სტრუქტურისა და პოლიპლოიდის (ანეუპლოიდია, ალოპოლიპლოიდია და ამფიდიპლოიდია) როლი სხვადასხვა ტაქსონების ევოლუციაში.

ყველა ეს ფაქტი მიუთითებს, რომ ტრიბი *Stachydeae* ზოგადად საკმაოდ პეტეროგენულია, მოიცავს ევოლუციური განვითარების პარალელურ ხაზებს.

ИССЛЕДОВАНИЕ ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ STACHYDEAE СЕМЕЙСТВА LABIATAE

С. БАТТАЧАРИЯ

Цитогенетическая лаборатория, факультет ботаники Калькутского университета, Индия

Резюме

Проведены цитологические исследования некоторых индийских видов трибы *Stachydeae*, принадлежащих восьми родам. У разных представителей обнаруживаются хромосомные числа от $2n=18$ (*Lamium album* L.) до $2n=36$ (*Craniotome versicolor* Reichb.).

Виды *Scutellaria discolor* var. *sikkimensis* ($n=16$), *S. oblonga* ($n=12$), *Anisomeles heyneana* ($n=24$), *Leucas biflora* ($2n=34, 36$), *L. mollissima* var. *scaberula* ($2n=28$), *Notochaete hamosa* ($2n=24$) исследованы впервые. Самые длинные хромосомы найдены у *Notochaete hamosa* ($3,5 \mu$), самые короткие у *Leucas cephalotes* ($0,5 \mu$). Мейоз регулярен у большинства изученных таксонов, и наблюдаемые отклонения укладываются в пределы нормы.

Определены основные числа хромосом исследуемых родов. Изучена роль изменений структуры хромосом, анеуплоидия, аллополиплоидия и амфи-
плоидия в эволюции разных таксонов в целом. Все эти факты показывают,
что триба *Stachydeae* в целом довольно гетерогенна, включает в себя па-
раллельные линии эволюции.

УДК 547.963.3

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

САТЕЛЛИТНЫЕ ДНК ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Т. Г. Беридзе

Институт биохимии растений АН ГССР, Тбилиси

Поступила в редакцию 20.2.1976

Дается современное понимание термина «сателлитная ДНК». Рассматривается вопрос о структурных особенностях и функциональных свойствах сателлитных ДНК животных клеток. На примере родов *Phaseolus* и *Brasica* описаны случаи резкого различия близких видов высших растений по количественному содержанию сателлитных компонентов ДНК. Обсуждаются данные, свидетельствующие о гетерогенной природе сателлитных ДНК высших растений. Анализируются экспериментальные результаты, касающиеся функциональных свойств сателлитных ДНК высших растений. Приводятся данные по структурному анализу ДНК пластид и генетическим функциям ДНК хлоропластов, оценен вклад ядерной ДНК в координировании биогенеза хлоропластов.

Обнаружение сателлитных ДНК было обусловлено разработкой методов градиентного ультрацентрифугирования. Равновесное ультрацентрифугирование в градиенте плотности CsCl, предложенное Мезельсоном и др. [30], является одним из наиболее ценных методов фракционирования и характеристики ДНК. Молекулы ДНК в градиенте плотности CsCl концентрируются в одной плоскости, в том месте, где плотность среды равна собственной плотности ДНК. Если в препарате ДНК имеется несколько фракций с отличным друг от друга нуклеотидным составом, то эти молекулы в кювете разделятся на несколько полос, так как плавучая плотность пропорциональна содержанию гуанина и цитозина в ДНК.

С помощью градиентного ультрацентрифугирования в клетках ряда эукариотических организмов были обнаружены сателлитные компоненты ДНК. Сателлитными, или минорными, называются малые фракции ДНК, отличные по плавучей плотности от ее основной массы и обнаруживаемые в виде отдельных полос при равновесном ультрацентрифугировании в градиенте плотности CsCl. Термин «сателлитная ДНК» был предложен Китом в 1961 году для обозначения этих фракций [24]. Под этим названием объединяют большую группу минорных фракций ДНК, отличающихся друг от друга как по локализации в органеллах клетки, так и по ряду физико-химических свойств.

Сателлитные компоненты ДНК эукариотов можно разделить на две группы — ядерные и цитоплазматические. Поначалу предполагалось, что сателлитные ДНК локализованы исключительно в цитоплазматических органеллах и являются материальной основой внехромосомной наследственности. Поэтому обнаружение минорных фракций ДНК в ядрах некоторых эукариотических организмов явилось в определенной степени неожиданным и заставило пересмотреть ранние представления о распределении сателлитных ДНК во фракциях клеточных

органелл [15, 16, 6]. К настоящему времени ядерные сателлитные компоненты ДНК обнаружены у большого числа исследованных эукариотических организмов. Цитоплазматические сателлитные компоненты ДНК локализованы в пластидах и митохондриях; в ряде случаев, однако, ДНК цитоплазматических органелл не отличаются по плавучей плотности от ядерной ДНК [15, 6].

В последнее время в термин «сателлит» стали вкладывать несколько иной смысл, обозначая им нефрагментированные молекулы хромосомной ДНК, дающие узкий унимодальный пик в градиенте плотности CsCl [42]. Под это определение стали подпадать и т. н. «скрытые» сателлиты, совпадающие по плотности с основной массой хромосомной ДНК, но отличающиеся по последней содержанием повторяющихся последовательностей. В то же время отличные по плотности от ядерной ДНК минорные фракции, локализованные в цитоплазматических органеллах, некоторые исследователи не включают в класс сателлитных ДНК и обозначают термином «ДНК органелл».

К настоящему времени наиболее полно изучены свойства сателлитных компонентов ДНК ядер разных животных клеток. Уоринг и Бриттен показали [43], что сателлитный компонент ДНК ядер клеток мышей содержит короткую повторяющуюся последовательность нуклеотидов. Длина повторяющейся последовательности сателлитной ДНК мышей составляет 8—13 пар, а морских свинок — 6 пар нуклеотидов [34]. Показано, что ядерный сателлитный компонент ДНК мышей локализован в центромерном гетерохроматине хромосом [22, 31]. На основе исследования первичной структуры сателлитных компонентов ДНК морских свинок и мышей Саутерн [34] считает, что они вряд ли кодируют структуру каких-либо белков. Подробно изучены также физико-химические свойства сателлитного компонента ДНК, обнаруживаемого в клетках ряда ракообразных. Этот компонент сходен по свойствам с синтетическим dAT-сополимером, и его содержание составляет 10—30% от суммарной ДНК [36]. Функциональные свойства этого компонента не известны.

Сателлитные ДНК животных, как правило, содержат многократно повторяющиеся короткие последовательности нуклеотидов, локализованные преимущественно в гетерохроматиновых участках хромосом. Высказано предположение о возможности участия сателлитных ДНК в спаривании хромосом или прикреплении к веретену митотического аппарата [42]. В отличие от сателлитных ДНК мышей, которая ограничена гетерохроматинным центромером, сателлитные ДНК человека обнаружены и в эухроматических участках [33].

Суммируя вышесказанное, следует отметить, что пока все еще нет прямых экспериментальных данных, касающихся природы возникновения и функций этих фракций.

Изучение сателлитных ДНК высших растений имеет десятилетнюю историю. Они, однако, охарактеризованы гораздо менее полно, чем сателлитные ДНК животных.

ЯДЕРНЫЕ САТЕЛЛИТЫ ДНК РАСТЕНИЙ

Межвидовые различия. Изучение распределения в градиенте плотности CsCl ядерных ДНК высших растений показало, что близкие виды в пределах одного рода могут значительно отличаться по содержанию сателлитных компонентов — от 0 до 30—40% суммарного количества ДНК ядер. Эти данные были получены на основе детального изучения ядерных ДНК около 40 видов высших растений.

Для сравнительного исследования геномов эукариотов необходимо анализировать ядерные ДНК, а не суммарные препараты ДНК клеток,

которые, наряду с ядерной ДНК, содержат генетический материал плазмона — ДНК цитоплазматических органелл. Грубая фракция ядер, выделяемая из гомогената листьев, всегда загрязнена примесями хлоропластов и митохондрий. Как показали наши исследования, осаждение ядер в 2,2 М растворе сахарозы полностью освобождает их от примесей цитоплазматических органелл [7]. Поэтому обнаружение малых количеств сателлитных ДНК в очищенных таким способом препаратах с достоверностью указывает на их ядерное происхождение.

