

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ
Ж У Р Н А Л
АРМЕНИИ

Журнал издаётся на армянском и русском языках

Առանց կենսաբանական լուսանկարների

«Հայաստանի կենսաբանական հանգրվան» հրատարակվում է Հայկական ՍՍՀ Գիտությունների ակադեմիայի կողմից և ստացվում է Հողմանեք բուսաբանության, կենդանաբանության, ֆիզիոլոգիայի, կենսաքիմիայի, կենսաֆիզիկայի, մանրէաբանություն, զենեակագիտության և ընդհանուր ու կիրառական կենսաբանության այլ բնագավառների վերաբերյալ:

Բաժանորդագրին է ա. 40 կ. Բաժանորդագրությունն ընդունվում է Պոստպահեստի բոլոր բաժանմունքներում:

«Биологический журнал Армении» публикует оригинальные статьи по ботанике, зоологии, физиологии, биохимии, биофизике, микробиологии, генетике и другим отраслям общей и прикладной биологии.

Подписная цена за год 5 руб. 40 коп. Подписку на журнал можно производить во всех отделениях Союзпечати.

Խմբագրական կոլեգիա է. Գ. Աֆրիկյան (գլխավոր խմբագիր), Ս. Ս. Ավագյան, Վ. Ս. Աղետիսյան, Յու. Ի. Ալեքսանյան, Հ. Գ. Բախչաճյան, Մ. Ա. Գաֆիշյան, Ս. Ի. Հակոբյան, Ե. Ս. Հարությունյան (պատասխանատու քարտուղար), Ռ. Մ. Հարությունյան, Վ. Հ. Զաքարյան, Պ. Ա. Ղանդեղյան, Կ. Գ. Ղարաբաղյան, Ռ. Մ. Մազինյան (գլխավոր խմբագրի տեղակալ):

Խմբագրական խումբուղ է. Գ. Աֆրիկյան (նախագահ), Ե. Ե. Ակրամովսկի, Վ. Ս. Աղետիսյան, Հ. Ս. Աղետիսյան, Է. Ս. Գաբրիելյան, Ա. Ա. Գալոյան, Ա. Է. Բախչաճյան, Պ. Ա. Խարչունյան, Մ. Գ. Հովհաննիսյան, Է. Է. Հովսեփյան, Է. Ս. Դանիելյան, Ռ. Ա. Մախինյան, Մ. Ե. Չալչախյան, Կ. Ս. Շաքարյան:

Редакционная коллегия: Э. К. Африкян, (главный редактор), И. М. Авакян, В. Е. Аветисян, Ж. И. Аюбян, Ю. Т. Алексяни, Е. С. Арутюнян (ответственный секретарь), Р. М. Арутюнян, О. Г. Бакаваджян, П. А. Гандилян, М. А. Давтян, В. О. Казарян, К. Г. Карагегаян, С. О. Мовсисян (заместитель главного редактора).

Редакционный совет: Э. К. Африкян (председатель), А. С. Аветян, В. Ш. Агабабян, Н. Н. Акрамовский, Э. Ц. Габриелян, А. А. Галоян, Л. С. Гамбарян, А. А. Матевосян, М. Г. Оганесян, Л. Л. Осипян, К. С. Погосян, А. Л. Тахтаджян, П. А. Хуршудян, М. Х. Чайлахян.

Օրգանական գիտությունների խմբագիր: Ա. Ա. Արշակունյան, Է. Ս. Մախինյան
Технич. ред. Л. А. Азизбекин

Տպագրվել է ընդամենը 10 038 891 ր. Ստացվել է տպագրության 28.05.80 թ. ՎՓ 04023
Փորմատ 70X108/16 Բուրձաղ Սիկտավարսկայա № 1 Կարգավիճակը
Ստացվել է 5.13-1 441 Արձ. թղթ. լուս. 7.35 Մուտ. թղթ. 4.1 Երկար 680
Հավաք 176. Ստացվել է 7580

Адрес редакции: 375019, Ереван, пр. Маршала Баграмяна, 24 г. комн. 11, тел. 58-01-97.

Издательство Академии наук Армянской ССР, Ереван.

пр. Маршала Баграмяна, 24-г.

Типография Издательства АН АрмССР, Ереван-19,

пр. Маршала Баграмяна, 24.

Ր Ո Վ Ա Ն Կ Ի Ա Կ Ո Ի Թ Յ Ո Ւ Ն

Աղայան Հ. Մ., Իվանովա Տ. Ս., Մետոյ Վ. Վ., Սուչեիկ Ե. Ս. Գործունեության տար- րական ծրագրերի ուսումնասիրությունը մարզու գիրքի երկարատև պահպանման պրոցեսի կազմում	353
Աղայան Հ. Մ., Իվանովա Տ. Ս., Մոտոյ Վ. Վ., Մույնիկ Ի. Ս. Գործողության ծրագրերի փերաբիոսյի ուսումնասիրությունը մարզու գիրքի երկարատև պահպանման պրոցեսում	363
Մազակյան Ա. Ի., Ալիսկապոսյան Լ. Մ., Սեդուխանյան Ա. Ա., Ավետիսյան Լ. Ի. Աղ- ջիկների կազմվածքի ինտեգրալ ցուցանիշների բնորոշումը օնտոգենեզի տարրեր փուլերում	374
Մազկիսյան Մ. Ս., Սեդուխանյան Ա. Ա., Հսիլբորով Ա. է. Անոթների պարամետրերի փո- խուցարժեք կապի բաղձաչափ վիճակագրական վերլուծությունը և նրանց փոփոխու- թյունները ուղեղի ինֆարկտի օջախում	379
Աղամյան Ս. Ի., Ալլսիվերդով Կ. Ռ., Ալլենյան Մ. Գ. էլիկտրաքանցակազմի արտե- ֆակտների խանգարումակայան պրանցումը միկրո-էՄՄ-ի միջոցով	386
Ավագյան Ն. Մ., Կաղարյան Ի. Ս. Մահվան ժամկետի որոշումը	390
Մելեռյան Ի. Ս., Սարգիսյան Ա. Գ. Որոշ ինֆորմացիոն փոխարկումների մասին պի- նամիկ սինսուպիկ էլեմենտներ պարունակող նեյրոնային ցանցերում	393
Ռոյախյան Ս. Ա., Մաղարովա Ի. Ի., Սարգսյան Ժ. Ս., Սահակյան Մ. Գ. Աղեղի պատ- նեղի գծեր անհետների լարերի նկատմամբ վարքագծում	400
Հաբուսյան Ի. Ս., Սահակովա Լ. Ա., Սարգիսյան Գ. Ա. Խաչատրյան Զ. Կ. Հիս- տամիկի ազդեցությունը օրգանիզմի շերտային նոմոտատոր պահպանելիս շրթ- չապատող միջավայրի տարրեր շերտային պայմաններում	404
Քազվորյան է. Ա., Տոնոյան Գ. Ա. Արյունում մշակի <i>Fettsäuren cundic</i> (Bar.) (<i>Diptera, Simuliidae</i>) իրիտիզների ֆենտիպիկ փոփոխակառուցությունը	409
Չուխաբյան Գ. Պ., Մամվելյան Գ. Ն., Քալսյան Զ. Ի. Տանձի որոշ սորսերի էմբրիո- գենեզի և լեզուսպրմոգենեզի վերաբերյալ ՀայկեՍՍ պայմաններում	417
Համառոտ նաղաբանություն	
Ռուզազովա Կ. Ա. Պոպոլյայացիների նամեմատությունը ռուս գենետիկական նմանու- թյան աստիճանի	421
Մկրտչյան Հ. Հ., Տրիգոր Յու. Ս. Հոգնֆիզիոլոգիական անասալոգիան համակարգ միկ- րոկոմպլեքսների հիման վրա	423
Յարաֆոնովա Գ. Վ., Յավրույան է. Գ. Հաշտատան նիկոտինի իզոմերներ	425
Յավրույան է. Գ. Կաշվենյան մեծաղյուղիկ <i>Pipistrellus (Vesperugo) savii</i> Bona- partie, 1837 պոստեր	427

СОДЕРЖАНИЕ

Агаян Г. Ц., Иванова Т. О., Мотгль В. В., Мучник И. Б. Исследование элементарных программ действия в составе процесса длительного поддержания позы человеком	353
Агаян Г. Ц., Иванова Т. О., Мотгль В. В., Мучник И. Б. Исследование иерархии программы действия в процессе длительного поддержания позы человеком	363
Магакян А. Р., Епископосян Л. М., Ороуханян А. А., Аветисян Л. Р. Определение интегральных показателей телосложения у девочек в различных фазах овитогенеза	374
Саркисян М. А., Ордуханян А. А., Акопов С. Э. Многомерный статистический анализ взаимосвязи параметров сосудов и их изменения в области инфаркта мозга	379
Адамян С. Г., Аллавердов К. Р., Мелконян М. Д. Помехоустойчивая к артефактам запись электроретинограмм с помощью микро-ЭВМ	386
Авакян Н. М., Казарян Р. С. Определение давности наступления смерти	390
Мелконян Д. С., Саркисян С. Г. О некоторых информационных преобразованиях в нейронных сетях с динамическими синаптическими элементами	393
Бояхчян О. А., Мадитова И. Р., Саркисян Ж. Г., Саакян С. Г. О роли ограды мозга в лабиринтном поведении крыс	400
Арутюнян Р. А., Саикова Л. А., Саркисян Д. С., Хачатрян Дж. К. Влияние гистамина на температурный гомеостаз организма при разной температуре окружающей среды	404
Жачворян Э. А., Тогоян Г. А. Фенотипическая изменчивость личинок кровососущей мошки <i>Tetistimulium condici</i> (Var.) (Diptera, Simuliidae)	409
Чолахян Д. П., Самвелян Г. Е., Бихшикян А. И. Об эмбриогенезе и эндоспермогенезе некоторых сортов груши в условиях АриССР	417
КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ	
Будагова К. А. Сравнение популяций по степени их генетического сходства	421
Мкртчян О. А., Трисуб Ю. М. Система психофизиологического тестирования на базе микро-компьютера	423
Фарафонова Г. Б., Явруян Э. Г. Инктербинды Армении	425
Явруян Э. Г. Находки кожановидного нетопыря <i>Pipistrellus (Vespertilio) savii</i> Bonaparte, 1837	427

CONTENTS

<i>Aghayan G. Ts., Ivanova T. O., Mottl V. V., Muchnik I. B.</i> Study of Elementary Programms of Action in the Composition of Continuous Process of Maintenance of Pose of Man	353
<i>Aghayan H. Ts., Ivanova T. O., Mottl V. V., Muchnik I. B.</i> Study of Hierarchy of Action Programms in the Process of Long Maintenance of the Pose of a Man	363
<i>Magakian A. R., Yepiskoposian L. M., Ordukhanian A. A., Avetisyan L. R.</i> Definition of Integral Indices of Body of Girls in Various Phases of Ontogenesis	374
<i>Sargsian M. A., Ordukhanian A. A., Hakobov S. E.</i> [Multimeasure Statistical Analysis of Correlation of Vessels Parameters and their Changes in the Area of Cerebral Infarction]	379
<i>Adamian S. G., Allahverdiyev K. R., Melkonian M. D.</i> Noise Protected towards Artefacts Record of Electroretinograms with the Help of Micro-ECM	386
<i>Avagian N. M., Ghazarian R. S.</i> Definition of the Time Span of Death	390
<i>Melkonian D. S., Sargsian S. G.</i> On Some Informational Transformations in Neural Networks with Dynamic Synaptic Elements	393
<i>Boyakhchian O. A., Madatova I. R., Sargsian Zh. S., Sahakian S. G.</i> On the Role of the Brain Claustrum in the Maze Behaviour of Rats	400
<i>Harutiunyan R. A., Sahakova L. A., Sargisyan D. S., Khachatrian J. K.</i> Effect of Histamine on the Keeping of Temperature Homeostasis of Organism at Various Temperatures of Surrounding Medium	404
<i>Kajvorian E. A., Tonoyan G. A.</i> Phenotypical Variability of Larvae of the Blackfly <i>Tetisimulium condici</i> Rat. (<i>Diptera, Simuliidae</i>)	409
<i>Samvelian G. Ye., Cholukhian D. P., Fakhshintan A. I.</i> On Embryogenesis and Endospermogenesis of Some Sorts of Pear under Conditions of Arm.SSR	417

SHORT COMMUNICATIONS

<i>Budagova K. A.</i> Comparison of Populations according to the Degree of Genetic Likeness	421
<i>Mkrtychian H. H., Trigub Yu. M.</i> System of Psychophysiological Testing on the Base of Microcomputer	423
<i>Farafonova G. V., Yavruyan E. G.</i> Nictitibildes of Armenia	425
<i>Yavruyan E. G.</i> Findings of Leatherlike Big Bat <i>Pipistrellus (Vespertilio) savii</i> Bonaparte, 1837	427

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПРОГРАММ ДЕЙСТВИЯ В СОСТАВЕ ПРОЦЕССА ДЛИТЕЛЬНОГО ПОДДЕРЖАНИЯ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКОМ

Г. Ц. АГАНИ, Т. О. ИВАНОВА, В. В. МОТТЛЬ, И. Б. МУЧНИК

ЦНИИ медико-биологических проблем спорта, Москва; Институт проблем
управления АН СССР, Москва; Тульский политехнический институт

Рассматриваются методика и результаты исследования с применением ЭВМ механизмов длительного поддержания вертикальной позы человеком на основе концепции системного квантования поведения. В качестве математического аппарата используется предложенная ранее авторами иерархическая дискретная модель данных физиологических экспериментов. Экспериментально установлено существование нескольких чередующихся элементарных программ действия в непрерывном процессе поддержания равновесия и управления дыханием.

Փննելիքի և ատկություն մեթոդիկան և արդյունքները մի ուսումնասիրության, որտեղ օգտագործվել են վարրի համակարգային բովանդակության կենցաղային դիման վրա մարդու ուղղաձայն դիրքը երկարատև պահպանող էՄ մեխանիզմները, որոնք մտնեն մատրիկական սարք, օգտագործվել է կենցաղային կողմից արդեն առաջարկված ֆիզիոլոգիական դիտարկումների տվյալների հիերարխիական դիտարկումին մոդելը: Համասարանչություն պահպանման և շնչառության կառավարման անընդմեջ պրոցեսում փորձնականորեն հաստատված է միմյանց հաջորդող մի քանի տարրական ծրագրերի գործունեության գոյությունը:

Here are discussed methods and results of the research where EC mechanisms of prolonged maintenance of vertical pose of a man based on the conception of system quantumming of behaviour are used. As a mathematical apparatus the hierarchical discrete model of findings of physiological experiments, suggested earlier by the authors, is used. It is experimentally ascertained the existence of several alternated elementary programmes of action in the continuous process of maintenance of equilibrium and direction of breathing.

Функциональная система—системное квантование поведения—длительное поддержание позы—статистический анализ данных

Взаимодействие двигательной и вегетативной систем человека, которое возникает в процессе его целенаправленной двигательной активности, играет важную роль в осуществлении управления этой активностью. Оно не только поддерживает дополнительный уровень мотивационной

активности, но и выступает как специфический механизм энергетического регулирования целенаправленной деятельности [6].

До недавнего времени изучение этого взаимодействия ограничивалось замечаниями о корреляционной связи процессов функционирования частных систем разного уровня. Как самостоятельный предмет исследования оно не рассматривалось в силу ряда объективных причин.

Первая из них заключалась в отсутствии эффективной теоретической концепции, в рамках которой было бы возможно строить гипотезы о специфичности функциональной системы, обеспечивающей это взаимодействие. Вторая состояла в сложности разработки методики проведения соответствующих экспериментов, требующих непрерывной, длительной и качественной регистрации существенно разнородных данных. Наконец, третьей причиной являлась неудовлетворительность математического аппарата обработки многоканальных физиологических осциллограмм, приспособленного для анализа только стационарных процессов. Последние крайне редко возникают в физиологии вообще и совсем не встречаются при изучении процессов целенаправленной деятельности.

Предпосылками для проведения настоящего исследования следует считать создание концепции квантованной организации целенаправленной деятельности человека [9], построение методического инструментария измерений и предварительной обработки показателей целенаправленной двигательной активности и сопровождающих вегетативных компонент [1], а также появление нового математического метода определения моментов времени многократных изменений свойства случайных процессов [7].

Концепция квантования является развитием принципа доминанты А. А. Ухтомского, который в новой трактовке может быть сформулирован в следующем виде: любой физиологический процесс разделяется на элементарные этапы, на каждом из которых доминантную роль в организации управления играет только одна из подсистем изучаемой системы целенаправленной деятельности; элементарные этапы следуют друг за другом не хаотично, а образуя системное построение в виде последовательности, подчиняющейся определенной закономерности.

Для обоснования этой концепции принципиальное значение имела операционализация понятия элементарного фрагмента деятельности (кванта). Такая операционализация была разработана нами сначала в форме рабочей гипотезы, а затем проверена экспериментально [1]. Она основывалась на совершенно новой методической идее изучения физиологических процессов. Согласно этой идее, адекватное описание физиологического процесса базируется не на традиционном языке спектральных и энергетических характеристик регистрируемых осциллограмм, а на языке непосредственного анализа их временных закономерностей, отражающих чередование элементарных квантов деятельности в составе исследуемого процесса.

Наблюдаемые осциллограммы, подвергнутые предварительно дискретизации по времени, разбивались на небольшие фрагменты, рассматриваемые как реализации многомерных случайных величин. На сосед-

них парах фрагментов проверялась простая гипотеза о совпадении распределений вероятностей, порождающих сравниваемые реализации. Сплошные интервалы времени, объединяющие попарно идентичные фрагменты и разделенные между собой статистически различающимися парами, интерпретировались как отдельные кванты деятельности.

Уже при таком грубом подходе совершенно определенно подтвердилось представление о квантовом характере изучаемых процессов и удалось получить целый ряд качественных суждений как об особенностях выделяемых квантов деятельности, так и о закономерностях их чередования.

Вместе с тем грубый способ обработки эмпирических данных сильно ограничивал возможности анализа. Преобразование этой идеи в конструктивный инструмент анализа физиологических данных стало возможным благодаря появлению нового раздела прикладного статистического анализа, ориентированного на обработку реализации случайных процессов со скачкообразно изменяющимися вероятностными свойствами. Одним из первых работ, проведенных в этом направлении, являются исследования американского математика Пейджа [12] и советского математика Ширяева [10].

После выхода этих работ в СССР и за рубежом появилось несколько коллективов, которые преобразовали первые идеи в разветвленное научное направление, важное как в сугубо математическом плане, так и для различных приложений [8, 11].

Однако существовал сильный разрыв между весьма общими свойствами случайных процессов, в терминах которых работали математики, и спецификой процессов управления поведением живого организма. Этот разрыв не давал возможности связать быстро развивающуюся абстрактную статистическую теорию обнаружения изменений свойств случайных процессов с нуждами изучения нестационарных физиологических явлений. Лишь в самое последнее время нам удалось построить такой вариант математической модели нестационарных процессов (так называемую иерархическую модель), который, с одной стороны, включает практически все достижения строгого анализа, полученные на абстрактном уровне изучения случайных процессов со скачкообразно изменяющимися свойствами, а с другой стороны, хорошо приспособлен для обработки физиологических данных и интерпретации наблюдаемых в них нестационарностей [3]. С этим аппаратом анализа мы связываем большие надежды на обнаружение и описание глубоких закономерностей протекания физиологических процессов, обеспечивающих целенаправленную деятельность организма.

