



УДК 591.543.42+612.822.1

БЕЛКИ И РНК В СИСТЕМЕ НЕЙРОН-НЕЙРОГЛИЯ СУПРАОПТИЧЕСКОГО ЯДРА ГИПОТАЛАМУСА ГОЛОВНОГО МОЗГА СУСЛИКА В ДИНАМИКЕ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

ДЕМИН Н. Н., *ШОРТАНОВА Т. Х., *ГОЛОВИНА Т. Н., РУБИНСКАЯ Н. Л.

Лаборатория функциональной нейрохимии Института физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград; *Кафедра биохимии Кабардино-Балкарского государственного университета, Нальчик

В цитоплазме нейронов супраоптического ядра гипоталамуса сусликов в период глубокой зимней спячки (в декабре) выявлено значительное снижение концентрации белков и особенно их содержания в расчете на одну клетку. В глиальных клетках-сателлитах в декабре концентрация белков была такой же, как у контрольных, не впадавших в это время в спячку животных, а абсолютное содержание белков несколько снижалось. В цитоплазме нейронов количество РНК снижалось параллельно изменению количества белков; уменьшалось оно и в глиоцитах. Незадолго до пробуждения (в марте) концентрация белков в цитоплазме нейронов падала еще ниже при неизменной величине уменьшения абсолютного содержания белков; была сниженной в это время и концентрация белков в глиоцитах. Содержание РНК на 1 клетку в цитоплазме нейронов в марте немного возросло при стабильно сниженной их концентрации. В глиоцитах в марте содержание РНК на одну клетку достигало августовского уровня при оставшейся немного пониженной их концентрации.

Зимняя спячка (естественный гипобноз) у ряда теплокровных животных в противоположность холодному оцепенению низших и искусственной гипотермии высших (включая человека), является состоянием, характеризующимся весьма эффективной терморегуляцией на определенном сниженном уровне. Согласно удачному определению Тимофеева [1], гипобноз—это «устойчивое функциональное состояние сниженной жизнедеятельности и обязательно со стабилизированным теплообменным гомеостазом». В то же время, благодаря определенным нейроэндокринным механизмам в соответствии с генетически закрепленным цирканнуальным ритмом, зимоспящие животные обладают способностью в надлежащее время спонтанно самосогреваться и выходить из состояния гибернации [2, 3].

Детальное изучение динамики зимней спячки привлекает все большее внимание не только с общепсихологической точки зрения, но и учитывая практическое значение такого стабильного обратимого есте-

ственного состояния с глубоким торможением метаболических процессов. Однако именно в нейрехимическом отношении зимняя спячка еще мало изучена, имеются лишь фрагментарные данные, в частности в области белково-нуклеинового метаболизма в различных структурах головного мозга [4]. При этом особый интерес вызывает его стволовая часть.

Ранее нами была дана количественная характеристика белков и РНК в нейронах и их глиальных клетках-сателлитах дорзального ядра шва при зимней спячке [5]. Эта серотонинергическая структура привлекала внимание, поскольку ее активность играет особо важную роль в механизмах как естественного сна [6], так и зимней спячки [3, 7]. Казалось желательным для сопоставления именно у тех же самых подопытных животных провести подобное исследование клеток супраоптического ядра (СОЯ) гипоталамуса, нейросекреторной структуры, белково-нуклеиновый метаболизм которой значительно активируется при действии стрессорных факторов, существенно блокируемого при гибернации с ее выраженной сенсорной депривацией. Результаты такого исследования и изложены в настоящей статье. Некоторые из полученных данных были опубликованы ранее в предварительных сообщениях [8, 9].