Изучение сателлитных ДНК рода *Phaseolus* показало, что длительное разобщенное развитие рода может вызвать резкие различия в количественном содержании сателлитной ДНК. Установлены две большие зоны первичного возделывания культурных видов фасоли в западном и восточном полушарии [8]. Считается, что после разъединения материков род оказался разорванным на два центра, которые эволюционировали независимо друг от друга. Так, виды *Ph. vulgaris*, *Ph. multiflorus* и *Ph. lunatus* происходят из Мексики и Центральной Америки, где они встречаются в диком состоянии. Вторая группа культурных видов фасоли происходит из Южной Азии. Это *Ph. aureus*, *Ph. calcaratus* и *Ph. angularis*. Изучение распределения ядерных ДНК американских видов показало, что они характеризуются сходным распределением в градиенте плотности CsCl, содержание ядерного сателлитного компонента ДНК с плотностью 1,703 г/см³ составляет приблизительно 30% от суммарного количества ДНК ядер. Ядерные ДНК азиатских видов значительно отличаются по количественному содержанию от американских видов (рис. 1). ДНК ядер *Ph. aureus* характеризуется уни-

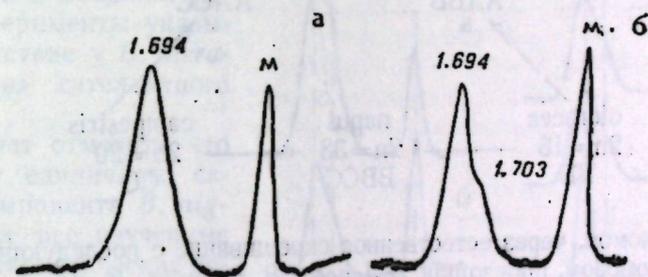


Рис. 1. Распределение ядерных ДНК в градиенте плотности CsCl. а—*Ph. aureus*, б—*Ph. vulgaris*, М—ДНК *M. lysodeikticus*

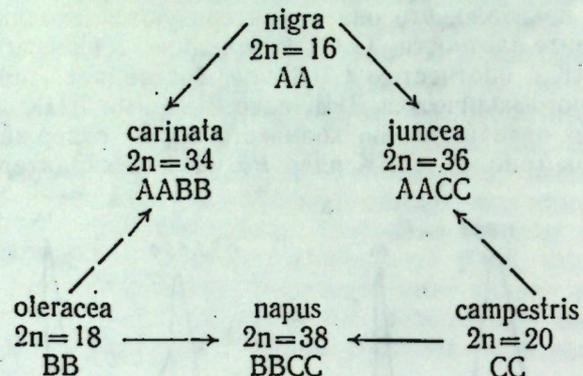
модальным распределением в градиенте плотности CsCl — полностью отсутствует сателлитный компонент. У других азиатских видов содержание ядерных сателлитов ДНК с плотностью 1,703 г/см³ составляет 10—15% от суммарного количества ДНК ядер [13]. Род *Vitis* также характеризуется длительным разобщенным развитием в разных экологических условиях обитания (Северная Америка, Восточная Азия, Евразия) и приобретением некоторыми видами (произрастающими в районах происхождения филлоксеры и грибных заболеваний — в Юго-восточных районах Северной Америки) наследуемой устойчивости к филлоксеры и грибным заболеваниям [9]. Это обстоятельство могло также вызвать определенные различия в первичной структуре ядерных ДНК этих организмов, что в случае значительных изменений могло отразиться и на нуклеотидном составе и, следовательно, на значении плавучей плотности молекул ДНК. Для изучения этого вопроса были проанализированы ядерные ДНК разных видов рода *Vitis*, принадлежащих трем разобщенным центрам произрастания.

Плавучая плотность ядерной ДНК всех изученных видов рода *Vitis* составляет 1,693 г/см³. Это соответствует 34% ГЦ-пар, если допус-

тить, что молекулы ДНК не содержат минорных оснований. Полная идентичность ядерных ДНК исследованных видов в пределах чувствительности данного метода указывает на то, что независимое разобщенное развитие данных видов в течение долгого периода времени в различных условиях внешней среды не привело в данном случае к какому-либо значительному различию нуклеотидного состава ядерных ДНК, которое можно было бы детектировать методом градиентного ультрацентрифугирования.

Генетическая близость видов рода *Vitis* подтверждается легкой их скрещиваемостью и образованием межвидовых гибридов как при естественной, так и при искусственной гибридизации.

Значительное различие отдельных видов по содержанию сателлитных компонентов характерно для рода *Brassica*. Род *Brassica* весьма полиморфен, он содержит более 100 диких и культурных видов. Основным фактором видообразования рода *Brassica* считается анеуплоидия. Вместе с тем в данном роде широко представлены и аллополиплоиды. „Треугольником *Brassica*“ называют три генома: *B. nigra*, *B. campestris*, *B. oleracea* [8]. Эта группа развивалась на диплоидном уровне. От соче-



тания этих геномов, через естественное скрещивание с последующим удвоением числа хромосом, произошли *B. juncea*, *B. carinata*, *B. napus*. *B. juncea* и *B. napus* были искусственно синтезированы и этим было подтверждено их происхождение.

На рис. 2 приводятся кривые распределения ядерных ДНК 9 видов рода *Brassica*, принадлежащих шести разнохромосомным группам. Из этих данных следует, что для рода *Brassica* характерен ядерный сателлитный компонент ДНК с плавучей плотностью 1,704 г/см³. Количество этого сателлита варьирует в широких пределах (табл.). Он полностью отсутствует у *B. oleracea*, у *B. nigra* его количество достигает 37%. Остальные виды занимают в этом ряду промежуточное положение по содержанию данного сателлита. Значение плавучей плотности основного компонента — 1,696 г/см³, также идентично у всех исследованных видов рода *Brassica*.

Для выявления т. н. «скрытых» сателлитных компонентов ДНК используется градиентное ультрацентрифугирование в Cs₂SO₄ в присутствии ионов тяжелых металлов. Молекулы ДНК при pH 9 обратимо связывают ионы ртути. Показано, что связываемость является селективной — богатые АТ-парами ДНК связывают ионы ртути более энергично, нежели богатые ГЦ-парами. Плавучая плотность ДНК в градиенте Cs₂SO₄ при связывании сильно увеличивается. Поэтому реакция используется для создания большого различия в значениях плавучей плотности между фракциями ДНК с различным составом оснований.

При исследовании этим методом ДНК ядер *B. rapa* дает два пика в градиенте — легкий, гомогенный, соответствующий сателлитному компоненту с плотностью 1,449 г/см³ и тяжелый, более широкий — основ-

Таблица

Геномы видов <i>Brassica</i> [8] (по Моринага)				
№ группы	Виды <i>Brassica</i>	Базовое (гайлондное) число хромосом	Геномный состав	Содержание сателлитного компонента, %
I	<i>B. campestris</i> L.	10	CC	24
	<i>B. rapa</i> L.			20
	<i>B. chinensis</i> L.			19
	<i>B. pekinensis</i> Rupr.			20
II	<i>B. nigra</i> Koch	8	AA	37
III	<i>B. oleracea</i> L.	9	BV	0
IV	<i>B. juncea</i> Coss.	18	AACC	28
V	<i>B. napus</i> L.	19	BVCC	7
VI	<i>B. carinata</i> Braun	17	AABV	25

ному (плавучая плотность — 1,517 г/см³). В аналогичных условиях эксперимента в препаратах ДНК ядер *B. oleracea* наблюдается лишь основной компонент с плотностью 1,520 г/см³. Следовательно, эти эксперименты указывают на отсутствие у *B. oleracea* «скрытого» сателлитного компонента.

Особо следует отметить, что по количеству единичного сателлитного компонента *B. nigra* превосходит все изученные до сих пор эукариотические организмы. Аллополиплоидные виды, возникшие на основе скрещивания представителей «треугольника *Brassica*», характеризуются промежуточным количественным содержанием сателлитного компонента. Наименьшее количество (около 7%) наблюдается у *B. napus*, один из родителей которого не содержит сателлитную ДНК. Эти данные свидетельствуют о том, что отдельные виды с разным содержанием ядерных сателлитных компонентов ДНК могут давать аллополиплоиды с промежуточным количественным содержанием сателлитных компонентов ДНК. Появление сателлитных ДНК у родительских видов, по-видимому, предшествовало образованию указанных аллополиплоидов [14].