В данной работе рассматриваются методики и результаты исследования с применением ЭВМ механизмов длительного поддержания вертикальной позы человеком. Длительный эксперимент в данном случае играет роль методического приема для раскрытия специфики рассматриваемой функциональной системы и выявления состава исследуемого целенаправленного поведения. В качестве математического аппарата для качественного и количественного описания механизма длительного поддержания вертикальной позы не используется иерархическая

дискретная модель данных физиологических экспериментов [3], представляющая собой одну из возможных вероятностных формализаций концепции системного квантования поведения.

Исходными данными для исследования служили две полиграммы, зарегистрированные при выполнении двумя испытуемыми стандартной для длительного эксперимента инструкции—стоять в удобной позе возможно более длительное время, не перемещая положения ног на поверхности опоры. Каждая полиграмма состоит из трех компонент (осциллограмм). Первые две компоненты представляют собой фронтальную и сагиттальную составляющие стабиллограммы процесса поддержания позы. Эти компоненты стабиллограммы регистрировались с помощью специальной стабиллоплатформы как выраженные в миллиметрах координаты текущего отклонения от центра платформы точки проекции центра тяжести тела на горизонтальную плоскость. Роль третьей компоненты играет респираграмма, регистрировавшаяся в условных единицах с помощью датчика дыхания.

Каждая из шести участвовавших в анализе осциллограмм была представлена в ЭВМ в виде последовательности цифровых отсчетов текущих значений соответствующего сигнала с шагом 0,5 с. Компоненты полиграммы первого испытуемого имели по 4500 отсчетов, что соответствует длительности эксперимента 37,5 мин, а компоненты полиграммы второго испытуемого—по 5800 отсчетов, что эквивалентно 48,3 мин. Типичные отрезки каждой из шести анализировавшихся осциллограмм представлены на рис. 1.

На качественном уровне механизм длительного поддержания вертикальной позы был изучен нами. Было показано [2], что в процессе поддержания равновесия центральная нервная система реализует многообразие чередующихся во времени программ действия, которое отражает динамику функционального состояния испытуемого и особенности мастерства выполняемой им деятельности. Чередование этих программ проявляется на стабиллограмме в виде фрагментов с квазистационарным характером колебаний и достаточно четко выраженными моментами перехода между ними. Чередование нескольких разных режимов характерно и для респираграммы, что отражает косвенное участие системы дыхания в процессе поддержания равновесия тела. Было замечено, что между последовательностями смены режимов на стабиллограмме и респираграмме имеется корреляционная связь, которая свидетельствует о существовании целостного механизма центрально-периферических отношений в организме человека, направленных на длительное поддержание вертикальной позы.

Целью настоящей работы является конкретизация этих качественных наблюдений в виде статистически достоверных выводов о структуре и некоторых количественных характеристиках механизма длительного поддержания вертикальной позы человеком.

Были получены оценки параметров математической модели каждой компоненты полиграммы двух участвовавших в эксперименте испытуемых. Математическая модель имеет вид случайного процесса авторегрессии x_t со скачкообразно изменяющимися характеристиками, случай-

ным изменением которых управляет марковская цепь h_t с конечным множеством состояний:

$$x_t = a_n^k + \sum_{i=1}^{p^k} z_i^k x_{t-i} + \beta^k \xi_t, \quad k = h_t \in \{1, \dots, m\}, \quad p(h_t = k | h_{t-1} = j) = q^{jk}.$$

Здесь x_t — анализируемая кривая, представленная последовательностью своих отсчетов через равные интервалы времени, $t = \dots, 1, 2, 3, \dots$ — номера отсчетов; ξ_t — последовательность независимых случайных величин с нормальным распределением, нулевым математическим ожиданием и единичной дисперсией; p^k — порядок

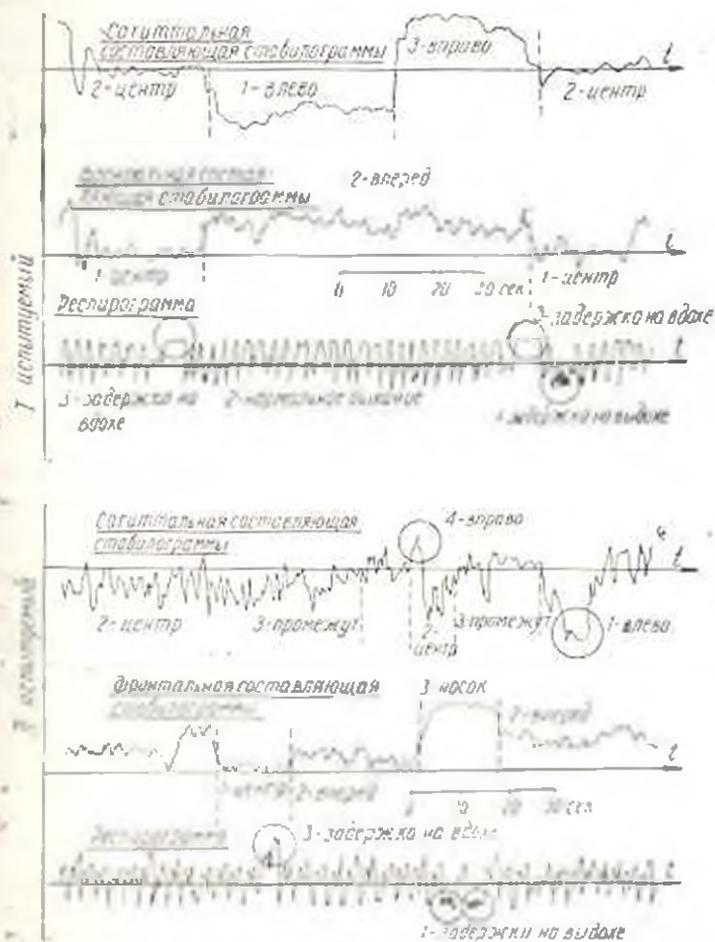


Рис. 1. Отрезки компонент полиграммы двух испытываемых и выделенные на них квазистационарные режимы.

модели авторегрессии; $\theta^k = (z_1^k, z_2^k, \dots, z_{p^k}^k, \beta^k)$ — ее параметры, соответствующие текущему состоянию марковской цепи $k = h_t$ и интерпретируемые как параметры k -го типового квазистационарного режима колебаний; m — число состояний марковской цепи h_t , рассматриваемое как число чередующихся квазистационарных режимов на данной кривой; q^{jk} — условные вероятности переходов марковской цепи, образующие

квадратную матрицу Q и определяющие вероятностную закономерность чередований режимов.

Для определения оценок параметров модели каждой кривой $m, m', \dots, m^m, \theta^1, \dots, \theta^m, Q$ использовался информационный критерий Акаике [4].

Таким образом, в результате обработки отдельной компоненты полиграммы для каждого типа квазистационарных режимов был определен вектор параметров, включающий порядок авторегрессии n , коэффициенты авторегрессии $\alpha_0, \alpha_1, \dots, \alpha_n$ и коэффициент шума β . Однако параметры авторегрессии, являясь чрезвычайно удобными с вычислительной точки зрения параметрами стационарного случайного процесса, не дают наглядного представления о характере его колебаний. Поэтому мы будем представлять вероятностные свойства каждого выделенного типового режима в виде его среднего значения $\bar{x} = \sigma \left(1 - \sum_{i=1}^n \alpha_i \right)$ и спектральной плотности—распределения общей дисперсии случайных колебаний по частотам [5].

$$S(f) = \frac{\sigma^2}{2\pi \left| \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i \cos i \frac{2\pi f}{f_0} \right)^2 + \left(\sum_{i=1}^n \alpha_i \sin i \frac{2\pi f}{f_0} \right)^2 \right|}$$

где f —частота колебаний в герцах, $f_0 = 1/\Delta$ —частота дискретизации анализируемого процесса, обратная периоду дискретизации Δ в секундах, составляющему в данном эксперименте 0,5 с.

Согласно известной теореме Н. А. Котельникова, дискретная последовательность, полученная из исходного непрерывного сигнала, не содержит частот, превышающих половину частоты дискретизации, равной в данном эксперименте $f_0 = 2$ Гц. Поэтому спектр дисперсий имеет смысл рассматривать лишь в интервале частот от 0 до 1 Гц. Общая дисперсия стационарного случайного процесса авторегрессии определяется как интеграл (площадь под кривой спектральной плотности)

$$\sigma^2 = \int_0^1 S(f) df.$$

Рассмотрение результатов оценивания параметров квазистационарных режимов начнем с компонент стабильграммы каждого испытуемого. Число типовых квазистационарных режимов m , выделенных на одноименных компонентах стабильграмм двух испытуемых, оказалось различным. На сагиттальной составляющей стабильграммы у первого испытуемого выделены три чередующихся режима, а у второго—четыре. На фронтальной составляющей у первого и второго испытуемых выделены соответственно два и три квазистационарных режима. Отметим, что как сагиттальная, так и фронтальная составляющие стабильграммы у второго испытуемого характеризуются большим числом квазистационарных режимов, чем у первого.

В таблице приведены средние значения для каждого из выделенных квазистационарных режимов, а также вероятности конкурирующих ре-

Квазистационарные режимы компонент полиграммы

		Номер режима	Среднее значение	Вероятность режима	Интерпретация	
1-й испытуемый	Стабилограмма	1	-174	0,25	влево	
		2	0	0,5	центр	
		3	56	0,25	вправо	
	Респираграмма*	1	-32	0,02	задержка на выдохе	
		2	0	0,96	норм. дыхание	
		3	21	0,02	задержка на вдохе	
	2-й испытуемый	Стабилограмма	1	-89	0,01	влево
			2	-16	0,85	центр
			3	0	0,08	промеж.
			4	5	0,03	вправо
Респираграмма*		1	3	0,3	центр	
		2	32	0,4	вперед	
		3	85	0,2	набок	
Респираграмма*		1	-36	0,04	задержка на выдохе	
		2	1	0,96	норм. дыхание	
		3	5	0,01	задержка на вдохе	

* — в условных единицах.

жимов на каждой компоненте полиграммы. Вероятности режимов вычислены как финальные вероятности состояний марковской цепи с найденной в результате оценивания параметров модели матрицей переходных вероятностей Q . Каждая из финальных вероятностей характеризует долю времени, приходящегося на данный режим во всей осциллограмме.

Наглядное графическое представление о соотношении средних значений квазистационарных режимов компонент полиграмм двух испытуемых дает рис. 2. Спектральные плотности выделенных режимов приведены на рис. 3.

На сагиттальных составляющих стабилограмм обоих испытуемых четко выделяется режим со средним значением, близким к нулю, имеющий наибольшую вероятность среди других режимов и занимающий, следовательно, наибольшее время в течение всего эксперимента. Таким режимом как у первого, так и у второго испытуемого является режим 2. Этот режим, характеризующийся равным распределением тяжести тела на обе ноги, естественно считать основным режимом поддержания равновесия в сагиттальном направлении. На сагиттальной составляющей стабилограммы у обоих испытуемых выделяются также два противоположных по знаку среднего значения крайних дополнительных

режима, реализующиеся со значительно меньшими вероятностями, чем основной режим. Эти режимы естественно интерпретировать как временный перенос опоры преимущественно на левую либо правую ногу. Кроме того, у второго испытуемого выделяется также промежуточный режим с малой вероятностью появления, имеющий в табл. и на рис. 2 номер 3 и характеризующийся некоторым смещением центра тяжести вправо.

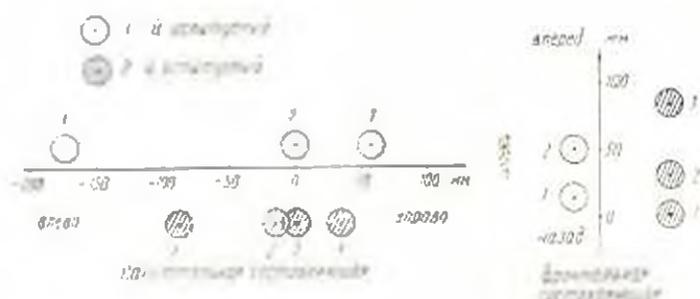


Рис. 2. Средние значения квазистационарных режимов стабиллограммы

На фронтальной составляющей первого испытуемого также выделяется основной режим 1 с близким к нулю средним значением, который следует интерпретировать как преимущественную опору на полную стопу. Дополнительный режим 2 у первого испытуемого, реализующийся

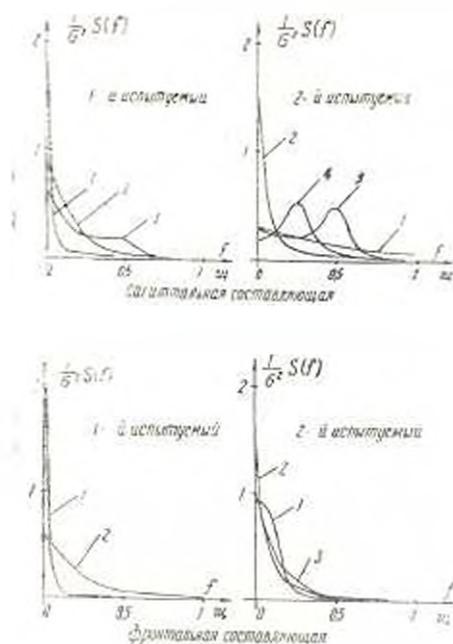


Рис. 3. Нормированные спектры дисперсий квазистационарных режимов стабиллограммы

со значительно меньшей вероятностью, характеризуется переносом опоры на переднюю часть стопы. Два аналогичных режима выделяются у второго испытуемого, однако имеют одинаковые вероятности по-

явления и должны рассматриваться как два конкурирующих основных режима поддержания равновесия во фронтальном направлении. При этом у второго испытуемого наблюдается также один дополнительный режим 3 с малой вероятностью и большим положительным средним значением, который естественно интерпретировать как перенос опоры на носок стопы. Все типовые режимы компонент стабиллограммы, выделенные автоматически в результате оценивания параметров модели, нетрудно визуально найти на экспериментальных кривых (рис. 1).

Сравнение вероятностей основных режимов показывает, что у второго испытуемого этот режим на сагиттальной составляющей стабиллограммы (режим 2) является господствующим, реализующимся в течение 85% всего времени эксперимента, в то время как у первого испытуемого на основной режим (также режим 2) приходится лишь 50% времени. На фронтальной составляющей вероятности основного режима 1 у первого испытуемого и двойного основного режима 1 и 2 у второго испытуемого мало отличаются друг от друга.

По своему спектральному составу (рис. 3) основные режимы 2 сагиттальной составляющей стабиллограммы у первого и второго испытуемых сходны между собой и могут быть охарактеризованы как колебания с выраженным преобладанием низких частот без доминирующей частоты. В то же время спектры дополнительных режимов существенно различны у первого и второго испытуемых. У второго испытуемого правый дополнительный режим 4 имеет четко выраженную доминирующую частоту колебаний, равную 0,5 Гц, которая понижается в промежуточном режиме 3 до 0,25 Гц, оставаясь столь же выраженной. У первого же испытуемого правый дополнительный режим имеет существенно более равномерный спектр с преобладанием нижних частот. Левый дополнительный режим 1 у второго испытуемого близок по характеру колебаний к белому шуму, в то время как у первого испытуемого аналогичный режим 1 имеет подчеркнутый низкочастотный характер. На фронтальной составляющей стабиллограммы основные режимы 1 у первого испытуемого и 2 у второго практически не отличаются по своему спектральному составу, имея резко выраженный низкочастотный характер. У второго испытуемого конкурирующий основной режим 1 и дополнительный режим 3 имеют практически тот же спектральный состав, что и основной режим 2. Однако у первого испытуемого переход в дополнительный режим 2 сопровождается значительным выравниванием спектра за счет перераспределения интенсивности колебаний в сторону более высоких частот.

Перейдем к анализу результатов оценивания параметров квазистационарных режимов респирограмм обоих испытуемых. На каждой из двух респирограмм алгоритм оценивания выделил по три квазистационарных режима, средние значения которых в условных единицах вместе с вероятностями их реализации в процессе управления дыханием приведены в таблице. Наглядное представление о средних значениях типовых режимов дает рис. 4. Как видим, у каждого испытуемого один из трех выделенных режимов респирограммы является основным, занимающим 96% всего времени эксперимента у первого испы-

туемого и 95% времени у второго. В обоих случаях основным является режим со средним значением, близким либо равным нулю. Два дополнительных режима с малыми вероятностями имеют противоположные по знаку средние значения респираграммы у обоих испытуемых.

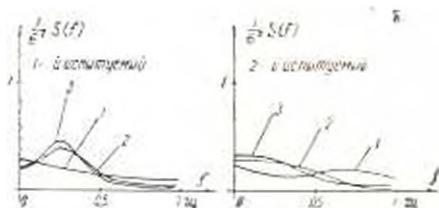


Рис. 4 а. Средние значения квазистационарных режимов респираграммы.
б. Нормированные спектры дисперсий квазистационарных режимов респираграммы.

Режимы, выделенные автоматически в процессе оценивания параметров модели, визуально легко обнаруживаются на респираграмме как участки со специфическим характером кривой (рис. 1). Основной режим 2 характеризуется относительно стабильным чередованием подъемов и спадов кривой, соответствующих отдельным актам вдоха и выдоха. Фрагменты дополнительного режима 1 представляют собой задержки очередного вдоха после выдоха, а фрагменты дополнительного режима 3—удлиненные полувыдохи вдоха. Всем трем типовым режимам респираграммы нетрудно дать естественную интерпретацию. Основной режим 2 на обеих респираграммах следует рассматривать как нормальное (незадержанное) дыхание, а режимы 1 и 3—как задержки дыхания соответственно на вдохе и выдохе. Сравнение средних значений режимов у двух испытуемых (рис. 4а) показывает, что для второго испытуемого характерен значительно более глубокий вдох и несколько более глубокий выдох при задержках дыхания, чем у первого. Спектр основного режима 2 (рис. 4б), соответствующего нормальному дыханию, близок у второго испытуемого к спектру белого шума, что говорит о неровном дыхании в основном режиме. В то же время у первого испытуемого спектр основного режима дыхания имеет четко выраженный максимум на частоте 0,25 Гц, которую следует интерпретировать как стабильную основную частоту дыхания. Естественно предположить, что глубокие вдохи и выдохи у второго испытуемого при задержках дыхания являются компенсацией за нестабильность основного режима.

1. Агаян Г. Ц. Автореф. докт. дисс. М., 1981.
2. Агаян Г. Ц. Вест. АМН СССР, 2, 53—60, 1985.
3. Агаян Г. Ц., Моттль В. В., Мучник И. Б. Биолог. ж. Армении, 11, 3, 179—191, 1988.
4. Агаян Г. Ц., Иванова Т. О., Моттль В. В., Мучник И. Б. Биолог. ж. Армении, 11, 547—556, 1988.
5. Андерсон Т. Статистический анализ временных рядов. М., 1976.
6. Меделяновский А. Н. В кн. Функциональные системы организма, М., 1987.
7. Моттль В. В. Автоматика и телемеханика, 4, 92—100, 1985.
8. Статистические проблемы управления, вып. 65. Мат-лы I Всесоюзн. сем. по обнаружению изменений свойств случайных процессов. Вильнюс, 1984.
9. Судаков К. В. Общая теория функциональных систем. М., 1984.
10. Ширяев А. А. Теория вероятностей и ее применение 8, 3, 26—51, 1963.
11. Detection of abrupt changes in signals and dynamical systems. Ed. by M. Basseville and A. Benveniste. Springer Verlag, Berlin, New York, Tokyo, 1986.
12. Page E. S. Biometrika, 42, 100—111, 1951.