Материалы и методы

Опыты проводили на малых кавказских сусликах (*Citellus pygmaeus* Pall.). Животные были отловлены в августе в районе Чегемского ущелья Кабардино-Балкарской АССР на высоте 500—600 м над уровнем моря. Результаты, полученные при исследовании проб, взятых сразу после отлова у группы таких сусликов, служили общим контролем как летние данные (K_1). Позднее, при содержании группы животных при 4—10° (температуре, близкой в то время к наружной), в естественные сроки (в середине октября) эти животные впадали в спячку. Часть контрольных сусликов, оставленных в виварии при 21° и не впадавших в связи с этим в спячку, исследовали одновременно со спавшими в декабре (K_2), а другую часть—в марте (K_3). Ректальная температура у этих контрольных животных составляла 36—37°, тогда как у сусликов, находящихся в эти сроки в состоянии зимней спячки—4—6°. В декабре имел место период глубокой зимней спячки, а в марте уже наступал период подготовки к пробуждению. В эти сроки соответствующих контрольных и спавших сусликов быстро декапитировали.

Небольшие кусочки мозга, включавшие гипоталамус, фиксировали в течение 1,5 ч в фиксаторе Бродского, затем обезживляли по общепринятой схеме и заливали в парафин. Срезы участков, в которых находилось СОЯ (толщиной 6—8 мкм), окрашивали галлоцанином—хромовыми квасцами для выявления нуклеиновых кислот или амидо-черным 10 Б для выявления общих белков. Концентрацию этих компонентов отдельно в нейронах (в их цитоплазме) и в их глиальных клетках-сателлитах (в клетках целиком) СОЯ определяли цитоспектрофотометрически. Для этого оптическую плотность объектов исследования измеряли на МУФ-5 при длинах волн 585 нм для нуклеиновых кислот и 620 нм для белков. Абсолютное содержание данных компонентов на одну клетку рассчитывали как произведение величины оптической плотности на величину определяемого в этих целях объема цитоплазмы нейронов или целого глиоцита и выражали в относительных единицах [10, 11]. На срезах проб мозга в клетках СОЯ каждого из 5—6 входивших в одну группу животных исследовали по 20 клеток. Так как содержание ДНК в отдельных клетках постоян-

но, то все изменения количества нуклеиновых кислот относили за счет РНК. Статистический анализ полученных данных проводили по Стьюденту-Фишеру. Исследования клеток СОЯ проводили в головном мозгу тех же сусликов, у которых, как было уже указано, исследовали клетки дорзального ядра шва [5].

Результаты и обсуждение

Как показали проведенные нами исследования, величины концентрации и содержания на одну клетку белков и нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов и в глиоцитах СОЯ животных групп K_2 и K_3 отличаются от величины K_1 . Полученные средние величины концентрации и содержания на 1 клетку белков и нуклеиновых кислот представлены в табл. 1, а результаты определений соответствующих величин объема — в табл. 2. (см. ниже). В декабре у не спавших в это время сусликов содержание на 1 клетку белков в цитоплазме нейронов СОЯ заметно снижалось по сравнению с K_1 , но благодаря сокращению объема цитоплазмы концентрация белков уменьшалась не так выражено (табл. 1). В марте при таком же снижении concentra-

Таблица 1

Концентрация и содержание на 1 клетку белков и нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов и в их глиальных клетках-спутниках супраоптического ядра гипоталамуса головного мозга сусликов, невапавших в зимнюю спячку в декабре-марте (в усл. ед.)

Время исследования	Концентрация	Содержание	Концентрация	Содержание
Цитоплазма нейронов				
	Белки		Нуклеиновые кислоты	
Август (K_1)	$0,79 \pm 0,01$	639 ± 21	$0,41 \pm 0,01$	332 ± 12
Декабрь (K_2)	$0,73 \pm 0,01$	545 ± 18	$0,41 \pm 0,01$	306 ± 11
% к K_1	-8% , $p < 0,01$	-15% , $p < 0,001$	$\pm 0\%$	-8% , $p > 0,05$
Март (K_3)	$0,73 \pm 0,01$	588 ± 18	$0,41 \pm 0,01$	330 ± 10
% к K_1	-8% , $p > 0,05$	-8% , $p > 0,05$	$\pm 0\%$	$\pm 0\%$
Глиоциты				
Август (K_1)	$0,69 \pm 0,01$	90 ± 3	$0,33 \pm 0,01$	43 ± 2
Декабрь (K_2)	$0,58 \pm 0,01$	74 ± 3	$0,35 \pm 0,01$	45 ± 2
% к K_1	-16% , $p < 0,001$	-17% , $p < 0,001$	$+6\%$, $p > 0,05$	$+4\%$, $p > 0,05$
Март (K_3)	$0,57 \pm 0,01$	68 ± 2	$0,35 \pm 0,01$	42 ± 2
% к K_1	-17% , $p < 0,001$	-24% , $p < 0,001$	$+6\%$, $p > 0,05$	-3% , $p > 0,05$