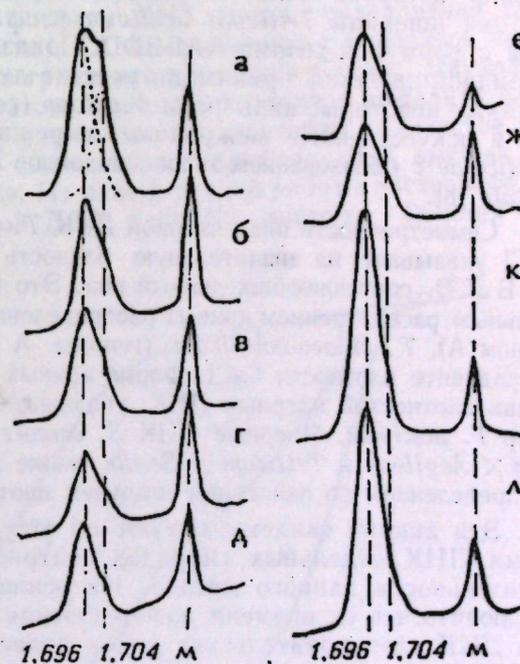


Рис. 2. Распределение ядерных ДНК в градиенте плотности CsCl. а—*B. nigra*, б—*B. juncea*, в—*B. carinata*, г—*B. campestris*, д—*B. rapa*, е—*B. pekinensis*, ж—*B. chinensis*, к—*B. napus*, л—*B. oleracea*

Предполагается, что основным фактором эволюции рода *Brassica* являлась анеуплоидия. Филогенетическое уменьшение числа хромосом обычно связывают с неравномерной транслокацией между негомологичными хромосомами, сопровождаемой потерей гетерохроматиновых — генетически инертных, а также центральных областей хромосом [35]. Если допустить, что в роду *Brassica* основным гаплоидным числом является $n=10$, а виды с $n=9$ и $n=8$ возникли на основе анеуплоидии, то из этого следует, что при образовании *B. oleracea* были полностью утеряны участки хромосом, содержащие сателлитный компонент ДНК, в случае же *B. nigra* — участки ДНК, содержащие часть ДНК, совпадающей по плотности с основным компонентом. Это предположение находит определенное подтверждение в исследованиях последних лет, показывающих, что гетерохроматин животных содержит как сателлитные ДНК, так и фракции, совпадающие по плотности с основным компонентом [33]. Подтверждением вышеуказанного явилось бы обнаружение у какого-либо вида *Brassica* с $n=9$ определенного количества ядерного сателлитного компонента ДНК.

Для объяснения гетерогенного характера ядерных ДНК высших растений можно предположить, что высшие растения с асимметричным характером распределения ядерных ДНК являются древними аллополиплоидами, возникшими на основе гибридизации растений с различным нуклеотидным составом ядерных ДНК. Подходящим объектом для оценки этого предположения является семейство *Graminae*, в эволюции которого аллополиплоидия играла очень важную роль. Так, мягкая пшеница *Triticum aestivum* считается двойным аллополиплоидом с формулой генома AABBDD. Показано, что в образовании гексаплоидной пшеницы принимали участие диплоидная пшеница (геном А), а также некоторые виды рода *Aegilops* (геномы В и D). Хорошо известны и искусственные межродовые скрещивания в пределах подтрибы *Triticinae* с образованием аллополиплоидов *Triticum* × *Aegilops*, *Triticum* × *Secale* [8].

Симметричность пика ядерной ДНК *T. aestivum* в градиенте плотности CsCl указывает на значительную близость нуклеотидного состава геномов А, В и D, составляющих данный вид. Это положение подтверждается детальным рассмотрением кривых распределения ядерных ДНК *T. monococcum* (геном А), *T. palaeo-colchicum* (геномы А и В) и *A. squarrosa* (геном D) в градиенте плотности CsCl. Форма кривых распределения и значения плавучих плотностей ядерных ДНК указанных видов не отличаются от ДНК ядер *T. aestivum*. Ядерные ДНК *S. cereale* и межродовых гибридов *Triticum* × *Aegilops* и *Triticum* × *Secale* также характеризуются симметричным распределением со значением плавучей плотности $1,701 \text{ г/см}^3$ [3].

Эти данные свидетельствуют об отсутствии различий между ядерными ДНК отдельных гибридов подтрибы *Triticinae* в пределах чувствительности данного метода. На основе этих исследований можно заключить, что со времени возникновения *T. aestivum* нуклеотидный состав ДНК ядер родительских видов подвергся незначительным изменениям или же изменения их геномов как в свободном виде, так и в составе *T. aestivum* носили одинаковый характер. Исследования Бендича и МакКарти [12] по определению степени различий геномов А, В и D методом гибридизации ДНК—ДНК показали значительную близость первичной структуры отдельных представителей трибы *Triticinae*.

Для обнаружения возможностей взаимосвязи между аллополиплоидией и асимметричностью распределения ядерных ДНК в градиенте плотности хлористого цезия необходимо дальнейшее исследование большого числа искусственных и естественных аллополиплоидов.

За последние годы ряд авторов наблюдал значительные различия по содержанию сателлитных компонентов ДНК в пределах рода и у животных организмов. Так, Хенниг и Уокер показали, что сателлитные ДНК у пяти видов рода *Apodemus* варьируют как по количеству, так и по плавучей плотности [18]. Саттон и МакКалум установили отсутствие у трех тайландских видов рода *Mus* легкого сателлитного компонента, характерного для *M. musculus* [38]. Травалгини и др. описали различия по содержанию как легких, так и тяжелых по отношению к основному компоненту ядерных сателлитов у отдельных видов рода *Drosophila* [41]. Различия по количественному содержанию ядерных сателлитов ДНК наблюдали у рода *Equus* [10]. Особенно значительные различия по содержанию сателлитных компонентов ДНК наблюдаются у сумчатых крыс (род *Dipodomys*) [29]. У *D. ordii* суммарное количество двух сателлитных компонентов ДНК составляет 52%, у *D. spectabilis* — 14%.

Физико-химические свойства. Выделение сателлитных ДНК высших растений в чистом виде представляет сложную экспериментальную задачу из-за близости значений плавучей плотности основного и сателлитного компонентов. По нашим данным наиболее подходящим методом для этой цели является равновесное ультрацентрифугирование в градиенте плотности $\text{Hg}^{++}-\text{Cs}_2\text{SO}_4$, позволяющее значительно увеличить дистанцию между компонентами ДНК (основной компонент вследствие более высокого содержания АТ-пар энергичнее связывает ионы ртути, нежели сателлитный). Подбирались такие значения r , т. е. молярное соотношение ионов ртути к фосфату ДНК, когда сателлитная ДНК, тяжелея в градиенте плотности CsCl по сравнению с основным компонентом, становилась легкой в градиенте плотности Cs_2SO_4 . Двукратное ультрацентрифугирование в этом градиенте позволяет выделить сателлитную ДНК в чистом виде и довольно значительном количестве [2].

Важную информацию о свойствах сателлитных ДНК высших растений дают кривые плавления. Из нашей ранней работы явствовало, что кривую плавления суммарной ДНК ядер *Ph. vulgaris* (ионная сила

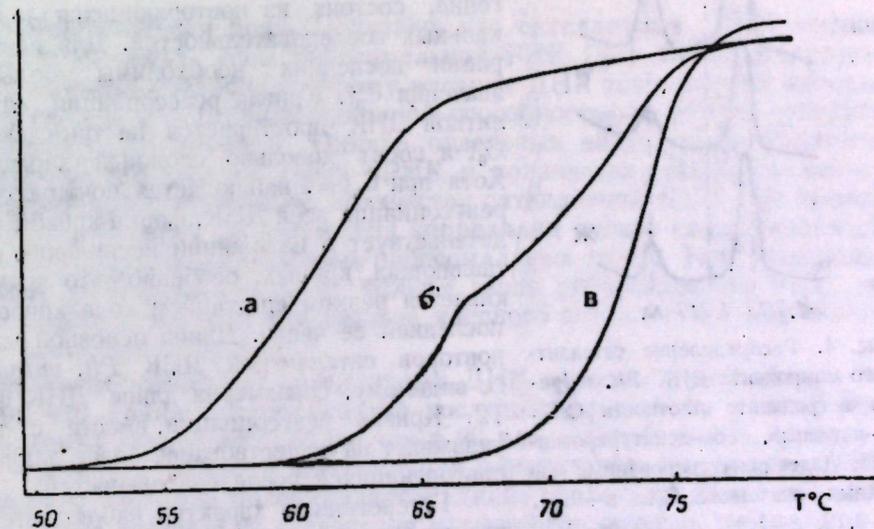


Рис. 3. Кривые плавления ДНК в 0,015 М NaCl, 0,0015 М цитрата Na, pH 7,0.
а—основной, б—сателлитный компоненты, в—ДНК *E. coli*

0,15) грубо можно разбить на две сигмоидные кривые с температурами плавления ~ 85 и 95° [6]. Следовательно, если судить по $T_{пл}$ раз-

ность между двумя компонентами ДНК *Ph. vulgaris* по содержанию ГЦ-пар должна составлять ~ 24% (разнице в температуре плавления в 1° соответствует 2.4% ГЦ). По значениям же плавучей плотности эта разность не должна превышать 9%. Значительная разность значений температур плавления основного и сателлитного компонентов подтверждается исследованием термической денатурации индивидуальных фракций ДНК (рис. 3). Обнаруживается, что фракция сателлитной ДНК содержит низкоплавящийся компонент, и в целом ее кривая плавления носит бифазный характер. Эта гетерогенность не наблюдается при плавлении суммарной ДНК из-за частичного наложения кривых сателлитной ДНК и основного компонента.