Поступило 29.XI 1988 г

Биолог. ж. Армении, № 1 (42) 1989

УДК 612:573.22

ИССЛЕДОВАНИЕ ИЕРАРХИИ ПРОГРАММ ДЕЙСТВИЯ В ПРОЦЕССЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ПОДДЕРЖАНИЯ ПОЗЫ ЧЕЛОВЕКОМ

Г. Ц. АГАЯН, Т. О. ИВАНОВА, В. В. МОТТЛЬ, И. Б. МУЧНИК

ЦНИИ медико-биологических проблем спорта, Москва, Институт проблем управления АН СССР, Москва, Тульский политехнический институт

Рассмотриваются результаты исследования с применением ЭВМ механизмов длительного поддержания вертикальной позы человеком на основе концепции системного квантования поведения. В качестве математического аппарата используется предложенная ранее авторами иерархическая дискретная модель данных физиологических экспериментов. Экспериментально установлено существование на крайней мере трех уровней иерархии программ действия в составе центрально-периферической системы поддержания вертикальной позы. Исследуется взаимосвязь дыхательной и двигательной компонент длительного поддержания позы человеком.

Բնագրան էն անվտանգ արդյունքները մի ուսումնասիրության, որտեղ պատարճվում էն վարքի նամակարգային ըմբռնությունան ֆունկցիոնալի նրան փոխարքու ուղղունայնց զիրքը երկուշանոն պատարճուց ՀՄՄ նիտանիղմները Արվեստաբանաբանական ասքը պատարճություն է ներկենակների կազմի արդեն աստարակված ֆիզիոլոգիական զիտափարվերը ավարճները Իերարխիալան, դիսկրետային լուրջը: Աղդունայնց զիրքի պատարճանան կենսալոնամայնությունան աստարճուցը կազմում փոսենանանրեն նաստարճում է գործուղայն ճարգրերը Գերարխիայի անվտանգ երկը ժողովարքան: Ուսումնասիրվում է մարդու ուղղունայնց զիրքի երկարուան պատարճանան ըմբռնական և արճուղունան բաղադրանաևերի փոխարդարումը:

Here are discussed results of the research where EC mechanisms of prolonged maintenance of vertical pose of a man based on the conception

of system quantumming of behaviour are used. As a mathematical apparatus the hierarchical discrete model of findings of physiological experiments suggested earlier by the authors, is used. It is experimentally ascertained the existence of at least three levels of hierarchy of programmes of action in the structure of central-peripheral system: of the maintenance of the vertical pose. It is investigated the correlation of respiratory and motive components of prolonged maintenance of the pose of a man.

Функциональная система—системное квантование поведения—иерархия программ действия—статистический анализ данных.

В работе [4] приведены результаты исследования с применением ЭВМ элементарных программ действия в составе процесса длительного поддержания позы человеком. С помощью специальных алгоритмов, основанных на иерархической дискретной модели данных физиологических экспериментов [2, 3], анализировались две полиграммы, полученные при выполнении двумя испытуемыми инструкции стоять в удобной позе в течение 40—50 мин. Каждая полиграмма состоит из трех компонент, из которых первые две представляют собой фронтальную и сагиттальную составляющие процесса поддержания позы, а роль третьей компоненты играет респирограмма.

Обработка экспериментальных данных показала, что каждая компонента полиграммы может рассматриваться как реализация кусочно-стационарного случайного процесса с несколькими чередующимися режимами квазистационарных колебаний. На разных компонентах полиграммы статистически значимо выделяются от двух до четырех квазистационарных режимов, интерпретируемых как проявление отдельных элементарных программ действия в непрерывном процессе функционирования и взаимодействия двигательной и вегетативной систем.

В настоящей работе излагаются результаты второго этапа исследования процесса длительного поддержания вертикальной позы человеком. Целью исследования является изучение чередования и взаимосвязи элементарных программ действия, соответствующих выделенным на первом этапе квазистационарным режимам стабильнограммы и респирограммы.

Закономерности чередования типовых режимов

Второй этап исследования был начат с сегментации экспериментальных кривых [3], в результате которой каждая кривая оказалась расчлененной на последовательность фрагментов, связываемых с отдельными квазистационарными режимами. Анализ длительности квазистационарных фрагментов каждой из компонент полиграммы испытуемых показывает, что процесс чередования типовых режимов в ходе эксперимента нельзя считать стационарным ни на одной компоненте полиграммы. Средняя длительность сохранения спонтанно чередующихся режимов значительно уменьшается во второй половине эксперимента. Более того, четко выделяется момент времени, в который средняя длительность сохранения типовых режимов резко

уменьшается, оставаясь относительно неизменной как до, так и после этого момента. Момент срыва стационарного процесса чередования типовых режимов на компонентах полиграммы особенно выражен у второго испытуемого.

Срыв процесса чередования типовых режимов наблюдается, вообще говоря, в разные моменты времени на разных компонентах полиграммы. У первого испытуемого сначала на 22-й минуте от начала эксперимента произошел срыв чередования режимов поддержания равновесия одновременно на сагиттальной и фронтальной компонентах стабиллограммы, а затем на 25 минуте обнаружился срыв процесса дыхания. У второго испытуемого разброс моментов срыва на разных компонентах полиграммы значительно больше. Сначала на 23 минуте произошел срыв чередования режимов поддержания равновесия на фронтальной составляющей стабиллограммы, затем на 31 минуте—срыв процесса дыхания. Срыв на сагиттальной составляющей стабиллограммы фиксируется лишь на 33 минуте от начала эксперимента.

В терминах дискретной математической модели данных физиологических экспериментов [2] на первом этапе исследования для каждой компоненты полиграммы была использована одноуровневая иерархическая модель стохастического автомата функциональных подсистем. Отдельные квазистационарные режимы колебаний компонент полиграммы были выделены как проявления функционирования поочередно доминирующих подсистем нижнего (нулевого) уровня, реализующих альтернативные программы (режимы) непосредственного управления процессами поддержания равновесия в двух направлениях и процессом дыхания. При этом для каждого из этих трех процессов предполагалось существование единственной программы высшего (первого) уровня, осуществляющей координацию доминирования основных режимов, непосредственно наблюдаемых в эксперименте. В качестве простейшей математической модели такой программы использована марковская цепь с неизменной в течение всего эксперимента матрицей $Q = (q^{jk}, j, k = 1, \dots, m)$ условных вероятностей переходов, управляющей скачкообразным изменением параметров стохастического уравнения авторегрессии.

Однако изложенные выше результаты сегментации компонент полиграммы вынуждают предположить существование как минимум двух уровней иерархии функциональных подсистем, управляющих процессами поддержания равновесия и дыхания. Наличие срыва стационарного процесса чередования элементарных режимов может быть интерпретировано как проявление на каждой кривой последовательной реализации двух программ первого уровня. Обнаружение факта смены этих программ в ходе эксперимента следует рассматривать как проявление действия некоторой программы второго уровня.

В терминах принятой математической модели данных такая гипотеза выражается в предположении существования для каждой экспериментальной кривой одного момента скачкообразного изменения матрицы Q условных вероятностей переходов марковской цепи, управляющей чередованием квазистационарных режимов колебаний. Таким образом, каждая компонента полиграммы характеризуется двумя матрица-



ми Q' и Q'' , первая из которых определяет вероятностный закон чередования типовых режимов до момента срыва, а вторая — после срыва.

Согласно гипотезе о двухуровневой структуре стохастического автомата функциональных подсистем, для каждой компоненты полиграммы по результатам ее сегментации были оценены матрицы марковской цепи чередования типовых режимов до срыва Q' и после срыва Q'' , момент которого определялся визуально. Для каждой компоненты по точному критерию Фишера была проверена статистическая гипотеза о совпадении этих матриц [5]. Такая гипотеза была отвергнута для каждой из шести кривых с 5%-ным уровнем значимости, что эквивалентно статистическому подтверждению гипотезы о двухуровневой структуре модели экспериментальных данных.

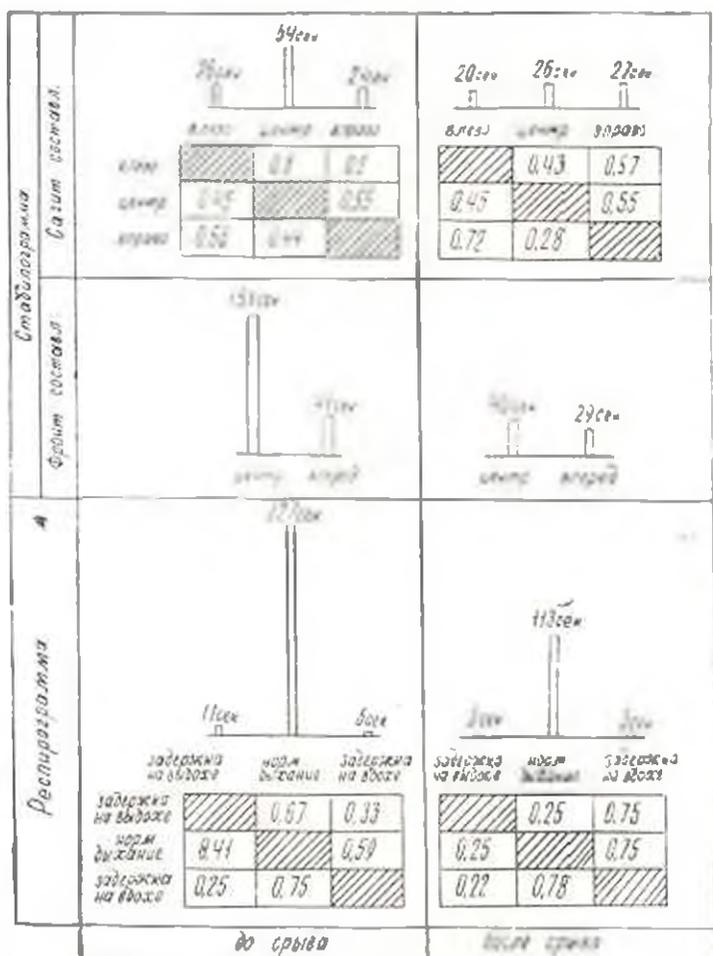


Рис. 1. Средние длительности и условные вероятности чередования квазистационарных фрагментов компонент полиграммы 1-го испытуемого.

Матрицы условных вероятностей переходов марковской цепи Q' и Q'' полностью определяют вероятностную закономерность чередования квазистационарных режимов на данной компоненте полиграммы до и после срыва, тем не менее неудобны для непосредственного восприятия. На рис. 1 и 2 для каждой компоненты полиграммы обеих ис-

питуемых дано более наглядное представление закономерностей чередования режимов. Диаграмма в верхней части каждой зоны, соответствующей определенной компоненте полиграммы, дает масштабное представление о средних длительностях непрерывной реализации каждого из типовых режимов до и после срыва: $T^k = q^{kk} / (1 - q^{kk})$, где k — номер режима; q^{kk} — соответствующий диагональный элемент марков-

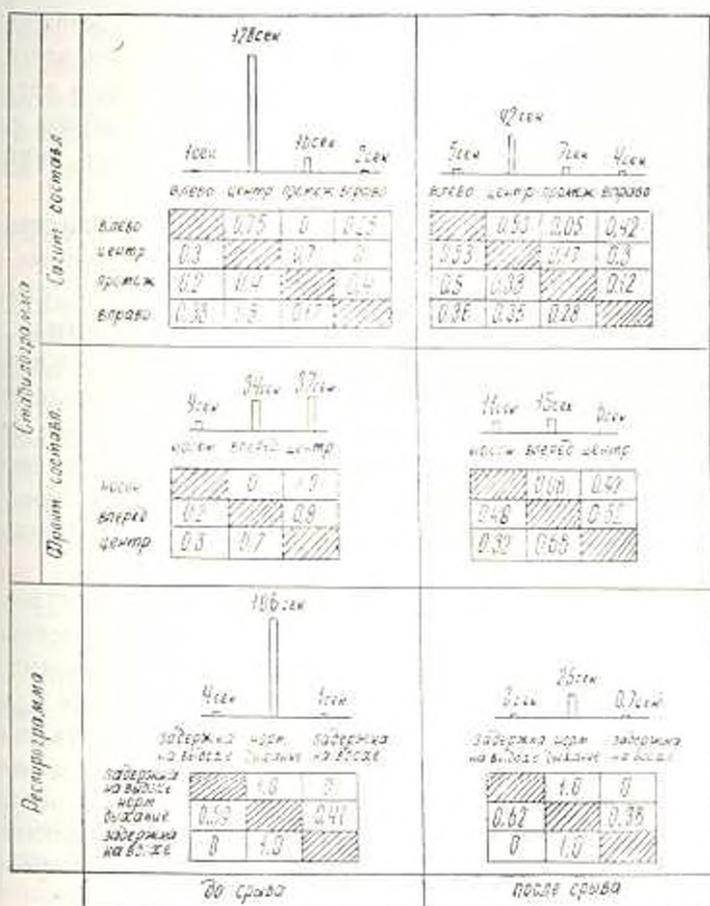


Рис. 2. Средние длительности и условные вероятности чередования квазистационарных фрагментов компонент полиграммы 2-го испытуемого.

ской матрицы Q . Матрица, приведенная под каждой диаграммой, дает представление о преимущественном порядке следования типовых режимов. Каждый элемент этой матрицы $r^{jk} = q^{jk} / \sum_{l=1}^n q^{jl}$, стоящий на пересечении j -й строки и k -го столбца, равен вероятности того, что после завершения фрагмента j -го режима (независимо от его длительности) начнется фрагмент k -го режима.

Из диаграмм на рис. 1 и 2 хорошо видно, что уменьшение средних длительностей фрагментов квазистационарных режимов после срыва осуществляется почти исключительно за счет уменьшения длительности

стей фрагментов основных режимов. Длительности дополнительных режимов не имеют устойчивой тенденции к уменьшению, увеличиваясь на некоторых компонентах полиграммы.

Обращает на себя внимание большая степень выраженности срыва чередования режимов у второго испытуемого. У первого испытуемого средняя длительность фрагментов основного режима уменьшилась после срыва в 2,4 раза на сагиттальной составляющей стабиллограммы, в 3,7 на фронтальной составляющей и в 2,0 раза на респирограмме. У второго испытуемого длительность фрагментов основного режима уменьшилась на сагиттальной составляющей стабиллограммы в среднем в 3,0 раза, на респирограмме в 4,2 раза и лишь на фронтальной составляющей стабиллограммы уменьшение составило 3,4 раза, т. е. приблизительно как у первого испытуемого.

Хорошо заметно индивидуальное различие преимущественного порядка чередования типовых режимов у разных испытуемых. В сагиттальном направлении первый испытуемый из основного центрального режима поддержания равновесия примерно с одинаковыми вероятностями переходит в правый и левый дополнительные режимы, причем равноправие правого и левого режимов сохраняется и после срыва. Однако возврат в центральный режим слева происходит до срыва, как правило, непосредственно, а справа в большинстве случаев через левый режим. После срыва становится типичным непосредственное чередование правого и левого дополнительных режимов со значительно более редким возвратом в центральный режим.

Для второго испытуемого до срыва характерен последовательный переход из левого дополнительного режима в основной центральный и далее через промежуточный режим в правый дополнительный. Возврат осуществляется в основном в центральный режим, реже в левый дополнительный, после чего цикл повторяется. После срыва значительно увеличивается вероятность непосредственного перехода из левого дополнительного режима в правый дополнительный, минуя основной центральный режим. Механизм возврата существенно не меняется, лишь несколько возрастает вероятность участия в нем промежуточного режима.

Во фронтальном направлении у первого испытуемого в силу наличия лишь двух типовых режимов отсутствует и возможность разнообразия порядка их чередования. Для второго испытуемого до срыва характерно чередование двух основных режимов с редкими выпадами в дополнительный режим, интерпретируемый как перенесение опоры на носок стопы. Однако возврат из дополнительного режима всегда осуществляется только в основной режим, характеризующийся опорой на центр стопы, и никогда — в конкурирующий основной режим с передним положением точки опоры. После срыва вероятность выпадов на носок значительно увеличивается, но возврат по-прежнему осуществляется почти исключительно через режим с опорой на центр стопы.

Совершенно различны у двух испытуемых и характер чередования режимов на респирограмме. У первого испытуемого до срыва после основного режима нормального дыхания более вероятно задержка ды-

хания на вдохе, чем на выдохе, а у второго испытуемого более вероятно задержка на выдохе. Возврат из режима задержанного дыхания у первого испытуемого чаще осуществляется через противоположную задержку (через выдох после вдоха и наоборот), а у второго испытуемого за задержкой всегда следует нормальное дыхание. После срыва характер чередования режимов у второго испытуемого не изменяется, а у первого испытуемого значительно возрастает вероятность перехода после основного режима нормального дыхания к задержке на вдохе и соответственно уменьшается вероятность задержки на выдохе. Кроме того, резко возрастает вероятность непосредственного перехода от задержки на выдохе непосредственно к задержке на вдохе, минуя основной режим дыхания.

Взаимосвязь типовых режимов на разных компонентах полиграммы

На заключительном этапе исследования внимание было направлено на изучение вероятностной взаимосвязи между процессами чередования типовых квазистационарных режимов, наблюдаемых в ходе эксперимента на разных компонентах полиграммы. Такая взаимосвязь рассматривалась для каждого испытуемого отдельно до и после срыва чередования режимов.

Изучение взаимосвязи режимов проводилось попарно для всех трех компонент полиграммы по результатам их сегментации на основе вычисления вероятностей совместного появления режимов. Если предположить, что некоторый режим А появляется на одной из компонент независимо от появления режима В на другой компоненте, то вероятность их совместного появления $P(AB)$ является произведением вероятностей каждого из режимов $P(A)$ и $P(B)$ на соответствующих компонентах. В этом случае отношение $\gamma(A, B) = \frac{P(AB)}{P(A)P(B)} = \frac{P(A|B)}{P(A)} = \frac{P(B|A)}{P(B)}$ равно единице. При полной несовместимости режимов А и В вероятность их совместного появления $P(AB) = 0$, и, следовательно, это отношение равно нулю. Другой крайней ситуацией является полное поглощение одного режима другим. Тогда, если менее вероятный режим А появляется только на фоне более вероятного режима В, то условная вероятность $P(A|B) = 1$ и $\gamma(A, B) = 1/P(B)$, т. е. отношение принимает значение больше единицы.

Назовем величину $\gamma(A, B)$ коэффициентом связи двух режимов. Коэффициент связи принимает значения в интервале $0 < \gamma(A, B) < 1/P_{\text{max}}$, где P_{max} — наибольшая из вероятностей двух сравниваемых режимов. Отклонение его значения от единицы является мерой тесноты вероятностной связи между режимами, причем значение меньше единицы свидетельствует о тенденции к несовместимости режимов, а значение больше единицы — о тенденции к их совместному проявлению.

В табл. 3 приведены значения коэффициента связи режимов для каждой пары компонент полиграммы 1 и 2 испытуемых до и после срыва чередования режимов. Хорошо замечено, что у обоих испытуемых

ния и отклонения центра тяжести в обоих направлениях—тесно связаны у обоих испытуемых.

Рассмотрим сначала связь задержки дыхания с отклонениями центра тяжести в сагиттальном направлении.

У обоих испытуемых до срыва задержки дыхания как на вдохе, так и на выдохе никогда не совмещаются с переносом опоры на правую ногу. Задержки на выдохе у первого испытуемого наблюдаются почти исключительно при опоре на левую ногу и очень редко—при среднем положении центра тяжести, а для задержек на вдохе левое и центральное положения центра тяжести практически безразличны. У второго испытуемого различие левого и центрального положений центра тяжести малозначительно для задержек на выдохе, в то время как задержки дыхания на вдохе наблюдаются исключительно при центральном положении опоры.