ции белков их содержание на 1 клетку в цитоплазме нейронов несколько повышалась, и его отличие от августовских данных (K_1) становилось уже недостоверным. В то же время в глиоцитах сниженное в декабре содержание белков в марте падало еще больше. Как в декабре, так и в марте в глиоцитах уменьшалась и концентрация белков. Что же касается РНК, то и в декабре, и в марте как их концентрация, так и абсолютное содержание не изменились по сравнению с летними данными и в нейронах, и в глиоцитах.

Тем не менее у бодрствовавших в декабре и марте сусликов проявился ряд отличий по сравнению с августовскими данными, причем они касались количества белков в клетках СОЯ—распад белков превалировал над их синтезом при стабильности количественных характеристик РНК. При этом данные, установленные в тот период, когда в естественных условиях суслики, находящиеся в зимней спячке, готовятся к выходу из нее (в марте), практически не отличались от найденных в декабре, когда суслики в обычных условиях их существования находятся в глубокой зимней спячке.

Есть основания полагать, что сниженные величины абсолютного содержания (на 1 клетку), а также и концентрации белков (особенно в глиальных клетках-сателлитах) при нормальных количественных характеристиках РНК могут свидетельствовать [12] об определенном подавлении метаболизма белков в нейронах СОЯ у бодрствовавших сусликов в тот период, когда в естественных условиях они должны были бы находиться в состоянии зимней спячки.

Средние данные о содержании на 1 клетку и концентрации белков и РНК в цитоплазме нейронов СОЯ и в их глиальных клетках-сателлитах в динамике развития зимней спячки у сусликов в процентах от контрольных величин (K_1 , K_2 и K_3) приведены на рис. 1.

Эти данные показывают, что в период глубокой спячки (в декабре) значительно снижалось абсолютное содержание белков в цитоплазме нейронов как по отношению к августовским данным (K_1), так и по сравнению с декабрьским контролем (K_2); концентрация белков снижалась в меньшей степени (из-за одновременного сокращения объема цитоплазмы). В глиоцитах же в декабре также было отмечено выраженное снижение абсолютного содержания белков по сравнению с K_1 , но достигавшее лишь предела достоверности по сравнению с K_2 ; по концентрации белков глиоциты в декабре не отличались от K_2 .

В период, предшествующий выходу из спячки (в марте), содержание белков на 1 клетку в цитоплазме нейронов продолжало оставаться на том же низком уровне, что и в декабре, на фоне существенного дополнительного падения их концентрации. Приблизительно такую же картину наблюдали и в глиоцитах.

В декабре в нейронах были установлены количественные изменения РНК, практически полностью аналогичные описанным для белков. В марте же происходило некоторое повышение содержания РНК на 1 клетку, а концентрация РНК дополнительно не падала вместе с концентрацией белков, оставаясь на уровне декабрьских величин. В глиоцитах в декабре снижалось не только абсолютное содержание РНК (приблизительно на столько же, как и в нейронах), но и их концентрация (по сравнению с K_2 , и с K_1). В марте при относительной стабильности сниженной величины концентрации РНК абсолютное их содержание, возрастая, практически достигало контрольных величин (K_1 и K_3).