Обнаруженная гетерогенность сателлитной ДНК *Ph. vulgaris* носит не внутримолекулярный, а межмолекулярный характер, что подтверждается исследованием ренатурационных свойств (рис. 4). Когда нефрагментированный препарат сателлитной ДНК ренатурируется при разных значениях C_0t , то ДНК расщепляется на две фракции. Фракция I, соответствующая по количеству низкоплавящемуся компоненту, ренатурирует несколько быстрее при более низких значениях C_0t . Гетерогенность сателлитного компонента можно обнаружить и в градиенте Cs_2SO_4 , содержащем Hg^{++} при увеличении значения γ . Появляющийся при этом компонент ДНК можно отождествить с компонентом I сателлитной фракции, наблюдаемым при плавлении и ренатурации.

При изучении кинетики реассоциации получают следующие результаты (рис. 5): основной компонент ДНК при значении $C_0t=4$ ренатурирован ~ на 40%. Это указывает на то, что данная фракция гетерогенна, состоит из повторяющихся и уникальных последовательностей. Для ренатурации последних необходимы большие значения C_0t . Кривая реассоциации сателлитной ДНК простирается на три декады C_0t и носит довольно сложный характер. Хотя при $C_0t=4$ наблюдается почти полная реассоциация всей ДНК, форма кривой свидетельствует о наложении нескольких составляющих кривых, особенно это подчеркивается резким снижением хода кривой в последней ее части. Длина основной части повторов сателлитной ДНК *Ph. vulgaris*, го-видимому, соразмерна длине ДНК фага T2. Кривая реассоциации, вместе с тем, указывает на существование более длинных повторяющихся последовательностей.

Гетерогенный характер наблюдается и для сателлитов рода *Brassica*. При высоком значении γ сателлитная ДНК *B. nigra* распадается на два равных компонента, в случае же *B. rapa* количество промежуточного компонента несколько меньше.

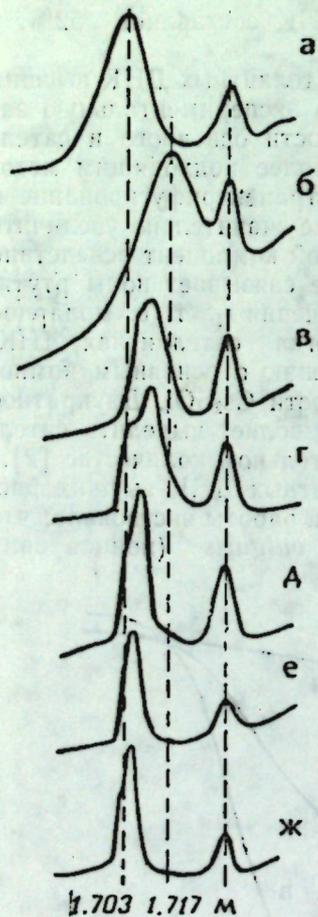


Рис. 4. Распределение сателлитного компонента ДНК *Ph. vulgaris* в градиенте плотности $CsCl$. а—нативный, б—денатурированный. Далее ренатурированные при разных значениях C_0t . в—0.03, г—0.12, д—1.44, е—3.0, ж—16.0

распадается на два равных компонента, в случае же *B. rapa* количество промежуточного компонента несколько меньше.

Таким образом, изученные нами сателлитные ДНК высших растений являются представителями сателлитов-двоен, т. е. фракций, дающих один пик в градиенте плотности $CsCl$ и расщепляющихся на два компонента как в градиенте $Hg^{++}-Cs_2SO_4$, так и при ренатурации и плавлении.

Что обуславливает аномальные свойства сателлитных ДНК высших растений? Одно из объяснений может заключаться в неравном распределении 5-метилцитозина во фракциях ДНК. Недавно показано, что 5-MeЦ уменьшает плотность ДНК в градиенте $CsCl$, но увеличивает температуру плавления [17]. Аномальные свойства сателлитных ДНК высших растений можно объяснить, допустив, что основная часть 5-MeЦ содержится преимущественно во фракции II сателлитной ДНК.

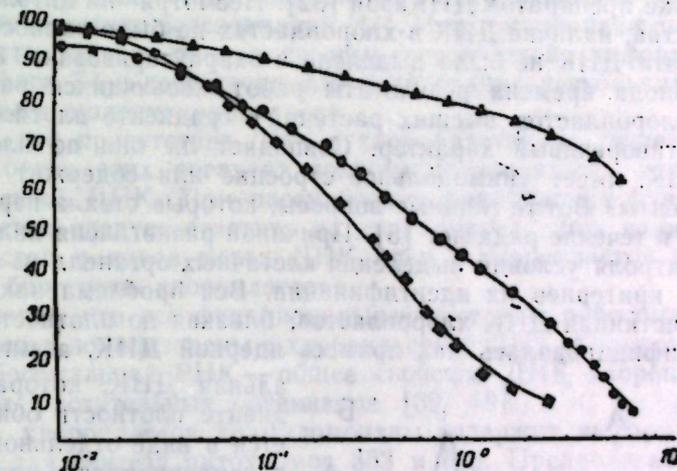


Рис. 5. Кинетика реассоциации ДНК в 1,0 x SSC. Δ —основной компонент, \bullet —сателлитный компонент, \blacksquare —ДНК фага T2

Функциональная роль. Показано, что сателлитные ДНК высших растений содержат гены рибосомальной РНК [40]. Было высказано предположение, согласно которому ядерные ДНК тех растений, которые обладают высокой гибридизационной способностью с рРНК, содержат сателлитные компоненты. Однако отдельные виды рода *Phaseolus*, близкие по содержанию генов рРНК и количества ДНК на клетку, значительно различаются по количеству сателлитной ДНК [1]. Имеются и другие данные об отсутствии корреляции между содержанием сателлитной ДНК и количеством рибосомальных генов. Так, однокомпонентная ДНК лука содержит больше генов рибосомальной РНК, нежели тыквы, у которой содержание ядерного сателлитного компонента ДНК достигает 18% [20].

Изучение некоторых сателлитных ДНК методом реассоциации показало, что длина повторяющихся последовательностей у отдельных видов может варьировать более чем в 20 раз. Следует иметь, однако, в виду, что метод скорости реассоциации однонитчатых фрагментов ДНК, с помощью которого рассчитывается длина повторов, дает несколько завышенные результаты вследствие плохого спаривания дивергированных последовательностей нуклеотидов в ДНК [34].

Некоторые работы свидетельствуют о функциональной гетерогенности сателлитных ДНК высших растений. Так, у рода сателлитноносных растений кривые распределения в градиенте плотности $CsCl$ рибосомальных генов и сателлитных ДНК не совпадают [21]. Показано также, что обнаруживаемый в полигенных хромосомах *Ph. multiflora*

гus сателлитный компонент ДНК, сходный с компонентом I сателлитной ДНК *Ph. vulgaris*, не содержит гены рРНК [27].

В целом гены рРНК составляют малую часть сателлитных ДНК высших растений. Функции основной ее массы остаются неясными.

ДНК ПЛАСТИД

В растениях функционируют три генетические системы — ядерная, пластидная и митохондриальная. Особое значение придается изучению структурных особенностей ДНК хлоропластов — этой важнейшей органеллы растительной клетки. В 1962 году Рис и Плаут впервые обнаружили в хлоропластах ДНК-содержащие фибриллы, которые исчезали при обработке препаратов ДНКазой [32]. Несмотря на цитологические доказательства, наличие ДНК в хлоропластах не было полностью признано, пока эта ДНК не была выделена и охарактеризована. В течение долгого периода времени результаты работ, касающихся распределения ДНК хлоропластов высших растений в градиенте плотности CsCl, носили противоречивый характер. Совпадает ли она по плотности с ядерной ДНК, имеет унимодальное строение или содержит сателлитные компоненты? Вот те главные вопросы, которые стояли перед исследователями в течение ряда лет [5]. Причиной разногласия являлось отсутствие контроля условий выделения клеточных органелл из-за немалого точных критериев их идентификации. Вся проблема заключалась в том, что истинная ДНК хлоропластов, близкая по плотности с ДНК ядер, идентифицировалась как примесь ядерной ДНК, а митохондриальная ДНК, которая в градиенте плотности обнаруживается в виде отдельной полосы, рассматривалась как хлоропластная [7].