После срыва связь задержек дыхания с режимами поддержания равновесия в сагиттальном направлении ослабевает у обоих испытуемых, особенно у второго. У первого испытуемого задержки на выдохе по-прежнему не наблюдаются при опоре на правую ногу, однако они значительно чаще совмещаются со средним положением центра тяжести. Связь задержек дыхания на вдохе с сагиттальным перемещением центра тяжести изменяет свое направление на обратное, хотя выражена слабее, чем до срыва. Изменяет свое направление также связь задержек на выдохе с режимами поддержания равновесия у второго испытуемого, а для задержек на вдохе она практически полностью исчезает.

Связь задержек дыхания с режимами поддержания равновесия во фронтальном направлении выражена меньше. У первого испытуемого наблюдается некоторая тенденция к совмещению задержек дыхания обоих видов с перемещением опоры вперед, сохраняющаяся и после срыва. У второго испытуемого картина связи сложнее. До срыва задержки дыхания на выдохе почти всегда совмещаются с опорой на переднюю часть стопы, редко—на центр и никогда—на носок. Задержки на вдохе, наоборот, как правило, совмещаются с опорой на носок. После срыва тенденции связи для задержек на вдохе сохраняется в ослабленном виде, а для задержек на выдохе меняется на обратную, хотя и менее выраженную,—задержки дыхания на выдохе после срыва тяготеют к перемещению опоры на носок, практически не различая опоры на центр и переднюю часть стопы.

Настоящее исследование завершает на некотором этапе цикл работ [2—4], посвященный разработке специального аппарата математического моделирования и системного анализа целенаправленной деятельности. В условиях длительного эксперимента при изучении механизмов поддержания вертикальной позы человеком мы столкнулись с ситуацией, когда компоненты афферентного синтеза, акцентора результата действия и самого результата сохранялись относительно стабильными. Переменной же величиной оказалась способ достижения конечного приспособительного результата, т. е. именно тот узловой механизм функциональной системы, который П. К. Анохиным был назван программой действия. Это обстоятельство приводит к необходимости

изучения динамики смены программ действия в процессе организации целенаправленной деятельности человека.

Несмотря на то, что нами рассматривались лишь два испытуемых, получены новые данные о механизмах формирования континуального поведения. Например, ранее при исследовании центрально-периферической структуры поддержания вертикальной позы человеком мы выявили лишь два уровня организации—нижний (нулевой) уровень программы действия, непосредственно обеспечивающих достижение приспособительного результата в последовательных временных интервалах, и существование программы верхнего (первого) уровня, которая осуществляет дискретную смену программ нижнего уровня, обеспечивая выбор адекватной программы согласно текущей ситуации. Применение разработанного аппарата позволило не только подтвердить эту гипотезу, но и наблюдать функционирование программы еще более высокого (второго) уровня. Эта программа управляет сменой программ первого уровня при изменении функционального состояния организма в ходе длительного эксперимента. У каждого испытуемого четко проявляется существование по крайней мере двух программ первого уровня, отличающихся друг от друга частотой и преимущественным порядком переключений между программами нулевого уровня, причем характер процесса переключений отражает индивидуальные особенности испытуемого. При накоплении утомления программа второго уровня инициирует переход на первом уровне к программе с большей частотой переключений, рассматриваемый как срыв процесса чередования квазистационарных режимов поддержания равновесия.

В литературе доминирует мнение, что между сагиттальной и фронтальной составляющими стабильности отсутствуют корреляционные связи. Необходимость получения достоверного ответа на этот вопрос вызвана нуждами неврологии, травматологии, нейрофизиологии, спортивной физиологии. В противовес распространенному мнению, полученные данные свидетельствуют о теснейшей связи компонент стабильности. Однако эта связь выражается не в непосредственной корреляционной взаимозависимости компонент, а в тенденции к параллельной реализации вполне определенных пар программ нижнего уровня (режимов), обеспечивающих автономное поддержание равновесия во фронтальном и сагиттальном направлениях. Существенное различие «рисунка» таких вероятностных парных связей у первого и второго испытуемых (рис. 3) свидетельствует о наличии у них индивидуальных особенностей центрально-периферического механизма регуляции позы. Сопровождение значений коэффициентов связи режимов до и после срыва процесса их чередования выявляет динамику утомления, т. е. меру и тип дестабилизации системы в целом, выражающуюся в перераспределении нервно-мышечной активности опорно-двигательного аппарата в результате длительного утомления организма.

Особый интерес представляет взаимосвязь дыхательной и двигательной компонент длительного поддержания позы человеком. В плане исследования сомато-вегетативных компонент организации двигательного акта полученные данные отражают системные закономерности

взаимосвязи дыхания и движения. Установлено, что эта связь проявляется в основном за счет совпадения во времени менее вероятных, дополнительных режимов (программ, механизмов)—задержек дыхания и отклонений центра тяжести. Реакция дыхательной системы на неосновные режимы регуляции позы характеризует, как нам кажется, ее неоптимальность, поэтому степень тесноты связи этих режимов с задержками дыхания, количественно выраженная, например, в виде значения коэффициента связи режимов, может служить индикатором «биологической стоимости» результата.

Беглым обсуждением полученных данных мы обозначили лишь те научно-прикладные аспекты проблемы, где применение используемого подхода и разработанного математического аппарата дает, на наш взгляд, очевидную возможность получения новых результатов. В этой связи крайне важной задачей дальнейших исследований является сопоставление данных многократных экспериментов с одними и теми же испытуемыми, а также обследование достаточно большой группы испытуемых с целью изучения различий в индивидуальной организации центрально-периферического механизма регуляции позы.

Проведение массовых экспериментов требует создания специализированного рабочего места на базе микро-ЭВМ и разработки соответствующего пакета прикладных программ. Такая автоматизированная система оперативной обработки данных физиологических экспериментов позволит организовать систематическое изучение собственно биологического механизма иерархического квантования континуального поведения человека.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаян Г. Ц. Вест. АМН СССР, 2, 53—60, 1985.
2. Агаян Г. Ц., Иванова Т. О., Мотгль В. В., Мучник И. Б. Биолог. ж. Армении, 41, 3, 179—191, 1988.
3. Агаян Г. Ц., Мотгль В. В., Мучник И. Б. Биолог. ж. Армении, 41, 7, 1988.
4. Агаян Г. Ц., Иванова Т. О., Мотгль В. В., Мучник И. И. Биолог. ж. Армении, 1, 42, 1989.
5. Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976.

Поступило 29.XI 1988 г.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕГРАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ У ДЕВОЧЕК В РАЗЛИЧНЫХ ФАЗАХ ОНТОГЕНЕЗА

А. Р. МАГАКЯН, Л. М. ЕПИСКОПОСЯН, А. А. ОРДУХАНИЯН, Л. Р. АВЕТИСЯН

Ереванский медицинский институт, Научно-инженерный Центр техниобиометрии
Ереванского политехнического института

В результате проведения факторного анализа антропометрических признаков выделены интегральные показатели соматического развития у девочек 8, 11, 13, 17 лет. Данный подход позволяет с минимальными потерями информации получить ограниченное число обобщенных характеристик—факторов, имеющих соответствующую предметную интерпретацию.

Անտրոպոմետրիկ շարժանների ֆակտորային վերլուծության հիման վրա ստացված են 8, 11, 13, 17 տարեկան աղջիկների սոմատիկոմետրիկ զարգացման ինտեգրալ ցուցանիշները: Տվյալ մոտեցումը թույլ է տալիս ինֆորմացիայի մինիմալ կորուստների պայմաններում ստանալ ընդհանրացված ցուցանիշներ, ֆակտորների առկայությունը թույլ օրոնք ունեն իրենց նախապատասխան իրական մեկնարկ-տեղեկություն:

As a result of the done factor-analysis of anthropometric signs are picked out the integral indices of the somatic development of 8, 11, 13, 17-aged girls. The given approach allows to get the limited number of the generalized characteristic—factors, having the corresponding subject interpretation with minimal losses of information.

Факторный анализ—телосложение девочек—онтогенез.

Ранее [2] на основе использования методов многомерного статистического анализа были получена схема классификации перипубертатной стадии онтогенеза девочек: 7—9, 10—11, 12—13, 14—17 лет. Выделенные периоды статистически достоверно разделяются по многопараметровым показателям ростовых процессов. В свою очередь это указывает на то, что выделенные фазы характеризуются специфическими особенностями процессов роста и формообразования.

Данное сообщение посвящено выявлению интегральных показателей соматического развития (телосложения) в четырех возрастных группах девочек, каждая из которых соответственно входит в рамки упомянутых возрастных периодов.

Материал и методы. Под наблюдением находились девочки в 8-, 11-, 13- и 17-летнем возрасте. В каждой возрастной группе обследовано по 100 детей, у которых проводили измерения по стандартной методике [1] 26 антропометрических признаков. Выделение интегральных показателей телосложения проведено с помощью факторного анализа [3]. Такой подход позволяет с минимальными потерями информации перейти от исходного набора признаков к ограниченному числу обобщенных характеристик—факторов, получающих соответствующую предметную интерпретацию. На первом этапе вычислили главные компоненты матрицы фенотипических корреляций антропометрических признаков, представляющие собой взаимно ортогональные комбинации исходных показателей. Их интерпретация проведена после варимакс-вращения, сохраняющего ортогональность факторов.

Статистическая обработка материала проведена на ЭВМ ЕС 1035 с применением пакета прикладных статистических программ ВМДР.

Результаты и обсуждение. В группе 8-летних девочек (табл. 1) после проведения факторного анализа выделено 7 факторов, учитывающих 67,3% общей дисперсии исходных признаков. В таблице приведены нагрузки, превышающие по абсолютной величине произвольно

Таблица 1. Значения нагрузок варимакс-факторов по данным 8-летних девочек

№	Наименование	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6	Ф7
1	обхват плеча	80						
2	обхват грудной клетки	75					28	
3	эпифиз бедра	73				27		
4	эпифиз плеча	69		31				
5	обхват голени	67	26		47			
6	длина бедра	59						
7	тазовый диаметр	50						39
8	длина туловища		81					
9	эпифиз предплечья	39	61					
10	длина плеча		60		0	25		
11	длина стопы	39	57	35	29			
12	высота носа			73				
13	высота нижней трети лица			54				50
14	плечевой диаметр	4		53	36			
15	длина предплечья				86			25
16	длина верхнего отрезка тела			-9	65			26
17	длина тела	43	52	29	55			
18	поперечный диаметр головы							
19	обхват головы	25				93		
20	скуловой диаметр	46				89	28	
21	минимальный лобный диаметр	10	20			53		
22	пролольный диаметр головы					52	82	
23	высота лба							82
24	височный диаметр	34		34			26	25
25	эпифиз голени	40	35	28				28
26	длина голени		7	48	45		2	
	U_p	50	28	26	29	20	18	16

Примечание: коэффициенты в табл. 1--4 даны с масштабом 0,01.

взятое значение 0,250. U_p —сумма квадратов факторных нагрузок по столбцам, представляющая часть общей дисперсии всей системы признаков, объясненную данным фактором (для вычисления U_p использованы значения всех факторных нагрузок). Первый фактор (18,87% дисперсии) имеет высшие положительные нагрузки с основными обхватными и широтными размерами тела и поэтому интерпретируется как интегральный показатель общего размера. Второй фактор (10,65% дисперсии) наиболее тесно связан с длиннотными размерами и интерпретируется как компонента линейности. Третий фактор (8,51%)—показатель формы головы. Четвертый (8,28% дисперсии)—компонента, описывающая соотношения длиннотных размеров туловища и конечностей. Пятый (7,71% дисперсии)—показатель формы мозгового отдела черепа. Факторы 6 и 7 предметно трудноинтерпретируемы.

У 11-летних девочек (табл. 2) в результате анализа выделено 6 факторов с охватом 65,06% дисперсии. Первый фактор, учитывающий

Таблица 2. Значения нагрузок варимакс-фактора по данным 11-летних девочек

№	Наименование	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6
1	длина бедра	81				30	
2	длина плеча	79	28				
3	длина предплечья	76					
4	длина тела	75	39	25			
5	длина стопы	64	30		33		
6	длина голени	53		50			
7	обхват плеча	29	79				
8	эпифиз бедра		69		35	30	
9	обхват голени		66		27	40	
10	обхват грудной клетки	33	64				
11	эпифиз плеча	28	60	44			47
12	длина туловища	28	55				
13	высота лба			76			
14	эпифиз предплечья	27	40	65			
15	эпифиз голени	27	32	53	73		
16	нижнечелюстной диаметр				69		
17	скуловой диаметр			25	64		
18	поперечный диаметр головы			33	53		
19	минимальный лобный диаметр	27		35		74	
20	продольный диаметр головы				27	60	40
21	обхват головы						76
22	высота носа					39	63
23	высота нижней трети лица						
24	тазовый диаметр	49	36	46			
25	плечевой диаметр	37		43		38	
26	длина верхнего отрезка тела	40	39				
		44	38	28	24	19	17

16,9% дисперсии интерпретируется как компонента общего размера. Второй (14,4% дисперсии) характеризует изменчивость по оси «макросомия—микросомия». Третий (10,67% дисперсии) тесно связан с широтными размерами и эпифизарными диаметрами, т. е. является интегральным показателем массивности. Четвертый фактор (9,30% дисперсии)—компонента формы головы. Факторы 5 и 6 не поддаются четкой предметной интерпретации.

В группе 13-летних девочек (табл. 3) выделено 7 факторов, учитывающих 68,99% дисперсии. Первый фактор, охватывающий 19,31% дисперсии, является показателем общего размера. Второй (14,18% дисперсии), имеющий высокие корреляции с основными длиннотными размерами, характеризуется как компонента линейности. Третий фактор (9,56% дисперсии) объясняет изменчивость, связанную с формой головы. Остальные факторы трудноинтерпретируемы.

У 17-летних девушек (табл. 4) статистически значимые 6 факторов охватывают 66,31% изменчивости исходного набора признаков. Первый фактор, объясняющий 18,5% дисперсии, является интегральным показателем общего размера. Второй (16,77% дисперсии) характеризует изменчивость по оси «брахискелния—долихоскелния». Третий (11,04% дисперсии)—показатель формы головы. Четвертый (7,85% дисперсии)—компонента массивности. Пятый (6,54% дисперсии) объясняет измен-

Таблица 3. Значения нагрузок варимакс-факторов по данным 13-летних девочек

№	Наименование	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6	Ф7
1	обхват грудной клетки	85						
2	обхват плеча	84						
3	обхват голени	81			27			
4	элифиз бедра	77			36			
5	тазовый диаметр	69			34			
6	плечевой диаметр	69	39					
7	длина тела	38	79		33			
8	длина плеча		74					
9	длина предплечья		69					25
10	длина голени		65		24		43	
11	длина бедра	38	63					
12	длина стопы	29	51		32			
13	поперечный диаметр головы			81		30	27	
15	нижнечелюстной диаметр	29		72		40		
14	скуловой диаметр	36		60	35			14
16	обхват головы	45		53	85			
17	элифиз голени				66			
	высота нижней трети лица	30				78		31
	высота лба							
	элифиз предплечья		42		40	51		
21	длина туловища	31					81	
22	продольный диаметр головы							81
23	элифиз плеча	35	32		40	41		
24	минимальный лобный диаметр	37		48	30			
25	высота носа						49	
26	длина верхнего отрезка тела		41	35	29	39		
	У _p	50	37	25	25	16	13	13

Таблица 4. Значения нагрузок варимакс-факторов по данным 17-летних девочек

№	Наименование	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6	Ф7
	1	2	3	4	5	6	7	
1	длина тела	90						
2	длина голени	88						
3	длина стопы	76				40		
4	длина бедра	73					27	
5	длина плеча	72						
6	длина предплечья	70						
7	длина верхнего отрезка тела	56			33			
8	обхват плеча			84				
9	обхват грудной клетки			80				
10	элифиз бедра			71		38		
11	плечевой диаметр	39		65				
12	обхват голени			62		37		
13	тазовый диаметр			60				31
14	элифиз плеча	38		54		42		38
15	скуловой диаметр			26		83		
16	поперечный диаметр головы					77		
17	минимальный лобный диаметр			27		62	26	33
18	нижнечелюстной диаметр			31		50		34

	1	2	3	4	5	6	7
19 элифиз голени			35		72	34	
20 элифиз предплечья			27		67		
21 высота носа						78	
22 высота нижней трети лица			42			72	
23 высота лба		35		31			59
24 длина туловища					55		57
25 обхват головы			11	46			
26 продольный диаметр головы		38	36	41	45	29	
У _p		48	41	29	20	17	15

чивость, связанную с длинными размерами лицевой части черепа. Шестой фактор не имеет четкого предметного содержания.

Сравнительный анализ факторов телосложения выявил следующее. Интегральный показатель общего размера, имея одинаковую содержательную интерпретацию для всех четырех возрастных групп, тем не менее обладает особенностями, отражающими специфику ростовых процессов в разных фазах онтогенеза. Так, максимальный охват дисперсии отмечается в 13 лет, во вторую фазу пубертаса, минимальный—в 11 лет, в первую фазу пубертаса. Следует отметить также, что в 8 и 13 лет с фактором общего размера наиболее тесно связаны обхватные и широтные показатели, в то время как в 11 и 17 лет—длиннотные характеристики. Отмеченное различие обусловлено характером ростовых процессов на ранних этапах индивидуального развития.

Возрастные особенности процессов роста и развития (морфогенеза) наиболее четко проявляются в предметных характеристиках второго и последующих факторов телосложения, которые для рассматриваемых возрастных групп в некоторых случаях совпадают частично, а в других полностью отличаются.

Таким образом, в результате проведенного факторного анализа антропометрических признаков у девочек 8, 11, 13 и 17 лет выделены интегральные показатели соматического развития, в «сжатой» форме описывающие специфику ростовых процессов в ранних фазах рассматриваемой стадии онтогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буник В. В. Антропометрия. Практический курс. 1. 368, М.
2. Епископова Л. М., Ордуханян А. А. Биологические науки. 3, 60—64. 1987.
3. Юбери А. Факторный анализ. 398, М., 1980.

Поступило 11 X 1988 г.

МНОГОМЕРНЫЙ СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗИ ПАРАМЕТРОВ СОСУДОВ И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ В ОБЛАСТИ ИНФАРКТА МОЗГА

М. А. САРКИСЯН, А. А. ОРДУХАНИЯН, С. Э. АКОПОВ

Ереванский политехнический институт, Научный инженерный центр технобиометрии,
Ереванский медицинский институт, каф. фармакологии

Выявлена внутренняя взаимосвязь параметров, определяющих способность сосуда к расширению. Проанализированы различные классификационные схемы и определены их статистические показатели. Показано, что пониженная жесткость сосуда при физиологических величинах внутрисосудистого давления с большой вероятностью свидетельствует о его нахождении в области инфаркта мозга.

Գտնվելու է ներքին կապերակց շարժարժան տեսակաբանությամբ որոշող ամբողջական կարգի զանազան կատեգորիաների մեջ մի շարք կատեգորիաներ: սխեմաներ և որոշվում է ներքին վիճակագրական ցուցանիշները: Երևց է սրվում որ զարգացումը սր-տանային կրակաբանության, ենթակաթային շնչման ֆորթոգրապիան մեծաթյան-կերթ պարմաներում, վկայում է ուղիղ թեֆարմիկ արտաբան երան-տեղակայման մասին:

Internal correlations of parameters, affecting the ability of vessels to be dilated, was found. Different classification schemes were analyzed and their statistical significations were defined. At physiological values of arterial pressure the decreased rigidity of the vessels wall was shown with a great possibility about its position in the area of cerebral infarction.