Итак, в период глубокой зимней спячки резкое падение абсолютного содержания как белков, так и РНК в цитоплазме нейронов СОЯ четко коррелировало с близкими по величине изменениями количественных характеристик РНК также и в глиоцитах, но на фоне близких к соответствующему контролю (K_2) количественных величин белков в последних. Такие отношения в системе нейрон—нейроглия могут указывать на выраженное угнетение белково-нуклеинового метаболизма в нейронах, несмотря на поддержание достаточно высокой

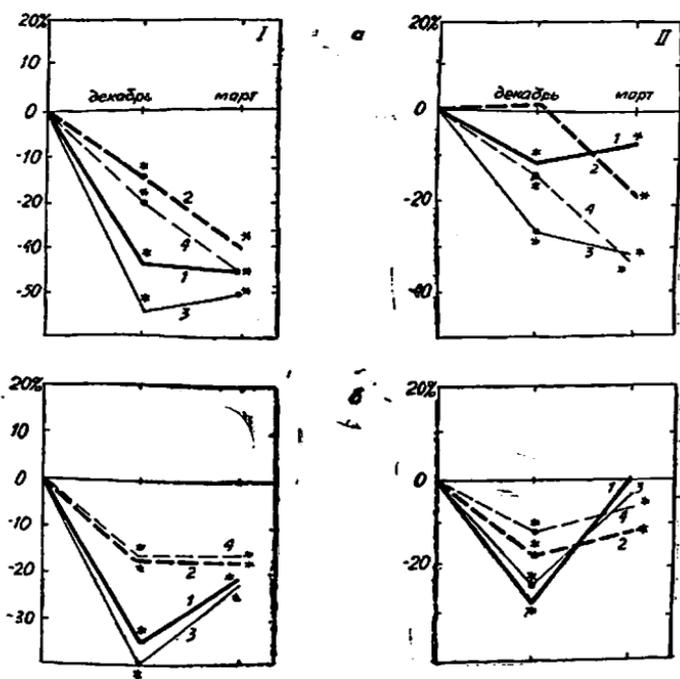


Рис. 1. Содержание на 1 клетку (1 и 3) и концентрация (2 и 4) белков (а) и РНК (б) в цитоплазме нейронов (I) и в их глиальных клетках-сателлитах (II) супраоптического ядра гипоталамуса головного мозга в динамике зимней спячки у сусликов. По оси абсцисс—время исследования—декабрь (XII) и март (III); по оси ординат—% от величины у контрольных животных в августе (3 и 4) и, соответственно, в декабре и в марте (1 и 2)

концентрации белков в глиальных клетках-сателлитах. В свою очередь, это может быть связано с торможением функциональной активности нейронов СОЯ при глубокой зимней спячке. В мартовский же период подготовки к выходу из спячки на фоне все еще сниженного абсолютного содержания белков в цитоплазме нейронов и уменьшенной их концентрации в глиоцитах уже происходило накопление РНК в нейронах, и особенно в глиоцитах. Только это последнее явление и может служить показателем подготовки к нормализации белково-ну-

кленового метаболизма СОЯ для выполнения его высокой нейросекреторной активности в условиях действия многих стрессорных факторов вслед за выходом животных из состояния зимней спячки.

Полученные нами данные, касающиеся содержания РНК в цитоплазме нейронов СОЯ на 1 клетку при зимней спячке у сусликов, частично согласуются с результатами работы Семешинной и Певзнера [13], в частности с констатацией значительного его снижения в декабре в процентах от K_2 в нашей работе и в процентах от средней годовой величины в работе указанных авторов. Но нами не было установлено столь большого подъема (выше средней годовой величины) содержания РНК в марте, который, как указано в вышеприведенном исследовании, наблюдали в апреле [13]. Главное, в наших экспериментах не был подтвержден факт резкого подъема (приблизительно на 80% выше средней величины) содержания РНК в глиоцитах в декабре. Чем объясняется такое значительное расхождение результатов, предположить трудно—это вряд ли может быть связано с различными контролями, а также и с видовыми различиями исследованных сусликов (*Citellus erythrogenus* в опытах Семешинной и Певзнера и *Citellus pygmaeus*—в наших).