В настоящее время превалирует мнение, согласно которому ДНК хлоропластов высших растений характеризуется унимодальным распределением в градиенте плотности как в нативном, так и в фрагментированном состоянии (рис. 6). Плавающая плотность ДНК хлоропластов высших и низших растений довольно близка и составляет 1,685—1,697 г/см³. Близкий нуклеотидный состав ДНК хлоропластов при значительной вариабельности ДНК ядер (плотность ядерных ДНК у растений варьирует от 1,689 до 1,725 г/см³) может указывать на единый источник происхождения хлоропластов. Такая возможность в настоящее время изучается в нашей лаборатории путем определения степени гибридизации ДНК

хлоропластов разных видов высших растений и ДНК синезеленых водорослей.

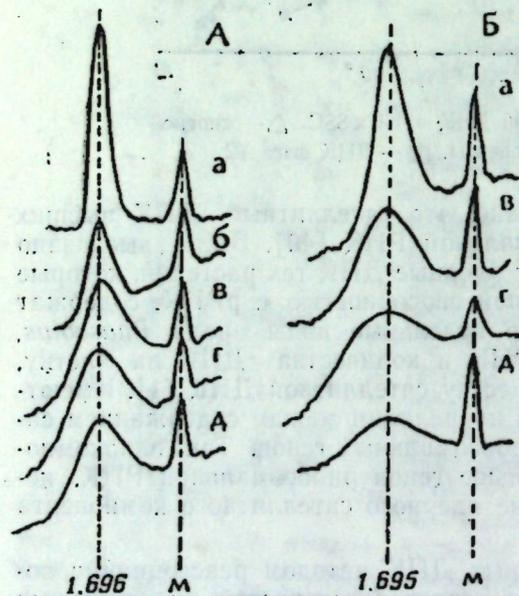


Рис. 6. Распределение ДНК хлоропластов в градиенте плотности CsCl. А—*Sp. oleracea*, Б—*P. sativum*. а—нативная, б—фрагментированная с помощью капилляра, в, г, д—фрагментированная с помощью ультразвука; время фрагментации 3,5 и 10 мин соответственно

хлоропластов разных видов высших растений и ДНК синезеленых водорослей.

Важной особенностью ДНК хлоропластов является их циркулярная структура. Длина ДНК хлоропластов как высших, так и низших растений составляет приблизительно 40μ, в то время как длина ДНК митохондрий разных таксономических групп значительно отличается друг от друга. Длина ДНК митохондрий высших животных ~ 5μ, дрожжей — 25μ, высших растений — 30μ [25, 28].

Отличительной особенностью ДНК хлоропластов от ДНК ядер, кроме циркулярной структуры, является способность к полной обратной ренатурации [6]. Другим критерием отличия ДНК ядер и хлоропластов служит отсутствие 5-MeC в составе ДНК хлоропластов [23].

В хлоропластах ДНК присутствует в виде 20—25 кольцеобразных молекул, каждая из которых содержит лишь уникальную последовательность. Первичная структура этих 20—25 молекул настолько близка, что возможная микрогетерогенность не обнаруживается при изучении их методом кинетики реассоциации [11]. Информационная емкость ДНК хлоропластов близка по количеству генетической информации ДНК бактериофага Т4 и достаточна для кодирования нескольких сотен белков среднего молекулярного веса.

Ясно, что присутствие ДНК в хлоропластах не свидетельствует о том, что белки этих органелл должны кодироваться исключительно хлоропластной ДНК. При рассмотрении генетических функций ДНК хлоропластов следует ответить на два вопроса: что кодирует ДНК хлоропластов и каков вклад ДНК ядер и хлоропластов в координирование биогенеза хлоропластов?

Показано, что все функциональные цистроны рибосомальной РНК хлоропластов локализованы в хлоропластной ДНК. Кодирование структуры рибосомальной РНК — общее свойство ДНК хлоропластов всех изученных растительных организмов [39, 19].

ДНК хлоропластов хламидомонады содержит информацию, необходимую для синтеза цитохромов 553 и 563. Предполагается также, что ДНК хлоропластов включает гены, кодирующие некоторые мембранные компоненты хлоропластов. Цитоплазматическая наследуемость устойчивости к антибиотикам свидетельствует о том, что структурные гены некоторых белков рибосом хлоропластов также присутствуют в хлоропластной ДНК [26].

Информация, содержащаяся в ДНК хлоропластов, затрагивает лишь некоторые функции хлоропластов и не ответственна за обеспечение непрерывности хлоропластов как органелл. Клетки хламидомонады растут в присутствии рифампина — антибиотика, ингибирующего РНК-полимеразу хлоропластов в течение многих поколений. В этих клетках хлоропласт нормально репродуцируется, хотя он и структурно дезорганизован и не способен к фотосинтезу [37].

Синтез основной части белков рибосом хлоропластов, ферредоксина, ферредоксин-НАДФ-редуктазы, ферментов, участвующих в синтезе хлорофилла, каротиноидов происходит под управлением ядерной ДНК, хотя в синтезе некоторых из этих компонентов могут участвовать и хлоропластные рибосомы [26].

Таким образом, ДНК хлоропластов детерминирует структуру лишь малой части белков этой органеллы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беридзе Т. Г. Мол. биология, 6, 908—914, 1972.
2. Беридзе Т. Г., Брагвадзе Г. П. Мол. биология, 10, 1976.
3. Беридзе Т. Г., Горгидзе А. Д. Генетика 9, 172—174, 1973.
4. Беридзе Т. Г., Дурмишидзе С. В., Хачидзе О. Т. ДАН СССР, 211, 468—469, 1973.

5. Беридзе Т. Г., Одицова М. С. Успехи биол. химии, 10, 36—63, 1969.
6. Беридзе Т. Г., Одицова М. С., Сисакян Н. М. Мол. биология, 1, 142—153, 1967.
7. Беридзе Т. Г., Табидзе В. Д. Мол. биология, 10, 278—287, 1976.
8. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи, «Колос», Л., 1971.
9. Негруль А. М. В кн.: Ампеლოграфия СССР, 1, 159—216, 1946.
10. Arrighi F. E., Mandel M., Bergendahl J., Hsu T. C. Biochem. Genet., 4, 367—376, 1970.
11. Bastia D., Chiang K. S., Swift H., Siersma H. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 68, 1157—1161, 1971.
12. Bendich A. J., McCarthy B. J. Genetics, 65, 567—573, 1970.
13. Beridze T. Biochim. Biophys. Acta, 262, 393—396, 1972.
14. Beridze T. Biochim. Biophys. Acta, 395, 274—279, 1975.
15. Borst P., Rutenberg G. J. C. M. Biochim. Biophys. Acta, 114, 645—648, 1966.
16. Corneo G., Moore C., Sanadi R. D. et al. Science, 151, 687—689, 1966.
17. Gill J. E., Mazrimas J. A., Bishop C. C. Jr. Biochim. Biophys. Acta, 335, 330—348, 1974.
18. Hennig W., Walker P. M. B. Nature, 225, 915—919, 1970.
19. Ingle J., Possingham J. V., Wells R., Leaver C. J., Loening U. E. Symp. Soc. Exp. Biol., 24, 303—325, 1970.
20. Ingle J., Sinclair J. Nature, 235, 30—32, 1972.
21. Ingle J., Timmis J. N., Sinclair J. Plant Physiol., 55, 496—501, 1975.
22. Jones K. W. Nature, 225, 912—915, 1970.
23. Kirk J. T. O. Annual Review Biochem., 40, 161—196, 1971.
24. Kit S. J. Mol. Biol., 3, 711—716, 1961.
25. Kolodner R., Tewari K. K. J. Biol. Chem., 247, 6355—6364, 1972.
26. Levine R. P. Brookhaven Symp. Biol., 23, 503—532, 1971.
27. Lima-De-Faria A., Pero R., Avanzi S., Durante M., Stahle U., D'Amato T., Granström H. Hereditas, 79, 5—19, 1975.
28. Manning J. E., Wolstenholme D. R., Richards O. C. J. Cell Biol., 53, 594—601, 1972.
29. Mazrimas J. A., Hatch F. T. Nature New Biol., 240, 102—105, 1972.
30. Meselson M., Stahl F. W., Vinograd J. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 43, 581—587, 1957.
31. Pardue M. L., Gall J. G. Science, 168, 1356—1358, 1970.
32. Ris H., Plaut W. J. Cell Biol., 13, 383—391, 1962.
33. Saunders G. F., Hsu T. C., Getz M. J., Simes E. L., Arrighi F. E. Nature, 236, 244—246, 1972.
34. Southern E. M. Nature, 227, 794—798, 1970.
35. Stebbins G. L. Science, 152, 1463—1469, 1966.
36. Sueoka N., Cheng T.—Y. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 48, 1851—1856, 1962.
37. Surzycki S. J. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 63, 1327—1334, 1969.
38. Sutton W. D., McCallum M. J. Mol. Biol., 71, 633—656, 1972.
39. Tewari K. K., Wildman S. G. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 59, 569—576, 1968.
40. Thornburg W., Siegel A. Biochim. Biophys. Acta, 312, 211—214, 1973.
41. Travaglini E. C., Petrovic J., Schultz J. Genetics, 72, 431—439, 1972.
42. Walker P. M. B. In: Progress in Biophysics and Molecular Biology (Butler J. A. V. and Noble D., eds) Pergamon Press, 23, 147—190, 1971.
43. Waring M., Britten R. J. Science, 154, 791—794, 1966.