Мозговое кровообращение—биоматематическое моделирование—многомерный статистический анализ—инфаркт мозга

Известно [5], что изменения многомерного компонента сосудистого тонуса играют ведущую роль в механизмах авторегуляции, рабочей и реактивной гиперемии и т. п. Эта способность сосудисто-тканевых комплексов регулировать кровоснабжение в соответствии с потребностями и многомерный тонус являются основой, на которой реализуются как местные, так и центральные регулирующие влияния, что отчетливо выражено, в частности, в сосудах мозга. Однако в формировании сосудистого тонуса немаловажное значение имеют биомеханические свойства сосудистой стенки, определяемые ее анатомической конструкцией [8]. В частности, показано [11], что уменьшение эластичности с возрастом обусловлено состоянием гладкой мускулатуры. Мозговые сосуды наименее эластичны в сосудистом русле и с возрастом их эластичность уменьшается [10]. Установлено также [3], что у лиц, скончавшихся от церебральных дисемий, нарушаются упругомеханические свойства всех мозговых артерий, но наиболее выраженные изменения в сосудистом бассейне, в котором произошло острое нарушение кровообращения. Различия между интра- и экстракраниальными сосудами по основным биохимическим параметрам могут обуславливать различия в степени и частоте их атеросклероза [3]. В свою очередь, более жесткими среди интракраниальных сосудов являются среднемозговые артерии, и это

соответствует большей частоте их атеросклеротических изменений [4]

Целью настоящей работы явился анализ взаимосвязи различных параметров, характеризующих как состояние гладкой мускулатуры, так и пассивные эластичные свойства среднечерепной артерии и выявление закономерностей их возможного изменения в области инфаркта мозга.

Сегменты среднечерепной артерии исследовали *in vitro* с помощью методов, описанных в работе [7]. Анализировали следующие параметры: $R(P)$ —радиусы сосудов ($\mu\text{м}$) при соответствующем значении внутрисосудистого давления P (мм рт. ст.), $V(P)$ —параметры жесткости при соответствующих значениях давления, $\Delta D/D$ —относительное изменение диаметра сосуда под действием простагличина в дозе ED_{50} в внутрисосудистом давлении 100 мм рт. ст. ; ED_{50} —дозу, соответствующую 50% от максимального эффекта простагличина в интервале концентраций 10^{-10} — 10^{-7} М и при внутрисосудистом давлении 100 мм рт. ст. , $H(\text{мм})$ —исходную толщину стенок сосуда.

Результаты исследования информационной нагрузки этих параметров сосудов, их поведения при изменении внутрисосудистого давления и особенностей при инфаркте приведены нами ранее [1, 7].

Для анализа экспериментальных данных в настоящей работе применены методы биоматематического моделирования [6]. Для выявления предполагаемой внутренней структуры параметров, которые в определенной степени обуславливают формирование сосудистого тонуса, на первом этапе моделирования был применен факторный анализ. Это позволяет определить взаимосвязь исследуемых параметров, объединяя в один варимакс-фактор объективную группу наиболее схожих коррелированных параметров.

Полученные нагрузки варимакс-факторов анализа, проведенного в пространстве 23 параметров, представлены в табл. 1. Для наглядности значения нагрузок, меньших 0,25, приравнены нулю.

Таблица 1. Нагрузки варимакс-факторов

Параметр	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
$R(6)$	0,95	0	0	0
$R(40)$	0,93	0	0	0,25
$R(80)$	0,93	0	-0,3	0
$R(100)$	0,9	0	-0,37	0
$R(120)$	0,87	0	-0,39	0
$R(140)$	0,86	-0,28	-0,4	0
$R(160)$	0,85	-0,31	-0,4	0
$R(200)$	0,8	0	0	0,25
$V(180)$	0,85	-0,32	-0,1	0
$V(200)$	0,84	-0,34	-0,41	0
$V(140)$	0	0,98	0	0
$V(180)$	0	0,97	0	0
$V(160)$	0	0,97	0	0
$V(200)$	0	0,97	0	0
$V(120)$	0	0,92	0,26	0
$V(100)$	0	0,85	0,44	0
$V(40)$	-0,48	0,32	0,8	0
$V(60)$	-0,4	0,38	0,79	0
$V(20)$	-0,49	0,29	0,79	0
$R(80)$	0	0,53	0,68	0
$\Delta D/D$	0	0	0	0,91
$H(0)$	0,3	0	0	0,87
ED_{50}	0	1	0	0,54

Первый фактор, описывающий 39% общей дисперсии, объединяет радиусы сосудов во всем интервале изменения внутрисосудистого давления. Во второй фактор, описывающий 29% общей дисперсии, в основном объединены параметры жесткости при высоких давлениях 100—200 мм. рт. ст. Третий фактор, описывающий 17% дисперсии, группирует параметры жесткости при низких внутрисосудистых давлениях 20—100 мм. рт. ст. Четвертый фактор, описывающий 10% дисперсии, в основном объединяет параметры, характеризующие состояние гладкой мускулатуры ($\Delta D/D$ и $E_{D_{50}}$) и исходную толщину стенки сосуда.

Проведенный факторный анализ показал наименьшую общность параметра $E_{D_{50}}$ с остальными параметрами (0,35). Значения общности для других параметров колеблются в пределах 0,78—0,99. Это объективный показатель слабой корреляции сократительных свойств гладкой мускулатуры и параметров, характеризующих пассивные эластичные свойства сосуда. Отсутствие группировки в один варимакс-фактор радиуса сосуда и параметра жесткости сосуда (рассчитываемого по изменению соответствующего радиуса) указывает на их различную информативную нагрузку, что может быть обусловлено существенным вкладом эластичных свойств материала стенки сосуда в изменение его радиуса при изменении внутрисосудистого давления.

Коррелированность параметров $R(0) - R(200)$ дополнительно подтвердилась результатами факторного анализа, проведенного в пространстве этих параметров (получен один статистически значимый фактор, описывающий 91% общей дисперсии).

Факторный анализ, проведенный в пространстве 10 параметров ($B(20) - B(100)$) выявил два фактора, описывающих 93,8% дисперсии. Первый фактор, дающий 54,8% общей дисперсии, объединяет параметры жесткости при высоких внутрисосудистых давлениях, а второй, описывающий 39% дисперсии, — при низких давлениях.

Результаты первого и третьего факторного анализов, проведенных по всей совокупности исследованных сосудов указывают на отсутствие однозначного соответствия эластичности сосуда при низких и высоких значениях внутрисосудистого давления. Это может быть обусловлено отличиями состояний отдельных инфраструктур сосудов, определяющих эластичные свойства в соответствующей области изменения внутрисосудистого давления [9], и является причиной гетерогенного поведения сосудов при изменении внутрисосудистого давления [1]. При этом возможна группировка сосудов, схожих по своим характеристикам в классы.

На основании факторного анализа, показавшего объединение параметров $R(0) - R(200)$, $B(20) - B(100)$, $B(100) - B(200)$ в варимакс-факторы был проведен кластер-анализ в следующих пространствах параметров: $R(0) - R(200)$; $B(20) - B(200)$; $B(20) - B(100)$. Целью проведения этого анализа являлось определение вариаций в группировке сосудов в соответствующих пространствах, а также оценка соответствия этих группировок нахождению сосуда в зоне инфаркта и поведению параметра жесткости при изменении внутрисосудистого давления. Как показало качественное сравнение дендрограмм, полученных кластер-ана-

лизом, в общем классификационная схема не меняется, но наилучшее соответствие имеет место в пространстве параметров В(20)—В(200). Из представленной на рис. 1 дендрограммы кластер-анализа в этом пространстве видно, что в целом важно выделить две основные группы А и Б, объединяющиеся на уровне кластеризования 4,9. При этом в группу А входит 10 сосудов, имеющих относительно малые значения параметра жесткости во всей области изменения давления (объединение происходит на уровне 2,9) и объединяющихся с тремя сосудами, относительно эластичными при малых давлениях и жесткими при больших (сосуды № 2, 5, 8; объединение происходит на уровне 3,0)

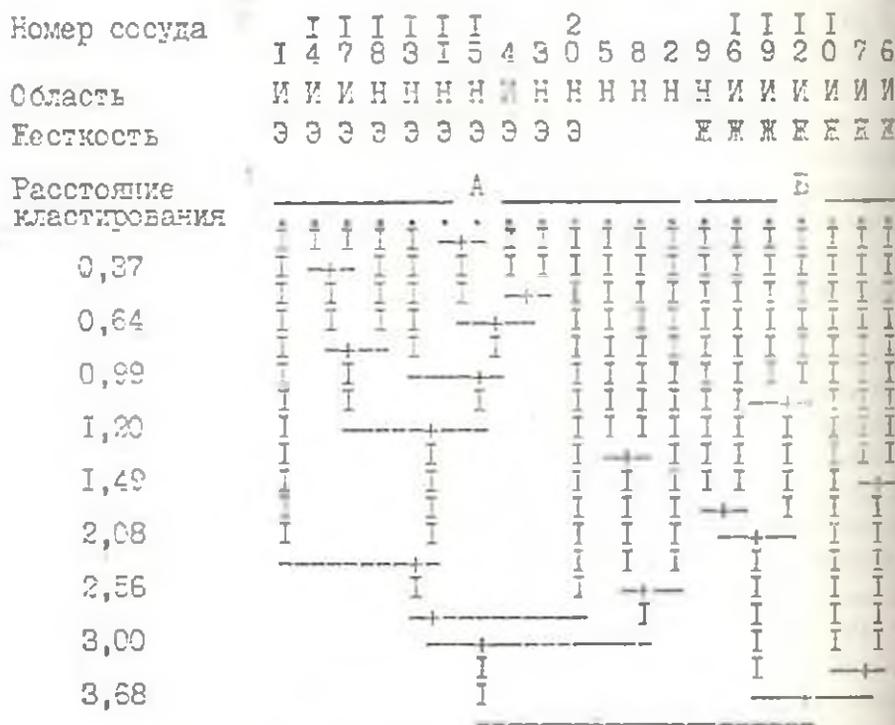


Рис. 1. Дендрограмма кластер-анализа в пространстве 10 параметров (В(20)—В(200)). И—сосуды из области инфаркта мозга; Н—сосуды из контрлатерального полушария; Э—сосуды, имеющие относительно малые, а Ж—относительно большие значения параметра жесткости В во всей области изменения внутрисосудистого давления.

Однако в эту группу входят сосуды из зоны инфаркта и из контрлатерального полушария. В группу Б входят 7 сосудов (объединение происходит на уровне кластеризования 3,7), которые имеют относительно большие значения параметра жесткости во всей области изменения давления и, кроме того, находятся в зоне инфаркта (кроме сосуда № 9).

С целью определения статистической значимости различных классификаций сосудов на основе их внутренних характеристик на следующем этапе был проведен дискриминантный анализ. В пространстве тех же параметров статистическую значимость различных классификационных схем определяли по следующим характеристикам: 1. место

нахождению сосуда на левом или правом полушарии (2 класса); 2. местонахождению сосуда на стороне инфаркта мозга или контрлатеральном полушарии (2 класса); 3. классификационной схеме, полученной при кластер-анализе (2 класса, представленные на рис. 1); 4. поведению параметра жесткости в области изменения давления от 0 до 200 мм. рт. ст. (3 класса: А1—эластичные во всей области; А2—эластичные при низких давлениях и жесткие при высоких; В—жесткие во всей области изменения внутрисосудистого давления); 5. поведению параметра жесткости и местонахождению сосуда (3 класса: 1—эластичные при любых давлениях и находящиеся на стороне инфаркта, 2—жесткие при любых давлениях и находящиеся на стороне инфаркта, 3—все остальные сосуда).

Известно [2], что при пошаговом отборе информативных параметров на первом этапе дискриминантного анализа пролонгируется однофакторный дисперсионный анализ. Для определения степени информативности параметров для анализируемой классификационной схемы рассчитывали F-критерий Фишера. Как показал проведенный анализ, ни один из используемых параметров не был статистически значимым для первой схемы. Из этого следует, что в использованной выборке местоположение сосуда на правом или левом полушариях не является характеризующим в пространстве анализируемых параметров.

Для оценки значимости классификационной схемы рассчитывается F-аппроксимация U-статистики Уилкса. Для второй схемы она равна 2,7, что не является значимым даже на уровне 80%. Это может быть обусловлено либо недостаточной информативностью использованного набора параметров, либо некорректностью самой классификационной схемы, по которой местоположение инфаркта мозга определяет состояние сосуда.

В качестве «учителя» для проведения дискриминантного анализа по третьей схеме использовали результаты кластер-анализа, проведенного на предыдущем этапе. Полученная схема оказалась статистически значимой более чем на 99% уровне (значение F-аппроксимации равно 41). Наиболее значимыми оказались параметры жесткости в области физиологических величин внутрисосудистого давления. Анализируемая схема обладает высокими показателями линейной разделимости в пространстве используемых параметров (100% классификации и 95% верного прогноза). Более того, проводя дискриминантный анализ по четвертой схеме, удастся определить решающие правила и для выявления группы сосудов, эластичных в области низких давлений и жестких в области высоких. Эти результаты представлены в табл. 2.

Результаты, полученные на основании 3-й и 4-й классификационных схем, свидетельствуют о некорректности предположения об однозначном соответствии между нахождением сосуда на стороне инфаркта мозга и изменением его биомеханических свойств и активности гладкой мускулатуры.

Результаты дискриминантного анализа, проведенного по пятой схеме, представлены на рис. 2. Видно, что полученные решающие прави-

Таблица 2 Результаты реклассификации и прогноза по ЛДФ. Обозначения группы сосудов приведено в описании 4-й классификационной схемы

Реклассификация				
Группа	Верный % реклассификации	Число объектов, реклассифицированных в соответствующие группы		
		A1	A2	B
A1	90.0	9	1	0
A2	100.0	0	3	0
B	100.0	0	0	7
В общем	95.5	9	4	7

Прогноз				
Группа	Верный % прогноза	Число объектов, классифицированных в соответствующие группы		
		A1	A2	B
A ₁	80.0	8	1	1
A ₂	66.7	1	2	0
B	100.0	0	0	7
В общем	85.0	9	3	8

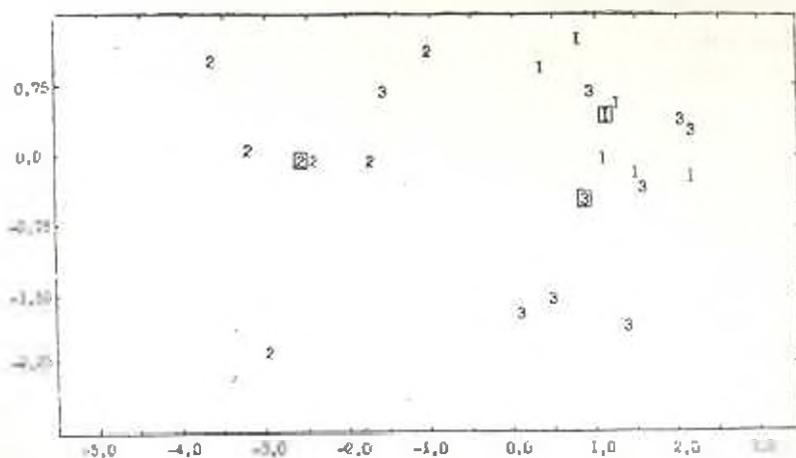


Рис. 2. Проекция анализируемого множества на плоскости Фишера. По оси абсцисс—1 каноническая переменная; по оси ординат—2 каноническая переменная. □—центры классов. Обозначение сосудов приведено в описании 5-й классификационной схемы.

ла обладают невысокой описательной мощностью для 3-го класса (50% верной классификации) и слабой прогностической мощностью для 1-го и 3-го классов. На основе анализа F расстояния между центрами классов можно заключить, что повышенная жесткость сосуда определяет

его нахождение на стороне инфаркта мозга, так как классы 1 и 2 или 2 и 3 достоверно различаются на более чем 90%-ном уровне. Однако нахождение сосуда на стороне инфаркта еще не означает нарушение его эластичности. Таким образом, нарушение эластичности сосуда является существенным фактором риска нарушения мозгового кровообращения.

Отметим, что проведенный дискриминантный анализ определил параметр жесткости B в области физиологических величин внутрисосудистого давления как наиболее информативный.

Многоэтапный анализ позволил дать объективные оценки внутренней взаимосвязи исследуемых параметров и взаимосвязи между изменениями параметров сосудов с развитием дисциркуляции мозгового кровообращения, что должно обязательно учитываться при анализе физиологических и патофизиологических феноменов регуляции кровоснабжения мозга и может найти практическое применение в диагностике состояния системы мозгового кровообращения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акопов С. Э., Саркисян М. А., Балаян Б. Г. Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова, 85, 2, 1987.
2. Афифи А. А., Эйзен Э. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ, 488, М., 1982.
3. Годлевская И. А. Автореферат канд. дисс., 20, Рига, 1978.
4. Колтовер А. И., Верещакин Н. В., Любковская И. Г., Моргунов В. А. Патологическая анатомия нарушений мозгового кровообращения, 253, М., 1975.
5. Москаленко Ю. Е. В кн. Физиология кровоснабжения. Физиология сосудистой стенки, 352—381, Л., 1984.
6. Ордуканян А. А., Арутюнян Р. М., Даниелян Э. И. Биолог. ж. Армении, 30, 9, 735—743, 1986.
7. Саркисян М. А., Акопов С. Э., Балаян Б. Г. Докл. АН АрмССР, 85, 2, 76—82, 1987.
8. Шандеров С. М., Рогоза А. И. В кн. Итоги науки и техники, сер. Физиология человека и животных, 23, 3—45, М., 1979.
9. Dobrin P. V. *Physiological Rev.*, 58, 2, 397—460.
10. Nagasawa S., Handa W., Nario Y., Okumura A. *Biorheology*, 19, 3, 481—489, 1981.
11. Yin F., Spurgeon H., Kallam C. H. *Circulat. Res.*, 53, 4, 464—472, 1983.

Поступило 11.X 1988 г.

ПОМЕХОУСТОЙЧИВАЯ К АРТЕФАКТАМ ЗАПИСЬ ЭЛЕКТРОРЕТИНОГРАММ С ПОМОЩЬЮ МИКРО-ЭВМ

С. Г. АДАМЯН, К. Р. АЛЛАХВЕРДОВ, М. Д. МЕЛКОНЯН

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, Ереван

Предлагается метод помехоустойчивой к артефактам записи ЭРГ с использованием алгоритмов селективного усреднения. Производится сравнение различных подходов к распознаванию артефактов при отведении ЭРГ с помощью кожного электрода. Показано, что использование универсальной микро-ЭВМ и эффективных алгоритмов позволяет реализовать метод с помощью надежной и относительно недорогой компьютерной системы

Առաջարկվում է էՅԳ արտեֆակտների խանցարուժակայուն գրանցման մեթոդ, որն օգտագործում է սելեկտիվ միջինացման ալգորիթմները: Խոչընդոտ էլեկտրոդների օղնաթյան էՅԳ-ի արտացման դեպքում արտեֆակտների հանգաման տարրեր մոտեցումների համեմատություն է կատարվում Յուլյու 1 արվում, որ սերմերուց միկրո-ԷՄՄ-ի և էֆեկտիվ ալգորիթմների օգտագործումը թույլ է տալիս իրականացնել մեկուր Շտայլի և համեմատարար ոչ ֆանկարմեր հարկերակն համակարգերի օղնաթյամը:

The method is noise protected towards artifacts record of ERG is suggested with the use of algorithms of selective averaging. Different approaches to artifacts recognition are carried out at ERG recording with the help of skin electrode. It is shown that microcomputer and effective algorithm use allows to increase the systems efficiency and realize this method with the help of reliable computer system.