Системы нейрон-нейроглия СОЯ по заторможенности белково-нуклеинового метаболизма в них в динамике зимней спячки значительно отличаются по тем же показателям от дорзального ядра шва [5]. В последнем в период глубокой спячки в нейронах и глиоцитах снижались величины абсолютного содержания и концентрации лишь белков, тогда как эти количественные показатели РНК в нейронах оставались на уровне контрольных данных (как K_1 , так и K_2), а в глиоцитах в это время концентрация и абсолютное содержание РНК даже существенно превышали контрольные величины. В марте же в цитоплазме нейронов дорзального ядра шва происходило такое накопление белков и особенно РНК, что соответствующие величины становились значительно выше контрольных; тогда как в глиоцитах концентрация и абсолютное содержание РНК нормализовались. Накопление РНК в цитоплазме нейронов в это время, возможно, шло за счет РНК, предварительно накопленных в глиоцитах.

Эти нейрохимические данные отчетливо подчеркивают глубокие различия в функциональной активности СОЯ гипоталамуса и дорзального ядра шва при зимней спячке. Роль последнего, видимо, действительно активна при этом состоянии, тогда как роль СОЯ именно в цитохимическом отношении более пассивна—метаболизм белков в его нейронах явно заторможен.

В табл. 2 сведены средние результаты определений величины объема цитоплазмы нейронов и цельных глиоцитов СОЯ у бодрствовавших сусликов в августе, декабре и марте и у животных при зимней спячке в последние два срока, а также результаты определений объема и клеточных ядер исследованных нейронов. Величины объема цитоплазмы нейронов и объема глиоцитов были необходимы для вычисле-

ния содержания белков и РНК на 1 клетку. Но кроме этого, результаты определения объема цитоплазмы нейронов и их ядер в отдельности вызывают и некоторый самостоятельный интерес. Сдвиги объема клеток в целом и их морфологических составных частей могут служить одним из механизмов регуляции концентрации в них биохимических компонентов, а тем самым и интенсивности тех биохимических процессов, в которых они принимают участие.

Таблица 2

Величина объемов клеточных ядер и цитоплазмы нейронов, а также цельных глионтов супраоптического ядра гипоталамуса головного мозга сусликов при бодрствовании в августе, декабре и марте и при зимней спячке (в декабре и марте), мкм^3

Время исследования	Нейроны		Глионты
	ядра	цитоплазма	
При бодрствовании:			
Август (K_1)	176±9,0	809±28,0	130±4,0
Декабрь (K_2)	178±10,0	747±25,0	128±4,0
% к K_1	+1%, $p > 0,05$	-8%, $p > 0,05$	-2%, $p > 0,05$
Март (K_3)	298±17,0	805±21,0	119±3,0
% к K_1	+69%, $p < 0,001$	±0%	-8%, $p > 0,05$
При зимней спячке:			
Декабрь	175±9,0	582±25,0	112±3,0
% к K_1	-1%, $p > 0,05$	-28%, $p < 0,001$	-14%, $p < 0,001$
% к K_2	-2%, $p > 0,05$	-22%, $p < 0,001$	-12%, $p < 0,01$
Март	299±18,0	748±24,0	135±3,0
% к K_1	+70%, $p < 0,001$	-7%, $p > 0,05$	+4%, $p > 0,05$
% к K_3	±0%	-8%, $p > 0,05$	+12%, $p < 0,01$

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что величины объема как цитоплазмы, так и ядер нейронов в декабре у контрольных сусликов, избежавших зимней спячки в это время (K_2), практически не отличались от летних данных (K_1). Но обращает на себя внимание чрезвычайно резкое повышение объема ядер нейронов у контрольных не спавших в марте животных (K_3) при фактически полном совпадении величин объема цитоплазмы в этот период с величинами K_1 . Объем глиальных клеток-сателлитов у контрольных животных (K_2 и K_3) как в декабре, так и в марте, не отличался от августовских данных (K_1).