უმაღლეს მცენარეთა სატელიტური დნმ

თ. ბერიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის მცენარეთა ბიოქიმიის ინსტიტუტი, თბილისი რეზიუმე

სტატიაში მოცემულია ტერმინი „სატელიტური დნმ“-ის თანამედროვე გაგება. განხილულია საკითხი ცხოველური უჯრედების სატელიტური დნმ-ის სტრუქტურულ თავისებურებათა და ფუნქციურ თვისებათა შესახებ. გვარების *Phaseolus* და *Brassica*-ს მაგალითზე აღწერილია მონათესავე სახეობათა მკვეთრი განსხვავება დნმ-ის სატელიტური კომპონენტების რაოდენობრივი შემცველობის მხრივ. განხილულია მონაცემები, რომლებიც მეტყველებენ უმაღლეს მცენარეთა სატელიტური დნმ-ის შერეობის შესახებ. გაანალიზებულია ექსპერიმენტული მასალა, რომელიც შეეხება უმაღლეს მცენარეთა სატელიტური დნმ-ის ფუნქციურ თვისებებს. მოყვანილია მონაცემები პლასტიდების დნმ-ის სტრუქტურული ანალიზის შესახებ. განხილულია ქლოროპლასტური დნმ-ის გენეტიკური ფუნქციები, აგრეთვე ბირთვული დნმ-ის როლი ქლოროპლასტის ბიოგენეზის კოორდინირებაში.

SATELLITE DNAs OF HIGHER PLANTS

T. G. BERIDZE

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

Summary

The modern definition of the term "satellite DNA" is given. The problem of structural features and functional role of animal satellite DNAs is discussed. The cases of sharp differences between the closely related species of higher plants i. e. *Phaseolus* and *Brassica* sp. in quantitative content of satellite DNAs are described. The experimental results on the functional properties of satellite DNAs of higher plants are analyzed. The data on structural analysis of plastid DNA are discussed. The genetic functions of chloroplast DNA and the role of nuclear DNA in coordination of chloroplast biogenesis are examined.

УДК 576.312.2.31

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

СИНТЕЗ ПОЛИ (А) ДНК-ЗАВИСИМОЙ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ С ПЕЧЕНИ КРЫС

М. Г. Челидзе

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

Поступила в редакцию 6.2.1976

Ферменты группы С ДНК-зависимой РНК-полимеразы печени крыс в качестве субстрата полимеразной реакции могут использовать только один нуклеозидтрифосфат (АТФ). Реакция стимулируется остальными нуклеозидтрифосфатами (ГТФ, ЦТФ, УТФ), а также только УТФ. Ферментативная реакция является ДНК-зависимой и в большей степени стимулируется ДНК печени крыс, чем ДНК других источников. Реакция подавляется ДНКазой, РНКазой и специфическими ингибиторами (актиномицин Д, α -аманитин, конго красный). Кривые зависимости ферментативной активности от pH и времени инкубации имеют несколько оптимумов, что указывает на гетерогенность формы С ДНК-зависимой РНК-полимеразы.

В хранении и реализации генетической информации в клетках живых организмов участвует сложная система, состоящая из ДНК, специфических белков и ферментов. Изучение свойств отдельных компонентов этой системы и их взаимосвязей дает возможность лучше понять процессы, протекающие в ней.

Эукариоты содержат систему ферментов, синтезирующих гомо- и гетерополимеры.

Три формы (А, В, С) основного фермента генетического аппарата ДНК-зависимой РНК-полимеразы эукариотов отличаются друг от друга не только по месту локализации в клетке (ядрышко, нуклеоплазма, цитозол), но и по каталитическим и структурным свойствам и чувствительностью к специфическому ингибитору α -аманитину [19]. Каждая из этих групп содержит несколько форм: А₁, В₁, В₁₁, С, которые в процессе транскрипции предъявляют разные требования к ионной силе среды, специфическим белкам и ДНК [3].

Во многих работах отмечалось, что ДНК-зависимая РНК-полимераза для проявления ферментативной активности не всегда требует присутствия 4-х нуклеозидтрифосфатов, а в определенных условиях может использовать только один из них [6]. Было установлено, что в прокариотах α -субъединица фермента ДНК-зависимой РНК-полимеразы полимеризует рибоаденозинтрифосфат. Особое внимание было уделено этому факту после выделения гетерогенной РНК, имеющей на 3'-конце поли (А) сегмент [1].

Задачей данной работы было изучение свойств фермента группы С ДНК-зависимой РНК-полимеразы.

МЕТОДИКА

РНК-полимеразу группы С выделяли из печени крыс по методу Зейфарта [5] с некоторыми дополнениями [2]. При изучении влияния ДНК на ферментативную активность фермента С его дополнительно освобождали от нуклеиновых кислот высаливанием сульфатом аммония [6]. Ферментативную активность определяли по методу Роэдера [10] с изменениями в остановке реакции [2]. Инкубационная среда содержала в мМ: трис-НСl 80, pH 7,9; ЭДТА 0,23; ГТФ, ЦТФ, УТФ по 0,3 каждой; дитиотрейтол 0,1; MnCl₂ 0,32; ¹⁴C-АТФ 0,002 мкМ (удельная активность ~ 400 мКиори/мМ); ДНК 200 мкг/мл. Определение поли-А-синтезирующей активности проводили так же, как и в случае РНК-полимеризирующей системы, но из среды исключали немеченные рибонуклеозидтрифосфаты. За контроль принимали радиоактивность стандартной неинкубированной пробы, в которую до внесения фермента было добавлено 0,2 мл 0,5% альбумина и 5 мл 0,5 N HClO₄. Для определения действия ДНКазы (фирма «Koch—Light Lab») фермент предварительно инкубировали при 25°C в течение 20 мин с ДНКазой и MgCl₂, а затем вносили в стандартную среду. Действие РНКазы (фирма «Reanal») проверяли варьированием условий внесения и времени инкубации. РНКазу вносили: с) до добавления фермента и инкубировали 20 мин; д) после 20 мин преинкубирования стандартной среды и инкубировали с РНКазой еще 5 мин; е) как и в случае д; но инкубировали с РНКазой 10 мин (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ферменты группы С ДНК-зависимой РНК-полимеразы используют рибоаденозинтрифосфат как субстрат. Добавление остальных трех рибонуклеозидтрифосфатов стимулирует эту реакцию (табл. 1). Варьирование немеченными субстратами в реакционной среде сильно влияет на включение ¹⁴C-АТФ в полинуклеотидную цепь. Так УТФ стимулирует включение на 26%, а ГТФ и ЦТФ ингибирует на 74%. Замена рибонуклеозидтрифосфатов на дезоксирибонуклеозидтрифосфаты полностью прекращает реакцию.