Электроретинограмма — артефакты — микро-ЭВМ.

Применение метода усреднения вызванных потенциалов сделало возможным появление методики записи ЭРГ с помощью кожных электродов [2, 3], накладываемых на кожу вокруг глаза. К основным достоинствам этого метода необходимо отнести то, что клинические исследования с помощью электродов в виде контактных линз не всегда возможны вследствие раздражения роговицы; в отличие от линзы, кожный электрод практически не причиняет неудобств испытуемому.

Однако при регистрации ЭРГ внероговичными электродами ее амплитуда значительно уменьшается, вследствие чего необходимы специальные методы выделения полезного сигнала [4]. Эффективность методики существенно повышается при использовании специальных методов подавления мышечных артефактов, возникающих при произвольных движениях век и глаз. Для этих целей были предложены специальные схемы подключения электродов [5, 6], которые, однако, не устраняют

Сокращения: ЭРГ—электроретинограмма; ОЗУ—оперативное запоминающее устройство; УУС—устройство управления стимуляцией; АЦП—аналого-цифровой преобразователь; ВЗУ—внешнее запоминающее устройство; ЦАП—цифро-аналоговый преобразователь; УП—устройство печати.

все артефакты. В ранее опубликованной работе [1] для исключения артефактов был предложен метод селективного усреднения, реализованный с помощью специализированной ЭВМ (усреднитель) и аппаратных средств.

В настоящей работе предлагается развитие методики, что становится возможным благодаря использованию микро-ЭВМ, работающей в режиме реального времени и выполняющей как функции усреднения, так и операции цифровой обработки, необходимые для распознавания и исключения артефактов.

Постановка задачи. Рассматриваемый способ усреднения основан на следующей модели представления суммарного потенциала, регистрируемого между активным (накожный) и пассивным электродами. На интервале $[t_k; t_k + T]$

$$u(t - t_k) = e(t - t_k) + n(t - t_k) + s(t - t_k), \quad (1)$$

где t_k —момент предъявления светового стимула ($k=1, \dots, N$); $e(t)$ —детерминированная составляющая изменения потенциала, закономерно связанная с подачей стимулирующего воздействия; $n(t)$ —стационарная спонтанная активность, статистические характеристики которой не зависят от времени; $s(t)$ —нестационарная погрешка, возникающая в связи с неконтролируемыми движениями глаз, век, смаргиванием и т. п.; T —интервал наблюдения ЭРГ, в течение которого потенциал затухает до исходного уровня.

Вводя обозначения $u_k(\tau) = u(t - t_k)$ (аналогично для функции e , n и s), получим выражения для суммированного по k записям потенциала:

$$U_k(\tau) = \sum_{k=1}^N U_k(\tau) = \sum_{k=1}^N e_k(\tau) + \sum_{k=1}^N n_k(\tau) + \sum_{k=1}^N s_k(\tau). \quad (2)$$

где N —количество записей ЭРГ.

В силу определения ЭРГ для любой записи имеем:

$$e_j(\tau) = e_k(\tau); \quad \tau \in [0; T], \quad k = 1, 2, \dots, N \quad (3)$$

и выражение (2) приобретает вид:

$$U_k(\tau) = Ne(\tau) + \sum_{k=1}^N n_k(\tau) + \sum_{k=1}^N s_k(\tau). \quad (4)$$

Исходя из опыта электроретинографических исследований с использованием накожных электродов предполагается, что часть записей не содержит артефактов. Таким образом, основной задачей выделения полезного сигнала ЭРГ $e(\tau)$ становится распознавание «зашумленных» записей и их исключение. Ранее [1] исключение «зашумленных» записей производилось с помощью аппаратных средств; ЭРГ проперялась на заранее заданный порог, при превышении которого запись считалась негодной. Использование микро-ЭВМ, работающей в реальном масштабе времени, позволяет ввести более универсальные критерии проверки записи.

Распознавание артефактов. Математические методы селективного

усреднения можно разделить на две группы. В первой группе решение относительно годности k -ой записи применяется только на основе анализа функции $U_k(\tau)$; во второй группе решение применяется на основе нескольких записей ЭРГ $U_m(\tau)$, таких, как $m \in k$. Для реализации первой группы методов требуются эффективные алгоритмы распознавания образов, а также подбор эмпирических критериев «нормальной» записи; для второй группы характерно применение более сложных математических методов, таких как корреляционный анализ. Методы второй группы в целом дают более надежные результаты, однако они малоприменимы в случаях большой вероятности появления артефактов: так, при $p_k(s) = 0.5$ и величине артефакта $s_k(\tau)$, сравнимой по амплитуде с полезным сигналом $e(\tau)$, методы корреляционного анализа становятся неэффективными. Кроме того, методы второй группы требуют от ЭВМ значительного объема памяти и быстродействия, затрудняя экспресс-обработку данных: так, метод «трех сигм», при котором вычисляется функция $U_{\Sigma}(\tau)$ и сравнивается с каждой из функций $U_k(\tau)$, $k = 1, 2, \dots, N$, требует в N раз большего объема ОЗУ ЭВМ, чем обычные методы первой группы. Таким образом, как в силу требований к ЭВМ, так и вследствие большой частоты появления мышечных артефактов при записи ЭРГ представляется целесообразным выбор методов первой группы.

Для построения эффективного машинно-реализуемого алгоритма селективного усреднения выполнен анализ ряда характерных записей ЭРГ с целью выявления наиболее важных и информативных признаков артефактов. Проверялись следующие параметры ЭРГ: 1) величины амплитуд сигнала на различных временных интервалах записи ЭРГ; 2) площадь под записываемой кривой, т. е. интеграл от потенциала $U_k(\tau)$; 3) спектральные характеристики ЭРГ; присутствие в частотной характеристике «необычных» спектральных выбросов; 4) величины конечных разностей первого и второго порядка.

В результате анализа была установлена информативность первых двух признаков: при соответствующем подборе параметров вероятность распознавания артефактов приближалась к 0,95. Использовался следующий алгоритм: 1) измеряется значение амплитуды сигнала и в случае превышения заданного порога запись отбрасывается как содержащая артефакт; 2) совместно с записью производится оценка площади под зависимостью $U_k(\tau)$; таким образом, устраняется влияние случайной стационарной помехи $p_k(\tau)$; по окончании записи в ОЗУ микро-ЭВМ содержится два массива размерностью M : значения $U_k(\tau)$, $k = 1, 2, \dots, M$ и массив $\Gamma(i) = \sum_{k=1}^M U_k(\tau)$, $i = 1, 2, \dots, M$, где M — количество отсчетов в одной записи ЭРГ; 3) анализ конечных разностей первого порядка $\Delta(i)$ последовательности $\Gamma(i)$.

Используется тот факт, что мышечный артефакт всегда появляется с некоторым запаздыванием по отношению к моменту предъявления светового стимула. Величина $\Delta(i) = [\Gamma(i+j) - \Gamma(i)] / \Delta t j$, где Δt — время между отсчетами, изменяется на интервале времени $\tau \in [0; 20]$ мс (минимальное время запаздывания артефакта). По величине $\Delta(i)$ на этом интервале определяется порог значения функции $U_k(\tau)$ на интер-

вале $t \in [20; T]$ и при превышении порога запись отбрасывается как содержащая артефакт. Этот этап алгоритма производится после каждой записи ЭРГ в память ЭВМ.

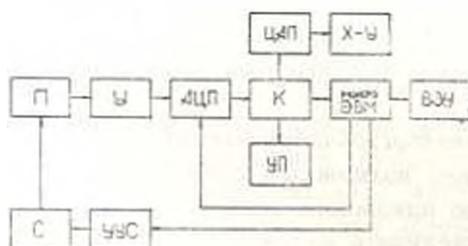
Использование величины $\Delta(i)$ в качестве критерия объясняется тем, что она представляет собой характеристику роста функции $U_k(t)$ и, следовательно, является объективным показателем лабильности сетчатки. На начальных временных интервалах записи ЭРГ $\Delta(i)$ характеризует волну «а» и соответствует быстрдействию колбочкового аппарата, который способен воспроизводить ритм световой стимуляции частотой порядка 70 Гц, значительно больше, чем палочковый— (до 25—30 Гц).

Система помехоустойчивой записи ЭРГ. Благодаря использованию микро-ЭВМ стало возможным существенно упростить систему записи ЭРГ с помощью кожного электрода, расширить ее функциональные возможности, увеличить надежность и снизить себестоимость. Основными требованиями к микро-ЭВМ для работы в системах реального времени и экспресс-обработки экспериментальных данных являются быстрдействие и объем оперативной памяти. Эти параметры ЭВМ ограничивают точность регистрации процесса и величины массивов данных, используемых при обработке. Для записи ЭРГ в течение 100—200 мс достаточно считывать данные с интервалом не менее 100 мкс и оперировать с массивами данных, занимающих объем ОЗУ до 4—5 Кбайт. Необходимым требованием к подобным системам является также удобство отображения, записи и хранения информации. Этим требованиям соответствуют серийно выпускаемые промышленностью микро-ЭВМ типа БК-0010. Блок-схема разработанной системы на основе микро-ЭВМ БК-0010 представлена на рисунке.

Пациент (П) во время регистрации ЭРГ находится в затемненной звуконепроницаемой экранированной камере. Засвет глаза осуществляется от стимулирующего устройства (С), управляемого микро-ЭВМ (МЭВМ). Параметры световых стимулов задаются с помощью УУС. Биопотенциалы, отводимые от кожи нижнего века, подаются на вход усилителя (У) и поступают на вход АЦП, управляемого сигналами записки микро-ЭВМ. Шаг дискретизации задается программным путем перед началом работы. Данные считываются из АЦП в ОЗУ микро-ЭВМ, после чего производится их обработка в соответствии с описываемыми алгоритмами при помощи программ, предварительно загруженных в ВЗУ. Коммутатор позволяет подключать к порту ввода—вывода БК-0010 несколько внешних устройств—графопостроитель (ХУ), включенный через ЦАП и УП.

Предусмотрены три режима работы системы: 1) автоматический; 2) полуавтоматический; 3) ручной. В начале работы оператор вводит с клавиатуры микро-ЭВМ необходимые параметры, такие как код режима, количество необходимых записей ЭРГ N , время наблюдения T , интервал между отсчетами t , интервал между световыми стимулами T_c . В первом режиме система автоматически управляет стимуляцией, регистрирует ЭРГ и усредняет безартефактные записи. Во втором режиме световой стимул подается оператором, а анализ ЭРГ и запись

производятся автоматически. В третьем режиме решение относительно наличия артефакта принимается оператором по визуальному изображению сигнала на мониторе. После набора необходимого числа записей система предлагает меню дальнейших операций, среди которых переход к математической обработке усредненной ЭРГ с помощью программ цифровой обработки; повторение испытания; калибровка и выход из системы.



Блок-схема компьютерной системы записи ЭРГ.

Полная автоматизация и надежность записи ЭРГ, удобство и простота в обращении, компактность и невысокая стоимость, широкие возможности по отображению и записи информации, универсальность программ позволяют надеяться на широкое внедрение системы в экспериментальную и клиническую практику

ЛИТЕРАТУРА

1. Адамян С. Г., Барсегян Л. Г., Мелконян Д. С., Рослайд Х. А. Журн. эксп. и клинич. мед., 20, 6, 628, 1980.
2. Богословский А. И., Бундорова Р. А., Жданов В. К., Шамшинова А. М., Дьячков К. А. Офтальмол. журн., 8, 574, 1974.
3. Гуревич Б. Х. Физиол. журн., 63, 281, 1957.
4. Мелконян Д. С. Переходные процессы в нейронных системах. 408, 1987.
5. Rover J., Albrecht v., Graefes Arch. Klin. Exp. Ophthal., 200, 2, 17, 1976.
6. Skoog K., Nilsson S. B. G. Acta Ophthal. (Kbh.), 52, 5, 759, 1974.

Поступило 8.11 1989 г.

Биолог ж. Армении, № 1.(12) 1989

УДК 340.6+612.013+547.963.32

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДАВНОСТИ НАСТУПЛЕНИЯ СМЕРТИ

Н. М. АВАКЯН, Р. С. КАЗАРЯН

Ереванский государственный медицинский институт, кафедра судебной медицины и советского права

Исследован характер взаимодействия бромистого этидия с продуктами распада нуклеиновых кислот в мышечных тканях трупа в зависимости от срока хранения трупного материала (до 4 суток). Полученная закономерность дает возможность определить давность наступления смерти.

Сокращения: ДНС—давность наступления смерти; УФ—ультрафиолетовый.

Կարգավորված դիֆուզիան և, ուրիշ պահպանման ժամկետից հետո գործված է մկանային հյուսվածքներում թրթրում բրոմիդի փոխազդեցության բնույթը և ուղեկիցները: Ենթի թաթրայման սրտողուցանների հետ (մինչև 4 օր): Առաջված օրինակաչափու: Բյուրերը թույլ է տալիս որոշել մահվան ժամկետը:

In dependence on the time span of death of corpse material preservation (up to 4 days) the nature of interaction between ethidium bromide and the products of nucleic acid degradation in muscular tissues of corpse is investigated. The regularity observed during the investigation helps to establish the time of death.

Давность наступления смерти—нуклеиновые кислоты.

Установление ДНС является одной из актуальных проблем судебной медицины. В этих целях применяется ряд методов [1, 3, 4, 7], позволяющих определять ДНС с точностью до 2 суток. Однако эти методы достаточно сложны для практического применения в судебно-медицинской экспертной практике. В последнее время с большим успехом применяются биофизические методы исследования [1, 5, 6.], которые более удобны для практического применения и дают возможность определить ДНС при более длительных сроках. В данной работе представлены результаты исследования характера взаимодействия бромистого этидия с продуктами распада нуклеиновых кислот в мышцах трупа в зависимости от срока хранения трупного материала.

Материал и методика. Трупный материал (от 10 трупов) массой приблизительно 200 г был помещен в термостат при температуре $20 \pm 2^\circ$ и $40 \pm 60\%$ относительной влажности. Из 250—300 мг материала был приготовлен гомогенат в растворе, содержащем 1 М NaCl. К нему добавляли HClO_4 с тем, чтобы количество кислоты в растворе составило 3%. Полученный раствор оставляли в течение 15 мин при $0 \pm 2^\circ$ и затем центрифугировали при скорости 3000 об/мин. Далее получали УФ-спектр поглощения гомогената. К 2,5 мл центрифугированного гомогената добавляли 0,1 мл раствора $2,3 \times 10^{-3}$ М бромистого этидия (растворенного в 0,1 М NaCl) и получали спектр поглощения раствора в видимой области. Как известно [2], бромистый этидий взаимодействует только с двуспиральными участками нуклеиновых кислот, и это взаимодействие носит интеркамерирующий характер (внедряется между параллельно расположенными парами оснований нуклеиновых кислот). В наших исследованиях концентрации нуклеиновых кислот в расчете на моль пар оснований была приблизительно на порядок меньше концентрации бромистого этидия. Это делалось для того, чтобы все центры связывания нуклеиновых кислот находились в связанном состоянии.

Спектры поглощения получали на спектрофотометре «UV-VIS SPECORD» (ГДР) с использованием кварцевых кювет толщиной 2 мм.

Результаты и обсуждение. В трупном материале, в мышечных тканях нуклеиновые кислоты вначале разрушаются на короткие куски, а последние—на нуклеотиды. При таком распаде изменяется количество пар оснований, образующих двойную спираль в нуклеиновых кислотах. Следовательно, меняется также число центров связывания с бромистым этидием и нуклеиновыми кислотами.

На рис. 1 показаны спектры поглощения чистого бромистого этидия и бромистого этидия в комплексе с продуктами распада нуклеиновых кислот. В обоих растворах концентрация бромистого этидия одинаково

вая. Отметим, что в видимой области нуклеиновые кислоты не поглощают свет. Показанное на рис. 1 изменение спектра поглощения происходит вследствие связывания бромистого этидия с продуктами распада нуклеиновых кислот, и поэтому происходит сдвиг и уменьшение поглощения. По характеру изменения максимума поглощения мы попытались выявить определенные закономерности для установления ДНС. Для характеристики взаимодействия бромистого этидия с продуктами распада нуклеиновых кислот нами была взята величина

$$A = \frac{D_{22} - D_{16}}{D_{10} - D_{30}}$$

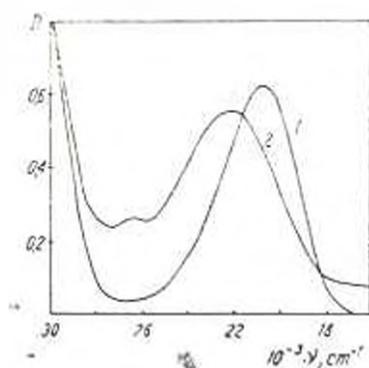


Рис. 1.

Рис. 1. Спектры поглощения чистого бромистого этидия (1) и бромистого этидия в комплексе с продуктами распада нуклеиновых кислот (2) в 1 М NaCl при 25°. Концентрация бромистого этидия для обоих растворов $c = 1,14 \times 10^{-4}$ М. D—оптическая плотность раствора.

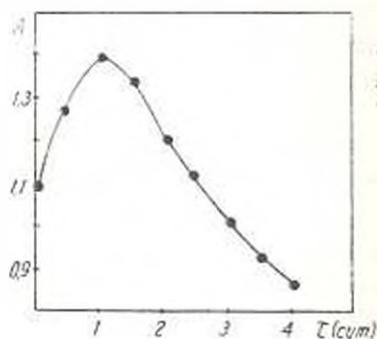


Рис. 2.

Рис. 2. Изменения величины A в зависимости от срока хранения трупного материала.

где D_{40} и D_{30} —значение оптической плотности продукта распада нуклеиновых кислот при 40×10^3 и 30×10^3 см^{-1} , а D_{22} и D_{16} —значение оптической плотности продукта распада нуклеиновых кислот в комплексе с бромистым этидием при 22×10^3 и 16×10^3 см^{-1} . График зависимости величины A от срока хранения трупного материала показан на рис. 2, из которого следует, что величина A вначале увеличивается (в течение первых суток), а затем уменьшается. Попытаемся объяснить полученную закономерность изменения величины A в зависимости от срока хранения трупного материала (рис. 2). Так, по данным Буромского [1], при хранении трупного материала в течение 1—2 суток продукты распада нуклеиновых кислот уменьшаются, вследствие чего в растворе должны увеличиваться концентрация свободного бромистого этидия и, соответственно, поглощение в видимой области, что и наблюдалось в наших экспериментах. В дальнейшем, с увеличением продуктов распада нуклеиновых кислот уменьшается концентрация свободного бромистого этидия, вследствие чего уменьшается суммарное поглощение бромистого этидия в видимой области и соответственно величина A.