Глубокая зимняя спячка у сусликов в декабре сопровождалась существенным сокращением объема цитоплазмы нейронов по сравнению как с величиной K_1 , так и K_2 , тогда как объем ядер нейронов в это время не отличался от K_1 . Вызывает интерес тот факт, что при отсутствии достоверных отклонений величины объема цитоплазмы нейронов в марте по сравнению и с мартовским (K_3), и с августовским (K_1) контролями величина объема ядер нейронов при зимней спячке в марте оказалась увеличенной по сравнению с K_1 ровно на столь же большую величину (70%), как и объем ядер у соответствующих контрольных, не спавших в это время сусликов (K_3). Следовательно, при

этом проявилось ведущее значение именно сезонного цикла—величина объема ядер нейронов СОЯ незадолго до пробуждения животных одинаково резко повышалась как при нормотермии и других проявлениях активной жизнедеятельности, так и у сусликов, находившихся еще в состоянии зимней спячки со значительно сниженной температурой тела. Объем глинцинтов при зимней спячке в декабре был ниже соответствующих контролей (K_1 и K_2), но в марте уже не отличался от K_1 и превышал мартовский контроль (K_3).

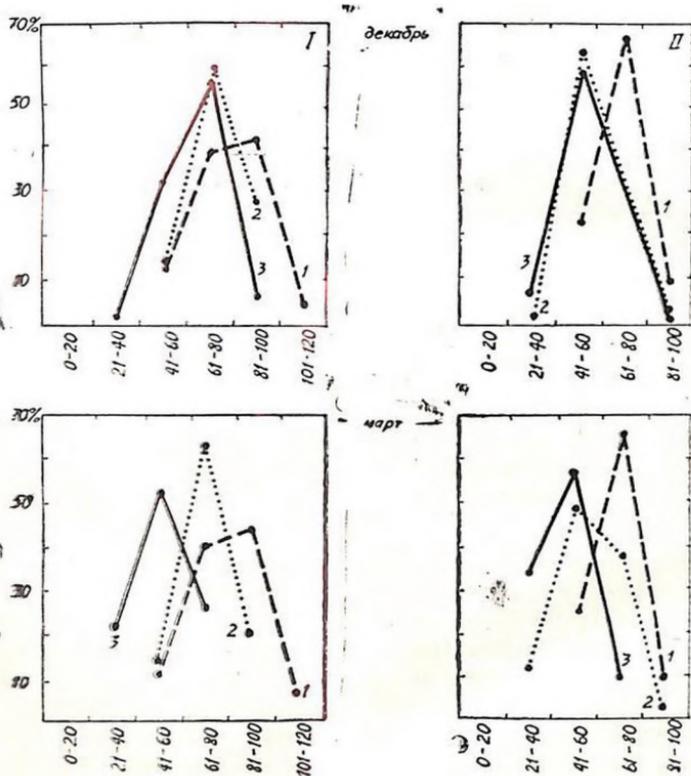


Рис. 2. Вариационные кривые величины концентрации (оптической плотности) белков в цитоплазме нейронов (I) и в их глиальных клетках-сателлитах (II) супраоптического ядра гипоталамуса головного мозга сусликов при бодрствовании в августе (1), в декабре и в марте (2) и при зимней спячке в декабре и марте (3). По оси абсцисс—концентрация в усл. ед.; по оси ординат—число клеток в % от общего числа исследованных клеток, принятого за 100

Определения объема ядер нейронов СОЯ при зимней спячке сусликов (*Citellus erithrogenys*) в связи с изучением сезонной динамики состояния их гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы были ранее произведены Юрисовой [14]. Согласно данным этого автора,

при глубокой спячке в декабре объем ядер был ниже по сравнению с августовскими величинами приблизительно на 20%. Позднее он начинал повышаться, достигая в марте максимальной величины, приблизительно на 30% превышавшей установленную в августе. Таким образом, результаты определений величины объемов клеточных ядер СОЯ в нашей работе совпадают с приведенными данными в отношении на-