При изучении зависимости ферментативной активности от концентрации ДНК было замечено большое включение в пробе, в которую не была добавлена ДНК (рис. 1). Это вызвало предположение, что препарат не полностью освобожден от ДНК, хотя стандартной цветной реакцией ДНК в препарате не обнаруживается. Препарат, обработанный сульфатом аммония [4], почти не включает ¹⁴C-АТФ в отсутствие ДНК. Следовательно препарат дополнительно освобожден от нуклео-

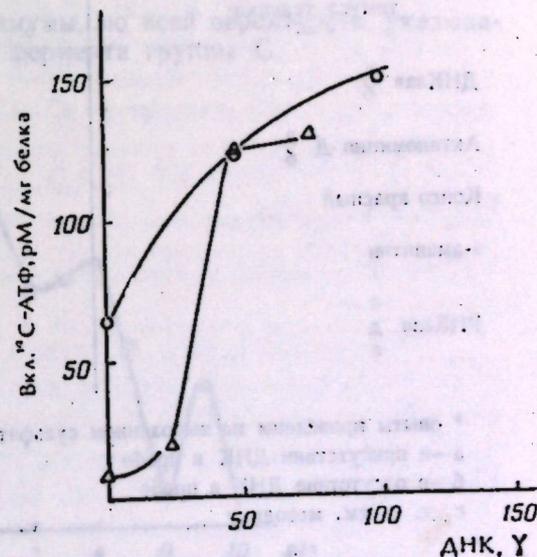


Рис. 1. Зависимость активности ДНК-зависимой РНК-полимеразы С от концентрации ДНК. Δ — препарат фермента, высоленный сульфатом аммония; \circ — препарат фермента без дополнительной очистки

вых кислот, что позволило изучить влияние концентрации ДНК на ферментативную активность. Влияние проследжено на ДНК печени крыс (получено нами по Мармуру и Джонсу [5]), селезенки быка, тимуса

Таблица 1

Субстратная специфичность фермента

¹⁴ C-меченные субстраты	Немеченные субстраты	Кол-во, мМ	Включение ¹⁴ C-НТФ, %
УТФ	АТФ+ГТФ+ЦТФ	каждого 0,3	—
ГТФ	АТФ+УТФ+ЦТФ	"	—
АТФ	УТФ+ГТФ+ЦТФ	"	100
"	УТФ	"	126
"	ГТФ	"	26
"	ЦТФ	"	26
d-ЦТФ	d-АТФ+d-ГТФ+d-ЦТФ	каждого 0,3	—

теленка (Олайнский завод химреактивов) и эритроцитов птиц (фирма «Reanal») (табл. 2). Наибольшим эффектом стимуляции обладает ДНК печени крыс. Для подтверждения того, что реакция, катализируемая

Таблица 2

Специфичность ДНК и действие различных реагентов на включение ¹⁴C-АТФ в полинуклеотидную цепь

Реагенты	Количество реагента, мкг/0,25 мл	Включение ¹⁴ C-АТФ, %
печени крыс	50	102
селезенки быка		10
эритроцитов птиц		25
тимуса теленка		20
—		10
ДНКаза а	200	12
б		—
Актиномицин Д а	125	14
б		—
Конго красный	50	—
α-аманитин	3	100
	5	66
РНКаза с	50	22
д		20
е		—

* опыты проведены на высоложенном сульфатом аммония белке

а—в присутствии ДНК в пробе

б—в отсутствие ДНК в пробе

с, д, е—см. методику

ферментами группы С, ДНК-зависима, мы использовали ДНКазу и актиномицин Д (табл. 2). Они полностью ингибировали включение ¹⁴C-АТФ в полинуклеотидную цепь. Все это указывает на ДНК-зависимый характер ферментативной реакции, катализируемой ферментами группы С.

Специфические ингибиторы РНК-полимераз, такие как конго красный и α-аманитин, подавляют включение на 100 и 34% соответственно (табл. 2). Продукт реакции полностью разрушается РНКазой (табл. 2).

Кривые времени инкубации и pH-зависимости ферментативной активности имеют несколько оптимумов (рис. 2, 3). Как видно, максимальное включение наблюдается на 5 и 15 мин инкубирования и в об-

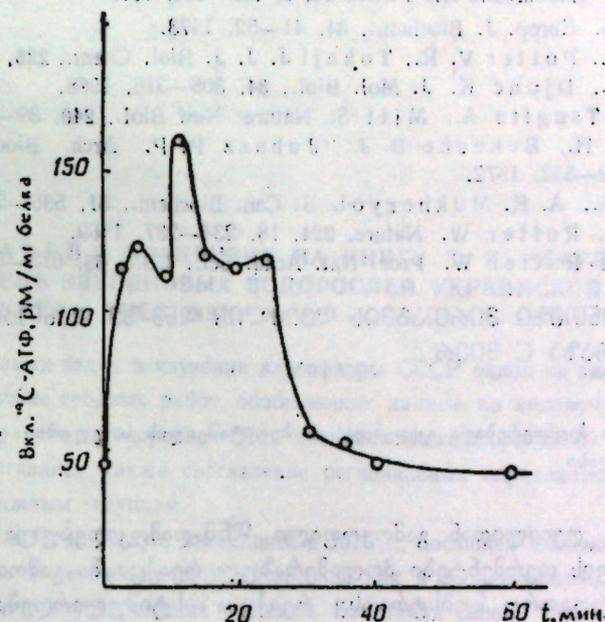


Рис. 2. Зависимость активности ДНК-зависимой РНК-полимеразы С от времени инкубации

ластях pH 6,5, 8,1 и 9,5. Эти оптимумы, по всей вероятности, указывают на неомогенность препарата фермента группы С.

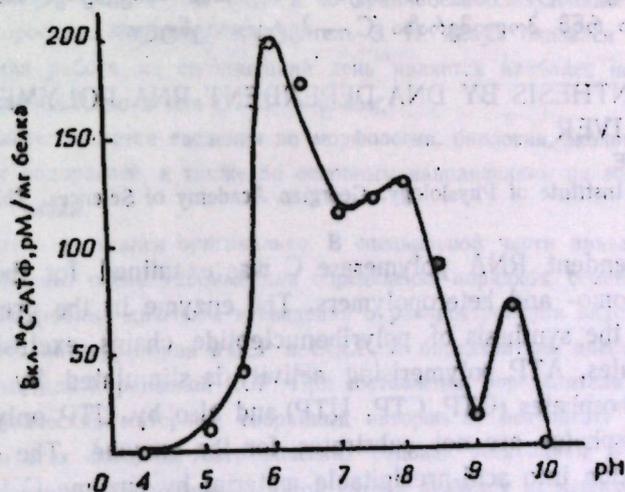


Рис. 3. Зависимость активности ДНК-зависимой РНК-полимеразы С от pH среды

Для уточнения вышеописанных свойств фермента группы С ДНК-зависимой РНК-полимеразы печени крыс ведутся дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

1. Георгиев П. П., Мантьева В. М. Биохимия, 27, 949—952, 1962.
2. Челидзе М. Г., Цалкаламанидзе Н. В., Жгейти Н. Ж., Заалишвили М. М. Сообщения АН ГССР, 78, 2, 457—459, 1975.
3. Dezelee S. Europ. J. Biochem., 34, 41—52, 1973.
4. Herbert E., Potter V. R., Tokaji J. J. J. Biol. Chem., 225, 659—663, 1957.
5. Marmur J., Djonec K. J. Mol. Biol., 34, 305—316, 1968.
6. Ohasa S., Tsugita A., Mitt S. Nature New Biol., 240, 39—45, 1972.
7. Seifart K. H., Benecke B. J., Juhasz P. P. Arch. Biochem. Biophys., 151, 2, 519—532, 1972.
8. Bleur D. G., A. K. Mukheryoi. J. Can. Biochem., 51, 586—589, 1973.
9. Roeder R., Rutter W. Nature, 224, 18, 234—237, 1969.
10. Roeder R., Rutter W. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 65, 675—680, 1970.

პოლი-А-ს სინთეზი ვირთაგვის ღვიძლის ღმ-ზე დამოკიდებული რნმ პოლიმერაზა C მიერ

ა. ზალიძე

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი, თბილისი
რ ე ზ ი უ მ ე

ვირთაგვის ღვიძლიდან გამოყოფილი ღმ-დამოკიდებული რნმ პოლიმერაზა C ჯგუფის ფერმენტები პოლიმერაზულ რეაქციაში გამოიყენებენ მხოლოდ ატფ-ს, როგორც სუბსტრატს. რეაქცია სტიმულირდება დანარჩენი ნუკლეოზიდტრიფოსფატებით (ბტფ, ცტფ, უტფ) და აგრეთვე მარტო უტფ-ით. ფერმენტული რეაქცია დამოკიდებულია ღმ-ზე და უფრო მეტად სტიმულირდება ვირთაგვის ღვიძლის ღმ-ით. ღმ-აზა, რნმ-აზა, აქტინომიცინი — D, α-ამანიტინი და კონგო წითელი თრგუნავს ფერმენტულ რეაქციას. მრუდზე, რომელიც გამოხატავს დამოკიდებულებას pH-ზე და ინკუბაციის ხანგრძლივობაზე, რამდენიმე ოპტიუმი შეინიშნება, რაც იმის მიხვედრებელია, რომ ღმ-დამოკიდებული რნმ პოლიმერაზა C — ჰეტეროგენულია.