Таким образом, результаты наших исследований позволяют утверждать, что определение характера взаимодействия интеркалирующего

соединения бромистого этидия с продуктами распада нуклеиновых кислот можно рекомендовать как новый дополнительный метод для установления давности наступления смерти.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бурожский И. В. Суд.-мед. эксперт., 2, 15, 1980.
2. Кантор Ч., Шиммель П. Биофизическая химия, М., 1985.
3. Логовиненко А. Г. Суд.-мед. эксперт., 1, 35, 1986.
4. Мельников Ю. Л., Кулдыбаев А. С. Суд.-мед. эксперт., 4, 22, 1980.
5. Томилин В. В., Жаров В. В., Мельникова Г. М. Суд.-мед. эксперт., 1, 41, 1984.
6. Findlay A. B. J. Forens. Sci. Soc., 16, 213, 1976.
7. Luthgoe A. S. Med. Sci. Law., 20, 48, 1980.

Поступило 24.X 1988 гз.

Биолог. ж. Армении, № 4 (42), 1989

УДК 612.852

О НЕКОТОРЫХ ИНФОРМАЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ В НЕЙРОННЫХ СЕТЯХ С ДИНАМИЧЕСКИМИ СИНАПТИЧЕСКИМИ ЭЛЕМЕНТАМИ

Д. С. МЕЛКОНЯН, С. Г. САРКИСЯН

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, лаборатории
математического моделирования нейронных систем

При исследовании некоторых информационных преобразований, имеющих место в нейронных сетях с динамическими синаптическими элементами, получен ряд зависимостей во вход-выходных отношениях, доказывающих принципиальную возможность реализации нейронами с двумя функционально различными входами как функций детекторов, так и функций преобразователей афферентных последовательностей импульсов.

Սրոյ ինֆորմացիոն փոխարկումներ ուսումնասիրելիս, որոնք անցի են ունենում գիծամիկ սինապտիկ էլեմենտներ պարաօտակոզ ներոնային ջանգերում, ստացվել են մի շարք կախումներ մուտք էլեմենտի նարարերոսթիզուսների մեջ, որոնք ապացուցում են երկու ֆունկցիոնալ տարրեր մուտքեր ունեցող նեյրոնների սկզբունքային հնարավորությունը իրականացնել ինչպես դետեկտորի, այնպես էլ փոխարկիչի ֆունկցիաները աֆերենտ իմպուլսների աղբյուրականությունների նկատմամբ:

During the study of some informational transformations, which occur in neural networks with dynamic synaptic elements, a number is received, proving the fundamental possibility of neurone realization with two functionally different inputs of both—detector functions and functions of transformers of afferent pulse trains.

Динамический синаптический элемент—нейронная сеть—детектор—преобразователь.

Данные современной нейробиологии свидетельствуют о первостепенной роли химической синаптической передачи в обработке информации нервной системой. Эти данные до недавнего времени практически не исполь-

Сокращения. ДИСИМ—динамический синаптический модулятор; ПСП—постсинаптический потенциал.

зовались при исследовании нейронных сетей. Так, в теории формальных нейронов [1, 2] учет синаптических элементов сводился к интеграции количества возбуждающих и тормозящих синаптических входов и генерации после некоторой задержки выходного импульса, если суммарное число превышало порог срабатывания нейрона.

Имитационное моделирование нейронных сетей в вычислительных экспериментах позволило перейти к более детальному описанию динамических характеристик синаптических элементов, хотя в основном учитывались только процессы расхода и восполнения передатчика.

Попытки учета специфики взаимодействия процессов расхода—восполнения и мобилизации—демобилизации, лежащих в основе синаптических явлений—потенциации и депрессии, приводят, как правило, к созданию громоздких моделей: модель Лара и Таппа, например, содержит три подсистемы и 15 параметров [7].

ДИСИМ. В ранее опубликованной работе [3] описание основных закономерностей трансинаптического проведения достигнуто с помощью нелинейной динамической модели, содержащей 5 параметров, имеющих ясный физический смысл. В основе модели лежит представление о трех фракциях—мобилизационной M , оперативной R и промежуточной S ,—правила транспорта передатчика между которыми сформулированы в виде квантовых и макрофизических постулатов.

Пресинаптические нервные импульсы рассматриваются в модели как последовательность δ -функций, а именно

$$x(t) = \sum_{k=1}^N \delta(t - t_k), \quad (1)$$

где t_k —моменты поступления импульсов, N —количество импульсов в последовательности. Под действием этих импульсов порции передатчика практически мгновенно переходят из мобилизационной фракции в оперативную, а из оперативной—в промежуточную. В промежутках между импульсами происходит сравнительно медленный процесс обратного транспорта передатчика (восполнение и демобилизация).

Модель предполагает постоянство общего объема передатчика, т. е.

$$M + R + S = V_0 = \text{const.}$$

Скорость изменения передатчика в промежуточной фракции

$$\frac{ds}{dt} = -\frac{s}{\tau_R} - v_R R x, \quad (2)$$

где x —входная, δ -функция, v_R —коэффициент переноса передатчика из оперативной фракции в промежуточную, τ_R —постоянная времени восполнения передатчика в оперативной фракции.

Аналогично скорость изменения объема передатчика в мобилизационной фракции

$$\frac{dM}{dt} = \frac{1}{\tau_M} (M_0 - M) - v_M M x, \quad (3)$$

где v_M —коэффициент переноса передатчика из мобилизационной фракции в оперативную, τ_M —постоянная времени демобилизации, т. е. про-

цесса перехода передатчика из оперативной фракции в мобилизационную. M_0 —начальный объем передатчика во фракции, определяемый из выражения:

$$M_0 = eV_0,$$

где e —безразмерный коэффициент ($e \in [0; 1]$).

Под действием (1) функции M , R и S в точках t_k ($K = \overline{1, N}$) претерпевают разрывы первого рода. Значения функций слева и справа от точки разрыва обозначаются: $M(t_k^-)$, $R(t_k^-)$, $S(t_k^-)$ и $M(t_k^+)$, $R(t_k^+)$, $S(t_k^+)$. В этих обозначениях решения дифференциальных уравнений (2) и (3):

$$S(t) = \sum_{k=1}^N v_R R(t_k^-) \exp(-(t-t_k)/\tau_R) \cdot 1(t-t_k),$$

$$M(t) = M_0 - \sum_{k=1}^N v_M M(t_k^-) \exp(-(t-t_k)/\tau_M) \cdot 1(t-t_k),$$

где $1(t) = \int_0^t \delta(t) dt$ —единичная функция.

При начальных условиях $M(t_1) = M_0$; $S(t_1) = 0$,

$$S(t_{k+1}^-) = S(t_k^+) \exp(-(t_{k+1}-t_k)/\tau_R) \quad (4)$$

$$M(t_{k+1}^-) = M_0 - (M_0 - M(t_k^+)) \exp(-(t_{k+1}-t_k)/\tau_M). \quad (5)$$

Представленному математическому описанию синаптической передачи соответствует система регуляции транспорта передатчика, которая может рассматриваться как самостоятельный функциональный элемент нейронных систем—ДИСИМ, формирующий по входной δ -функции выходную импульсную функцию.

$$y(t) = \sum_{k=1}^N r_k \delta(t-t_k), \quad (6)$$

где r_k —порция передатчика, высвобождаемая из синаптического окончания под действием K -го пресинаптического импульса, причем $r_k = v_R R(t_k)$.

Каждая порция выброса передатчика, которая формирует выходную функцию y , не может быть непосредственно измерена экспериментальным путем. Однако ее перенос во внеклеточное пространство регистрируется в виде изменения потенциала мембраны постсинаптического нейрона. При условиях, обеспечивающих линейность и стационарность постсинаптической мембраны, суммарный ПСП равен:

$$z(t) = \bar{r}_k \sum_{k=1}^N U(t-t_k) \cdot 1(t-t_k), \quad (7)$$

где $z(t)$ —суммарный ПСП, $\bar{r}_k = r_k/r_1$ —относительный объем высвободившегося передатчика, а U —является импульсной переходной функцией постсинаптической мембраны, в качестве которой в расчетах использовано следующее выражение [6]:

$$U(t) = \frac{A}{C(1/\tau - K)^2} ((1/\tau - K)t - 1) \exp(-Kt) \exp(-t/\tau), \quad (8)$$

где $\tau = R \cdot C$ — эквивалент постоянной времени мембраны (R — общее сопротивление, C — емкость), A — интенсивность мембранного тока, K — эквивалент скорости возрастания этого тока.

Для анализа спайковой активности необходимо определять моменты генерации потенциалов действия. Для этих целей используется дифференциальное уравнение, определяющее значение порога возбуждения нейрона в любой момент времени,

$$\frac{dQ}{dt} = -\frac{1}{\mu} (Q - Q_0),$$

решением которого служит выражение

$$Q(t) = Q_0 + \Delta Q \exp(-t/\mu), \quad (9)$$

где Q_0 — начальное значение порога, ΔQ — относительное увеличение порога в моменты генерации спайков, μ — эквивалент постоянной времени [8].

Нейронная сеть с двумя входами. Полученные с помощью модели ДИ-СИМ частотные зависимости для основных режимов [3] удовлетворительно согласуются с экспериментом. Поэтому синаптические модуляторы были введены в рассматриваемую ниже нейронную сеть в качестве составных элементов.

На рис. 1 а представлена схема нейронной сети, состоящей из трех нейронов, поведение которой изучалось в настоящей работе. Нейроны 1 и 2 образуют на центральном нейроне Ц соответственно аксосоматический и аксодендритный входы. Такая структура характерна, например, для рубро-спинальных нейронов [9] и нейронов антерио-антерио-центральной части кохлеарных ядер [4].

Из-за структурно-функциональных различий указанные входы отличаются по характеристикам ПСП. Так, ввиду того, что центральный нейрон (в дальнейшем просто нейрон) относится к нервным клеткам с единственным низкотренированным участком, расположенным на аксонном холмике, дендритный ПСП распространяется до сомы электротонически, в связи с чем он, по сравнению с соматическим ПСП, имеет более пологие передний и задний фронты генерации мембранного потенциала.

С учетом этих факторов для обоих входов идентифицированы величины скоростей возрастания мембранного тока K , которые составили: 850 мс^{-1} для соматического входа и 82 мс^{-1} для дендритного, при одной и той же постоянной времени мембраны 0.0024 с . При таких значениях K ПСП достигает максимумов соответственно на 3-й и на 15-й мс.

Получены также параметры синаптических элементов согласно модели ДИ-СИМ: для аксосоматического входа $\tau_R = 89 \text{ мс}$, $\tau_M = 9 \text{ мс}$, $v_R = 0.03$, $V_M = 0.11$, $\epsilon = 0.6$; для аксодендритного входа $\tau_R = 70 \text{ мс}$, $\tau_M = 100 \text{ мс}$, $V_R = 0.08$, $V_M = 0.043$, $\epsilon = 0.9$.

Благодаря существенным различиям в характеристиках ПСП соматического и дендритного входов в вычислительных экспериментах [5] было показано, что при некотором сочетании предъявления импульсов по двум входам нейрон может выполнять функции детектора совпадения. В этом случае возможный интервал вызова потенциала действия для одной пары пресинаптических импульсов Δt определяется через минимальный t_{\min} и максимальный t_{\max} сдвиги между началами раздражений входов, при которых еще происходит генерация спайка, т. е. $\Delta t = t_{\max} - t_{\min}$ (рис. 1 б).

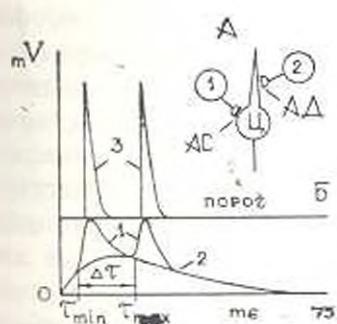


Рис. 1.

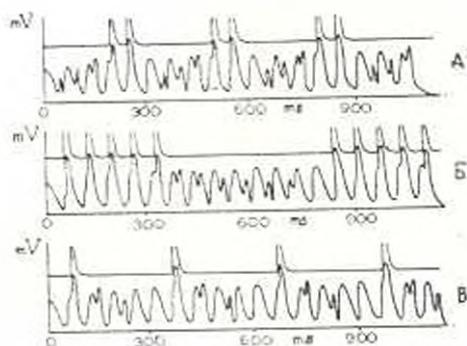


Рис. 2.

Рис. 1 А. Структурная схема нейронной сети. Ц—центральный нейрон; 1 и 2—афферентные нервные клетки, образующие на центральном нейроне соответственно аксосоматический (АС) и аксодендритный (АД) синапсы. Б. Генерация спайка центральным нейроном. 1—аксосоматический ПСП, 2—аксодендритный ПСП, 3—сгенерированные спайки. t_{\min} и t_{\max} —соответственно минимальный и максимальный сдвиги, при которых происходит генерация спайка, Δt —возможный интервал вызова потенциала действия. Рис. 2. Иллюстрация способности нейрона выполнять функции делителя частоты и зависимости количества сгенерированных спайков от интервала рассогласования ($\Delta t_{\text{рас}}$) между аксодендритной ($\Delta t_{\text{ад}}$) и аксосоматической ($\Delta t_{\text{ас}}$) стимуляциями. А. $\Delta t_{\text{ад}} = 60$ мс, $\Delta t_{\text{ас}} = 70$ мс, $\Delta t_{\text{рас}} = 10$ мс; Б. $\Delta t_{\text{ад}} = 60$ мс, $\Delta t_{\text{ас}} = 65$ мс, $\Delta t_{\text{рас}} = 5$ мс; В. $\Delta t_{\text{ад}} = 60$ мс, $\Delta t_{\text{ас}} = 75$ мс, $\Delta t_{\text{рас}} = 15$ мс. (Во всех случаях интервал $\Delta t = 26$ мс).

При ритмическом раздражении обоих входов эффект потенциации по аксодендритному синапсу на более поздних импульсах значительно расширяет возможный интервал генерации спайков Δt . Это может происходить как за счет увеличения t_{\max} , так и уменьшения t_{\min} .

Эти процессы оказывают большое влияние и на выходную активность нейрона. Так, при условии равенства стимулирующих частот раздражения существует оптимальный сдвиг между началами возбуждений аксодендритного и аксосоматического входов, при котором количество сгенерированных спайков равно количеству импульсов в каждом из пресинаптических входов. При таком сдвиге вся информация, соответствующая интегрированному синаптическому сигналу, передается к следующей нервной клетке в полном объеме.

При других сдвигах происходит начальная потеря информации, так как генерация спайков начинается при поступлении более поздних пар импульсов. При сдвигах же, выходящих за рамки интервала Δt , нейрон

не срабатывает и происходит только подпороговое изменение мембранного потенциала.

Таким образом, и с учетом процессов потенциации общий механизм детектирования сигналов сохраняется.

При стимуляции обоих входов последовательностями импульсов, следующих с различной частотой, представленная нейронная сеть может проявлять функции делителя частоты. При этом, если интервал рассогласования стимуляций по входам $\Delta t_{рас} > \Delta t$, на выходе будут вырабатываться одиночные импульсы, а при условии $\Delta t_{рас} \leq \Delta t$ — пачки (рис. 2, а, б). Случай $\Delta t < \Delta t_{рас} \leq \Delta t$ может дать как одиночную (рис. 2, в), так и пачечную генерацию по два импульса в каждой пачке.

Заметим, что чем больше частота рассогласования, тем больше количество импульсов в пачке, однако при совпадении афферентных частот генерация спайков происходить не будет. Это происходит из-за отсутствия сдвига в процессе интеграции входных сигналов, приводящего с течением времени к такой задержке между определенными параметрами пресинаптических импульсов, которая позволяет интегрированному мембранному потенциалу превысить порог возбуждения нейрона.

С уровнем спайковой активности тесно связана величина латентного периода T_L , которая определяет промежуток времени от начала действия возмущения на афферентные входы нейрона до момента появления первого потенциала действия. Одновременный учет возбуждения и аксосоматического и аксодендритного входов показывает, что длительность латентного периода сильно изменяется под влиянием сдвига τ между началами стимуляций пресинаптических окончаний.

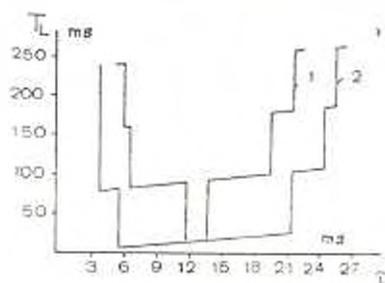


Рис. 3.

Рис. 3. Зависимость латентного периода от сдвига между началами стимуляций пресинаптических входов. T_L — латентный период, τ — сдвиг между началами стимуляций; 1 — отношение ПСП аксодендритного входа к аксосоматическому равно 1,1; 2 — то же самое отношение равно 1,3. (Амплитуда аксосоматического входа постоянна)

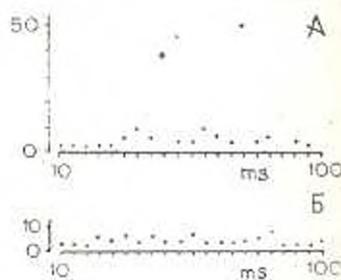


Рис. 4.

Рис. 4. Зависимость порядкового номера импульса в аксосоматической последовательности, который приводит к генерации нейронным первым спайком от интервала стимуляции. А. Возбуждение входов начинается одновременно. Б. Стимуляция аксосоматического входа начинается с задержкой 6 мс.

На рис. 3 иллюстрируется зависимость T_L от τ для двух различных отношений ПСП аксодендритного входа к аксосоматическому при одинаковой частоте стимуляции обоих входов. Резкие изменения в длительности латентного периода соответствуют изменению порядковых

номеров афферентных импульсов, ответственных за генерацию первого спайка, а прямые участки показывают изменения в латентном периоде при сдвигах, находящихся в пределах возможного интервала вызова потенциала действия. Однако надо отметить, что зависимость T от n в последнем случае нелинейна, что обусловлено нелинейностью характеристики ПСП синаптических входов. Это приводит к тому, что при различной силе раздражения пресинаптических окончаний не существует одинаковой величины латентного периода при одном и том же сдвиге между началами стимуляций двух входов. Следовательно, по величине T можно не только идентифицировать сам факт наличия задержки (сдвига) в предъявлении раздражения по аксосоматическому входу относительно аксодендритного, но и определить ее значение.

Указанное явление позволяет нейрону с двумя функционально различными входами выполнять кроме функций детектора совпадения также функции фазового детектора, т. е. однозначно реагировать на сдвиг между началами ритмических возмущений афферентов.

Сложный характер изменения длительности латентного периода, а значит и связанного с ним уровня спайковой активности, наблюдается и при изменении частоты пресинаптической стимуляции по одному входу с сохранением постоянного межимпульсного интервала по другому. Это обусловлено в основном изменением номера импульса в последовательности изменяемой афферентной стимуляции, при котором интеграция определенной пары пресинаптических импульсов достаточна для генерации спайка.

В вычислительном эксперименте изменение частоты нервных импульсов от 10 до 100 имп/сек в логарифмической шкале проводилось на аксосоматическом синапсе, а интервал стимуляции аксодендритного синапса поддерживался постоянным и равным 75 мс (рис. 4). Значительные изменения в порядковом номере импульса аксосоматической последовательности, ответственного за генерацию потенциала действия, наблюдаются в случае одновременного возмущения обоих входов. Они возникают, когда имеет место приближительная кратность аксосоматической частоты стимуляции аксодендритной. Однако при строгом удовлетворении условия

$$\Delta_{ac} = \frac{1}{K} \Delta_{ad} \text{ и } \Delta_{ac} > \Delta_{ac},$$

где Δ_{ac} и Δ_{ad} — соответственно интервалы стимуляций аксосоматического и аксодендритного входов, а $K = 1, 2, \dots$, нейрон будет находиться в подпороговом режиме.