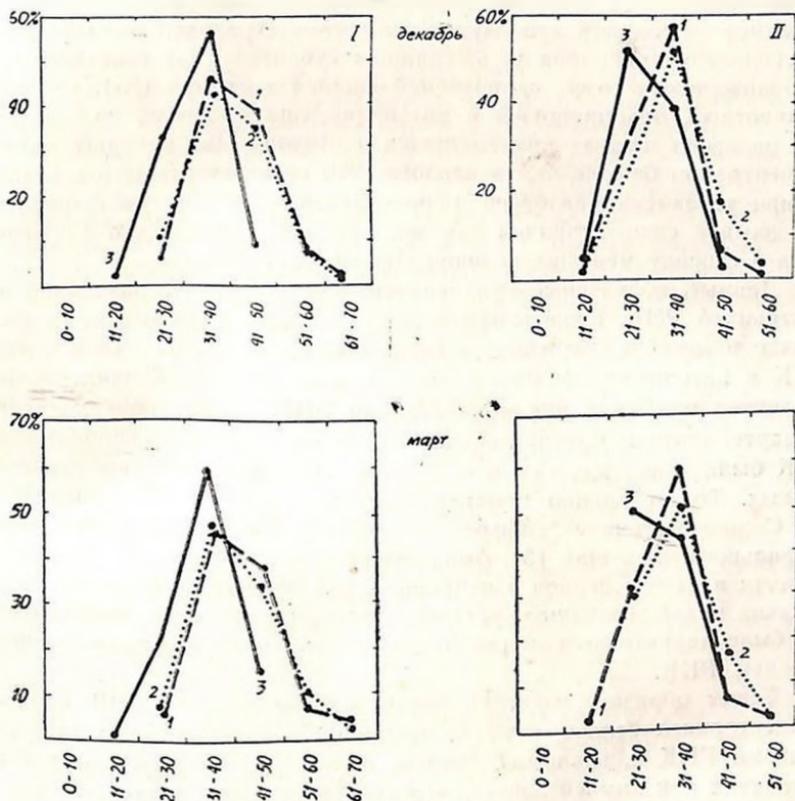


Рис. 3. Вариационные кривые величины концентрации (оптической плотности) нуклеиновых кислот в цитоплазме нейронов (I) и в их глиальных клетках-сателлитах (II) супраоптического ядра гипоталамуса головного мозга сусликов при бодрствовании в августе (1), в декабре и в марте (2) и при зимней спячке в декабре и в марте (3). По оси абсцисс—концентрация в усл. ед.; по оси ординат число клеток в % от общего числа исследованных клеток, принятого за 100.

правленности сдвигов при спячке от декабря до марта. Следует, однако, отметить, что проведенные нами исследования не подтвердили описанного в цитируемой работе уменьшения объема ядер в декабре.

Привлекают также внимание и данные о соотношениях между числом клеток (нейронов и глиоцитов) с различной концентрацией

белков и РНК в условиях наших опытов. Данные, полученные при исследовании распределения клеток по концентрации белков, приведены на рис. 2. Можно видеть, что период глубокой спячки сопровождался заметным уменьшением разброса нейронов с разной концентрацией белков в их цитоплазме, характеризуюсь отчетливым пиком, смещенным в сторону с меньшей концентрацией. При этом кривая распределения напоминала таковую у контрольных животных в декабре. То же самое наблюдали и в случае глиоцитов. В марте же пик кривой распределения нейронов у не спавших сусликов (K_2) был близок по расположению к тому, который наблюдался в августе (K_1), тогда как у животных, находившихся в это время еще в спячке, при увеличении разброса данных пик смещался в сторону еще меньших величин концентрации белков, чем в декабре. Что касается глиоцитов в марте, то при увеличении разброса данных в контроле он увеличивался и при зимней спячке, причем так же, как и в нейронах, со смещением пика в сторону меньших величин концентрации белков.