POLY (A) SYNTHESIS BY DNA-DEPENDENT RNA POLYMERASE C FROM RAT LIVER

M. G. CHELIDZE

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

Summary

DNA-dependent RNA polymerase C was examined for their capacity to synthesize homo- and heteropolymers. The enzyme in the presence Mn^{2+} ions catalyzes the synthesis of polyribonucleotide chains exclusively using ATP as substrates. ATP polymerising activity is stimulated by other ribonucleoside triphosphates (GTP, CTP, UTP) and also by UTP only. Deoxynucleoside triphosphates are not substrates for the enzyme. The catalysis of ATP incorporation into acid-precipitable material by enzyme C is completely dependent on DNA and 10 times increased in the presence of DNA obtained from the rat liver than from other organs. Enzyme C activity is inhibited by actinomycin D, DNA-ase, RNA-ase, α-amanitin and Kongo Red. pH and time dependence curves of the utilization of ribonucleoside triphosphate by enzyme C show several optima at pH 6.5, 8.1 and 9.5, respectively. These findings seem to implicate that the enzyme C is heterogeneous.

РЕЦЕНЗИИ

К. Г. КАНЧАВЕЛИ. РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ З. И. АСАУЛ
«ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЭВГЛЕНОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ УКРАИНСКОЙ ССР»,
«НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1975

Среди основных задач в изучении альгофлоры СССР одной из важнейших следует считать составление сводных работ, обобщающих данные по видовому составу, экологии и распространению водорослей. Для познания альгофлоры всего Союза большую ценность представляет также составление региональных определителей, особенно по практически важным группам.

Определитель З. И. Асаул, вышедший в 1975 г., посвящен эвгленовым водорослям, принадлежащим к своеобразной и интересной как в теоретическом, так и в практическом отношении группе низших растений. Благодаря своему участию в самоочищении естественных водоемов и как показатели загрязнения вод органическими веществами, эвгленовые водоросли привлекают к себе особое внимание.

Первый определитель эвгленовых водорослей Украинской ССР был составлен Д. О. Свиренко в 1938 г., но после его опубликования накопился богатый фактический материал, появилось множество работ, посвященных эвгленовым водорослям Украинской ССР, в том числе и по крайне слабо изученным бесцветным эвгленовым водорослям. Поэтому определитель З. И. Асаул оказался весьма своевременным. Данная работа на сегодняшний день является наиболее полной не только для Украинской ССР, но и для СССР в целом.

В определителе даются сведения по морфологии, биологии, экологии и систематике эвгленовых водорослей, а также по основным направлениям их эволюции и филогенетическим связям.

Определитель составлен оригинально. В специальной части приведены четко составленные таблицы, очень удобные для определения порядков, семейств, родов и видов; даются подробные диагнозы и сведения о распространении видовых и внутривидовых таксонов на территории УССР и СССР. В определитель внесены также виды, предполагаемые для Украинской ССР. При составлении определителя использован богатейший фактический материал, собранный автором в результате многолетних исследований во всех ботанико-географических районах республики. В нем приводятся 502 вида эвгленовых водорослей. Заслугой автора является включение в определитель 177 видов бесцветных форм. Последняя, крайне слабо изученная группа, и по сей день не находит отражения в отечественных сводках.

Определитель богато иллюстрирован. Для каждого видового и внутривидового таксона дается несколько рисунков, многие из них являются оригинальными. Впервые в данном определителе при экологической характеристике таксонов автор приводит гидрохимические показатели воды.

З. И. Асаул создала ценный в научном и практическом отношении капитальный труд, облегчающий дальнейшее изучение флоры эвгленовых водорослей СССР. Он рассчитан на ботаников-альгологов, гидробиологов, специалистов рыбного и коммунального хозяйства, а также на преподавателей и студентов биологических факультетов высших учебных заведений.

კ. ყანჩაველი. რეცენზია ზ. ასაულის წიგნზე „უკრაინის სსრ ევგლენოვან წყალმცენარეთა სარკვევი“, «ნაუკოვა დუმკა», კიევი, 1975.

K. G. Kanchaveli. Review of Z. Asaul's book "The Handbook of Euglena Alga of the Ukrainian SSR", "Naukova Dumka", Kiev, 1975.

I ЗАКАВКАЗСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ МОРФОЛОГОВ

22—24 декабря 1975 года в столице нашей республики Тбилиси проходила I Закавказская конференция морфологов. Идея проведения подобного форума ученых-морфологов Закавказья зародилась давно, но в результате ряда объективных причин провести его удалось лишь в 1975 году.

В работе конференции приняло участие свыше 300 делегатов и гостей из разных городов Советского Союза. Основное ядро конференции было представлено морфологами Грузии, Азербайджана и Армении, но в ее работе самое активное участие приняли ученые из Москвы, Ленинграда, Киева, Минска, Новосибирска, Ростова-на-Дону, Кишинева и других городов.

В адрес Оргкомитета поступило свыше 500 докладов. В материалы конференции включены 193 работы, а в программу — 90 докладов, которые были заслушаны на 6 заседаниях. На открытии конференции с приветственными словами выступили председатель Тбилисского горисполкома Б. Ш. Лобжанидзе, председатель Ученого совета Минздрава ГССР проф. Б. Р. Нанейшвили, академик А. Д. Зурабашвили и др.

Так как подобная конференция созывалась впервые, она, естественно, не могла быть посвящена одному какому-нибудь узкому вопросу, а проходила под девизом смотра достижений морфологической науки в Закавказских республиках за последние годы.

В первый день конференции заслушаны доклады, посвященные кровеносным и лимфатическим сосудам — изменениям миокарда и его кровеносных сосудов в разных функциональных и патологических состояниях, клапанному аппарату сердца, состоянию микроциркуляторного русла, практическому значению некоторых морфологических основ гемодинамики, пластичности кровеносного русла разных органов при гипоксии и др.

Во второй день в основном были рассмотрены доклады, посвященные центральной и периферической нервной системе. Эти доклады освещали такие важные вопросы, как формирование новых источников иннервации, изменение нервной системы в условиях патологии и эксперимента, особенности регенерации нервной системы, своеобразие иннервации разных органов, внутриствольное строение нервов, вопросы миелинизации нервных волокон, пролиферации, миграции и полиплоидизации нервных клеток и др.

Утреннее заседание третьего дня конференции было посвящено в основном вопросам цитологии. На этом заседании были представлены доклады о непрограммированном синтезе ДНК в клетках, соматической полиплоидии в процессе роста и дифференцировки, миогенезе сердечной мышцы, количественных соотношениях ядра и цитоплазмы и др. Кроме того, были рассмотрены вопросы регенерации при гравитационной перегрузке и трансплантации.

Последнее, шестое, заседание конференции было посвящено вопросам макроскопической и сравнительной анатомии — топографии слизистых желез и межсегментарных щелей печени, возрастным и морфологическим особенностям некоторых органов буйвола, нутрии, тюленя и др.

В большинстве из представленных докладов были высказаны и соответственно аргументированы довольно оригинальные теории и концепции, которые, кроме обычных классических методов морфологического исследования, строились на основе гистохимической, энзимохимической, цитохимической, цитоспектрофотометрической, морфофизиологической и электронномикроскопической характеристик исследуемого материала. В докладах, представленных на конференции, отмечалась большая связь теории с

прикладными науками, начиная от общепрактических обобщений результатов своих исследований вплоть до перспектив применения лазерного света в медицинской практике. Однако, несмотря на тщательный отбор и строгое рецензирование представленных работ, в материалы конференции, так же как и в доклады, вкрались явно слабые сообщения, которые ни методически, ни по анализу и обобщению материала не соответствовали современным уровням науки. По-видимому, в дальнейшем при проведении подобной конференции, было бы желательно придать ей вид симпозиума и посвятить его одному какому-нибудь актуальному вопросу морфологической науки.

Почти все доклады вызвали оживленную дискуссию как во время заседаний, так и в кулуарах.

Работу конференции подытожила председатель оргкомитета чл.-корр. АН Грузинской ССР, заслуженный деятель науки, профессор Н. А. Джавахишвили.

Намечены пути дальнейших совместных исследований грузинских, азербайджанских и армянских морфологов. Принято решение о систематическом созыве подобных конференций поочередно в каждой республике Закавказья. Следующую конференцию намечено провести в Баку в 1978 году.

Т. А. Гибрадзе

Технический редактор Н. А. Онанова
Корректор Г. Н. Дугладзе

Сдано в набор 13.4.1976; Подписано к печати 18.6.1976 Формат
бумаги 70×108^{1/16}; Бумага № 1; Печатных л. 8,4; Уч.-издат. л. 6,88;
УЭ 11257 Тираж 1200; Заказ 1195

Цена 70 коп.

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

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

10. Корректуры статей даются авторам для проверки, правки и визирования. Изменения и дополнения в тексте корректур не допускаются, за исключением исправления ошибок и спечаток. Выправленные корректуры возвращаются в редакцию в трёхдневный срок. При задержке корректур редакция публикует статьи по первоначальному тексту.

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

12. Авторы получают бесплатно 12 отдельных оттисков.

Утверждено Президиумом Академии наук ГССР 14.II.1974 г.