Данные, полученные при подсчете числа клеток с различной концентрацией РНК, приведены на рис. 3. Оказалось, что при глубокой спячке в декабре уменьшался также разброс величин концентрации РНК в цитоплазме нейронов, но при меньшем сдвиге пика влево. В глиоцитах при этом пик концентрации РНК также сдвигался влево. В марте картина распределения нейронов с разной концентрацией РНК была такой же, как и в декабре, но с еще меньшим разбросом данных. То же можно отметить и в отношении глиоцитов.

Соответствующие данные, полученные при исследовании клеток дорзального ядра шва [5], были существенно иными: пик мартовских величин в случае белков в нейронах даже превышал величину K_1 при близких к ней величинах, установленных при изучении глиоцитов. То же было характерным и для распределения клеток с разной концентрацией РНК.

Таким образом, изучение распределения клеток СОЯ с разной концентрацией белков и РНК, также указывает на угнетение метаболизма РНК и, главным образом, белков как в нейронах, так и в глиоцитах при зимней спячке, особенно в периоде, близком к выходу из нее.

PROTEINS AND RNA IN THE SUPRAOPTIC NUCLEUS SYSTEM NEURON-NEUROGLIA IN GROUND SQUIRRELS DURING HYBERNATION

DOEMIN N. N., SHORTANOVA T. Kh., GOLOVINA T. N.,
RUBINSKAYA N. L.

Laboratory of Functional Neurochemistry, I. P. Pavlov Institute of Physiology,
USSR Academy of Sciences, Leningrad; Chair of Biochemistry,
Kabardino-Balkarsk State University, Nalchik

Protein concentration and protein amount per cell decreased drastically in the cytoplasm of n. supraopticus neurons at the peak of hi-

bernation—in December; in glial cells-satellites protein concentration did not change, the protein amount per cell being a bit diminished. The RNA amount per cell diminished in neuron cytoplasm as well as in gliocytes. On the eve of wakening (in March) protein concentration in neurons diminished some more, the amount of protein per cell remaining unaltered; protein concentration in gliocytes dropped as well. The RNA amount per cell increased a bit in neurons in March, its concentration remaining at low level; in gliocytes in March RNA amount per cell nearly reached the August level, its concentration being a little low.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Тимофеев Н. Н. Искусственный гипобиоз, М., Медицина, 1983.
2. Механизмы сезонных ритмов кортикостероидной регуляции зимоспящих (под ред. М. Г. Колпакова), Новосибирск. Наука, 1974.
3. Механизмы зимней спячки млекопитающих (под ред. Ю. Ф. Пастухова и С. Р. Чаплыгина), Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1977.
4. Эмирбеков Э. Э., Львова С. П. Нейрохимия, т. 3, с. 306—317, 1984.
5. Головина Т. Н., Мадиков У. М., Шортанова Т. Х., Демин Н. Н. Физiol. журн. СССР, т. 71, с. 945—951, 1985.
6. Jonvet M. Erg. Physiol., В. 64, S. 166—307, 1972.
7. Попова Н. К., Науменко Е. В., Колпаков В. Г. Серотонин и поведение, Новосибирск, Наука, 1978.
8. Карманова И. Г., Попова Д. И., Рубинская Н. Л., Хомуецкая О. Е., Шортанова Т. Х., Головина Т. Н. Докл. АН СССР, т. 278, с. 495—497, 1984.
9. Головина Т. Н., Мадиков У. М., Рубинская Н. Л. Нейрохимия, т. 4, с. 185—189, 1985.
10. Бродский В. Я. Трофика клетки, М., Наука, 1966.
11. Демин Н. Н., Козак А. Б., Моисеева Н. И. Нейрофизиология и нейрохимия сна, Л., Наука, 1978.
12. Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии, Л., Наука, 1972.
13. Семешина Т. М., Певзнер Л. З. Цитология, т. 17, с. 354—358, 1975.
14. Юрисова М. Н.—В кн.: Зимняя спячка и сезонные ритмы физиологических функций, Новосибирск, Наука, с. 8—27, 1971.

Поступила 14. XI 1985