При вышеуказанных параметрах такими «критическими» интервалами являются следующие интервалы стимуляции аксосоматического входа: 25 мс, 50 мс, 75 мс и далее с промежутком 25 мс. Тем не менее факт длительного молчания или срабатывания на некотором импульсе, имеющем большой порядковый номер, позволяет предположить кратность афферентных посылок сигналов.

Если стимуляция аксосоматического входа начинается с некоторой задержкой (рис. 4, б), изменения в порядковом номере импульса, вы-

зывающего спайк, менее значительны ввиду того, что на «критических» частотах существующий сдвиг (в данном случае 6 мс) достаточен для достижения интегрированного мембранного потенциала уровня порога. При других частотах возникает своеобразное движение импульсов одной последовательности относительно другой (см. также рис. 2), поэтому нейрон будет срабатывать на любой частоте из заданного диапазона.

Отметим, что обнаруженные у нейронов с двумя входами возможности определенным образом реагировать на поступающую информацию и детектировать афферентные послылки сигналов принципиально отличаются от ранее описанных [4], где вся ответственность за такое поведение приписывалась некоторой дендритной структуре, а важные процессы динамики синаптической передачи не рассматривались.

Таким образом, проведенные вычислительные эксперименты с нейронными сетями, имеющими динамические синаптические элементы, позволили выявить у нейронов с двумя функционально различными входами способность реализовывать некоторые информационные преобразования, в частности, выполнять определенные функции детекторов и логических преобразователей последовательностей афферентных импульсов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мак-Каллок У., Питте В. В. В сб.: Автоматы. 362—384. М., 1956.
2. Мак-Каллок У. В сб.: Саморганизующиеся системы. 358—380. М., 1964.
3. Мелконян Д. С. Переходные процессы в нейронных системах. Ереван, 1987.
4. Позин Н. В., Любимский Н. А., Левашов О. В., Шареев Г. А., Шмелев Л. А., Яхно В. М. Элементы теории биологических анализаторов. М., 1978.
5. Хондкарян Н. С., Мелконян Д. С. Биолог. ж. Армении, 38, 5, 387—392, 1985.
6. Edwards F. R., Hirst G. D. S., Silinsky E. M. J. Physiol., 259, 3, 617—663, 1976.
7. Lara R., Tapia R., Cervantes F., Moreno A., Trujillo H. Neural. Res., 1, 4, 291—304, 1980.
8. Perkel D. H. Comput. Biomed. Res. 9, 1, 31—43, 1976.
9. Toyama K., Tsukahara N., Kosaka K., Matsuyama K. Exp. Brain Res., 11, 2, 187—198, 1970.

Поступило 8.11.1989 г.

Биолог. ж. Армении, № 1 (12) 1989

УДК 612.825

О РОЛИ ОГРАДЫ МОЗГА В ЛАБИРИНТНОМ ПОВЕДЕНИИ КРЫС

О. А. БОЯХЧИЯН, Н. Р. МАДАТОВА, Ж. С. САРКИСЯН, С. Г. СААКЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереван

В хронических опытах на белых крысах установлено, что после повреждения ограды мозга в многоходовом лабиринте у белых крыс выдает ранее выработанный навык, и для его восстановления требуется дополнительная тренировка. Восстановленные рефлексы совершаются с большей латенцией, чем до операции. У предварительно оперированных крыс замедляется скорость выработки условных рефлексов.

երանի փորձերում սպիտակ առնետների մոտ պարզվել է, որ պատենցի վեաու-
միջ հետո, բազմաբարձ լարիբիբիտում առնետների մոտ վերանում են նախորդ
մշակված ռեֆլեքսները և նրանց վերականգնման համար պահանջվում է լրա-
ցուիչ մարզում: Վերականգնված ռեֆլեքսներն իրականացվում են ավելի մեծ
զաղտնի շրջանով, քան մինչև վիրահատումը: Նախորդ վեաուված առնետների
մոտ դանդաղում է պայմանական ռեֆլեքսների մշակումը:

In chronic experiments on white rats it has been established that after the destruction of claustrum in multimotion maze of rats falls out the earlier worked out habit and its re-establishment needs additional training. The re-established reflexes are accomplished with greater latency period than before operation. The rate of training of conditioned reflexes decreases in additionally operated rats.

Ограда мозга—«открытое поле»—лабиринт.

Данные о функциональном значении ограды ограничены, к тому же они носят противоречивый характер [2, 4, 6]. Спорным является также вопрос о принадлежности ограды к нео- или палеокортексу и базальным ядрам [9, 16]. Более того, существует мнение, что не у всех млекопитающих ограду можно рассматривать как самостоятельную структуру [11, 12]. Однако если вопрос о функции ограды является малоизученной областью физиологии, то литературных данных о морфофункциональных связях этой структуры достаточно много, и часть их получена на крысах [8, 12, 13]. Это дает основание считать, что у этих животных ограда функционирует как самостоятельная структура.

В настоящей работе представлены результаты изучения поведения крыс в многоходовом лабиринте с водным подкреплением до и после повреждения ограды.

Материал и методика. Опыты проводили на 26 нелинейных белых крысах-самцах массой 180—250 г. Все подопытные животные были разделены на две группы. Вначале определяли двигательную активность и эмоциональное состояние каждой крысы, затем начинали опыты с обучением лабиринтной навыву. В первой группе было использовано 18 крыс.

Лабиринт представлял собой камеру с шестью коридорами. В конце первого коридора была смонтирована поилка. На первом этапе крысу обучали пить воду из поилки. Затем ее помещали в первый коридор и обучали доходить до поилки для получения воды.

Опыты проводили до достижения принятого нами критерия (5 безошибочных побегов в течение одного опыта). После этого крысу помещали во второй коридор и обучали до достижения принятого критерия. Таким же образом проводили обучение во всех остальных коридорах. Когда первая группа крыс научилась безошибочно пробегать из шестого коридора до поилки за минимальное время, производилось электрическое разрушение ограды с двух сторон по стереотаксическим координатам атласа мозга крысы [14] током 2—2,5 мА в течение 20 с.

Крыс второй группы обучали навыву побегки после операции.

Проводили также контрольные опыты с ложноперированными крысами, у которых после вскрытия черепа и введения в ограду электродов коагуляцию не производили.

Двигательную активность у всех животных изучали в «открытом поле», представляющем собой квадратный ящик размером 60×60 см, с полом, состоящим из 16 квадратов. Крысу помещали в один из углов поля, после чего в течение двух минут определяли число квадратов, которое пересекало животное. Подсчитывали также количество стоков, совершаемых крысой, побегов в центр «открытого поля» и количество болюсов.

Все подопытные животные получали воду только в экспериментальной камере во время опыта, вне камеры они получали только сухую пищу.

Эксперименты проводили в одно и то же время суток.

По завершении опытов животных забивали, извлеченный мозг после фиксации в 10%-ном формалине подвергали гистологическому анализу для определения точности и степени повреждения.

Данные обрабатывали статистически. Достоверность разницы указанных величин определяли по критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение. Поскольку из первого коридора интактные животные сразу подходили к поилке, мы начинали отсчитывать время побежки из второго коридора. Почти у всех крыс латентный период во втором коридоре несколько увеличивался, а с третьего по шестой коридор наблюдалось уменьшение времени побежки к поилке, несмотря на увеличение расстояния.

Как показали результаты опытов, билатеральное разрушение орбиты у крыс сопровождается расстройством движений (застывание на месте с широко расставленными передними лапами, иногда вращательные движения), ориентировочной и безусловной пищевой реакции (пищу и воду брали в ограниченном количестве).

Животные контрольной группы (ложнооперированные) почти не отличались от интактных ни по интенсивности двигательной активности, ни по выраженности реакции страха.

Через 6—7 дней после операции почти все вышеописанные сдвиги в поведении сглаживались.

У оперированных животных проверяли количество выпитой воды, и когда оно достигало дооперационного уровня, возобновляли опыты с условными рефлексам.

Поведение крыс в лабиринте после операции значительно отличалось от дооперационного. Животные совершали зенитсообразные движения по коридорам. Часто доходили до первого коридора, но, не подходя к поилке, возвращались назад, затем снова совершали пробежки по коридорам. В первые дни после операции, когда проверялась сохранность условных рефлексов, почти у всех животных наблюдалось их непостоянство, и только после дополнительной тренировки восстанавливался стабильный фон условной реакции. При этом оказалось, что время пробежки из 6 коридора к поилке по сравнению с дооперационным периодом увеличилось с $21 \pm 3,4$ до $76,5 \pm 10,5$ с.

Более существенные изменения наблюдались у предварительно оперированных крыс. Изучение поведения крыс методом «открытого поля» обнаружило выраженные сдвиги в эмоциональной сфере крыс в течение 6—7 дней после операции. Они проявлялись в уменьшении спонтанной двигательной активности (числа вертикальных скачков и пересеченных квадратов за 2 мин) и угнетении реакции страха, на что указывает увеличение числа пробежек в центр «открытого поля» и уменьшение количества болюсов (табл.).

Как уже было сказано, крысы обучались последовательно по всех шести коридорах лабиринта. При сравнении количества проб для достижения критерия обученности у интактных и оперированных крыс оказалось, что у последних оно значительно больше. Причем у ин-

Поведение в «открытом поле» интактных и оперированных крыс

Количество за 2 мин	Интактные	Предварительно оперированные		Ложнооперированные	
		3 день	7 день	3 день	7 день
Пересеченных квадратов	24.5±3.2	7.8±0.5	23.1±3.5	23.4±3.1	23.9±26.9
Вертикальных слоев	9.3±2.8	3.1±0.6	8.4±2.2	4.5±1.8	10.6±1.8
Побежек в центр	3.3±1.5	6.9±1.7	4.0±0.7	3.4±1.1	3.4±1.3
Болюсов	8.1±1.2	1.9±2.1	7.8±1.5	7.3±0.9	8.2±2.1

интактных крыс наблюдалась тенденция к уменьшению количества проб начиная с третьего коридора, а у предварительно оперированных она отсутствовала.

Скорость побежки у предварительно оперированных крыс также претерпевала значительные изменения. Если интактные животные совершали побежки в каждом последующем коридоре с меньшей скоростью, чем в предыдущем, то у оперированных животных этого не наблюдалось. Средняя величина скорости побежки из шестого коридора у них составляла 52.5 ± 8.9 с, тогда как у интактных — 21.4 ± 3.4 с.

Опыты с ложнооперированными крысами показали, что они не отличаются от интактных крыс по показателям условнорефлекторной деятельности.

С целью исключения мотивационного фактора в указанных нарушениях мы подсчитывали количество потребляемой воды в течение каждого опыта у интактных и оперированных крыс. Однако достоверной разницы не обнаружили.

Анализ полученных результатов показал, что билатеральное разрушение ограда у крыс приводит к изменениям общей двигательной активности, пищевой мотивации, эмоциональной реакции и к нарушениям условнорефлекторной деятельности.

Изменения пищевого и питьевого поведения, по нашим данным и результатам экспериментов других авторов [2, 4], кратковременны и наблюдаются только в течение 6—7 дней.

Нарушения в условнорефлекторной деятельности в наших опытах выражались в замедлении скорости побежки в лабиринте и увеличении количества проб, необходимых для достижения критерия обучения. Первое можно объяснить многочисленными нецелесообразными движениями, совершаемыми оперированными животными в лабиринте, тогда как интактные обученные крысы для получения подкрепления, правильно оценивая обстановку, прямо направлялись к поилке. Мы допускаем, что у оперированных крыс нарушается восприятие пространственной информации. Это подтверждается мнением [12], согласно которому ограда имеет отношение и к ориентировочной реакции.

Как было отмечено выше, у предварительно оперированных крыс наблюдалось увеличение количества проб в процессе обучения навыку и замедление скорости побежки по сравнению с таковыми интактных животных. При этом отсутствовала тенденция к уменьшению этих показателей от опыта к опыту в каждом последующем коридоре. Следо-

вательно, процессе обучения в одном коридоре не облегчал задачу в следующем, т. е. крысы с повреждением ограда были не в состоянии использовать «опыт», приобретенный на предыдущих этапах обучения.

Таким образом, сопоставляя литературные данные о наличии афферентных и эфферентных связей, а также о полисенсорности ограды [3, 7, 12] и анализируя результаты, полученные нами, мы вправе предположить, что ограда у крыс является полифункциональной структурой и занимает значительное место в процессах программирования будущего целенаправленного поведения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Поведение и базальные ганглии. 96, Ереван, 1982.
2. Вакслюк Н. И. Успехи физиологических наук, 10, 4, 116—137, 1979.
3. Желти Н. А., Тимченко А. С. Сообщ. АН СССР, 69, 437—440, 1973.
4. Калашникова Н. С. Журн. высш. нервн. деят., 22, 1, 76—81, 1972.
5. Коваль И. П., Саркисов Г. Т. Биолог. ж. Армении, 32, 2, 180, 1978.
6. Мовчан Н. П. В кн.: Базальные ганглии и поведение. Л., 1972.
7. Савенко Л. Д. Автореф. канд. дисс., Ворошиловград, 1973.
8. Сотниченко Т. С. Автореф. докт. дисс., 1974.
9. Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия головного мозга млекопитающих. 1—150, М., 1949.
10. Carey Russel A., Neal Teresa L. Brain Res., 329, 1985.
11. Carrey I. N. Anat. Rec., 157, 2, 225, 1967.
12. Divac L., Diemer N. H. Comp. Neurol, 190, 11—13, 1980.
13. De Groot I. The rat forebrain in stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.
14. Gabor A. I., Peete T. Alterations of behavior following stimulation the claustrum of the cat. EEG Clin. Neurophysiol, 17, 5, 513—519, 1964.
15. Mamos Lidia. Folia morphol, 43, 2, 73—78, 1984.

Поступило 22.III 1988 г.

Биолог. ж. Армении, № 4.(42).1989

УДК 612.53.58

ВЛИЯНИЕ ГИСТАМИНА НА ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ГОМЕОСТАЗ ОРГАНИЗМА ПРИ РАЗНОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Р. А. АРУТЮНЯН, Л. А. СААКОВА, Д. С. САРКИСЯН, Дж. К. ХАЧАТРЯН

Институт физиологии АН АрмССР, Ереван

Установлено, что в условиях низких температур окружающей среды внутривенное введение гистамина дигидрохлорида вызывает гипотермический эффект, в условиях высоких температур это: нейромедиатор вызывает гипертермический эффект.

Երկարացված է, որ շրջապատից ջածր ջերմության պայմաններում Ֆրոստինի հիդրոքլորիդի ներերակային ներարկումը նարուցում է հիպոթերմիա, իսկ միջա-
կային բարձր ջերմության պայմաններում ներրոնեդրատորը նարուցում է հի-
պերթերմիա:

It is established that at low environmental temperatures intravenous injections of histamine dihydrochloride cause the hypothermical effect, at high environmental temperatures neuromediator causes the hyperthermical effect.

Гипотермия—гипертермия—гомеостаз—гистамин.

Среди нейромедиаторов важное место занимает гистамин, обнаруженный в большом количестве в гипоталамусе, что указывает на его возможную медиаторную роль в центре терморегуляции. Показано [8], что микроинъекция гистамина в гипоталамус или в третий желудочек мозга угнетает дрожь и снижает температуру тела в пределах 1° .

Введение гистамина в желудочки мозга крыс в дозе 30 мкг в термонеutralных условиях приводит к снижению ректальной температуры с $37,3 \pm 0,02$ до $36,4 \pm 0,11^{\circ}$ [2].

Фабини и Шебехели [6] установили, что если в условиях температуры среды 30° подкожное введение гистамина повышает потребление кислорода и температуру прямой кишки соответственно с $20,5 \pm 1,96$ до $34,9 \pm 2,13 \text{ мл/10 мин}$ и с $38,2 - 0,32$ до $39,8 \pm 0,30^{\circ}$, то при температуре среды 20° оно повышает температуру тела на $1,4^{\circ}$ при неизменном потреблении кислорода.

Данные других авторов [5] показали, что терморегуляторный эффект гистамина зависит не только от температуры окружающей среды, но и от химической структуры самого гистамина. Так введение в желудочки мозга кошек 2-метил-гистамина в дозе $50-200 \text{ мкг}$ вызывает гипотермический эффект, введение 4-метил-гистамина приводит к гипертермии, а 3-метил-гистамин не оказывает влияния на температурный гомеостаз организма. Кроме того, показано, что введение гистамина в желудочки мозга кошек в условиях температуры среды 22° вызывал гипотермию, а при температуре среды 4° —гипертермию.

Ломах и Грин [9] указывают, что введение гистамина на фоне высокой температуры тела приводит к еще большему ее нарастанию, а в условиях низкой температуры тела—к понижению. Установлено также [3], что гистамин, введенный в желудочки мозга, стимулирует как механизмы теплопродукции, так и теплоотдачи.

Нами [1] показано, что терморегуляторный эффект гистамина зависит от путей его введения в организм. Внутривенное введение гистамина в пределах термонеutralной зоны окружающей среды вызывает гипертермический эффект, а при введении гистамина в терморегуляционные центры гипоталамуса наблюдается гипотермический эффект. При введении его в передний гипоталамус этот эффект проявляется в 2 раза сильнее, чем при инъекции в задний гипоталамус.

Таким образом, участие гистамина в регуляции температурного гомеостаза организма не вызывает сомнений. Однако полученные данные неоднородны, а иногда и противоречивы. Это следует, видимо, объяснить, во-первых, тем, что выводы о терморегуляционной роли медиаторов делались лишь на основании результатов острых опытов; во-вторых, применением неодинаковых доз и методов исследования температурного гомеостаза организма.

Цель нашей работы заключалась в изучении особенностей системного влияния гистамина дигидрохлорида на температурный гомеостаз

организма при различных температурах среды. Изучение этого волноса представляет не только теоретический интерес, но имеет и практическое значение, поскольку спектр действия гистамина весьма широк и он обладает выраженным фармакологическим и токсическим эффектами. Присутствие его в количествах, превышающих «физиологические» нормы, нередко вызывает нарушение нормальной жизнедеятельности организма, возникновение патологических явлений и расстройство функций.

Материал и методика. Методом многочасовой высокочувствительной термометрии у неанаркотизированного кролика определяли влияние внутривенного введения гистамина дигидрохлорида на динамику изменения температуры «ядра» организма в области ободочной кишки и «оболочки» организма в области центральной артерии ушных раковин.

Регистрацию температуры ободочной кишки и кожи ушных раковин проводили с помощью термомпар, изготовленных из медной и константановой проволоки диаметром 0,1 мм и 12-канальным самопишущим потенциометром типа ЭПП-09-МЗ. Последний подключен к выходу фотоэлектрического усилителя типа Ф-116/2 с чувствительностью измерения температуры 0,02° для «ядра» организма и 0,1° для его «оболочки».

Поставлены две серии опытов. В первой серии изучали внутривенное влияние гистамина на температурный гомеостаз организма при температуре среды 9,0°, а второй— при температуре среды 21°.

Схема ведения опыта была следующей: кроликов заранее приучали к обстановке опытной камеры, затем во время каждого опыта в течение 30—40 мин регистрировали нормальный фон температурных изменений в «ядре» и «оболочке» организма, после чего внутривенно вводили гистамин дигидрохлорид в дозе 233 мкг/кг в объеме 0,18 мл/кг. Во второй части опыта в течение двух часов вели непрерывную регистрацию температуры ободочной кишки и центральной артерии ушных раковин. На 11 кроликах поставлен 331 опыт из коих 12—в первой, 15—во второй серии. Общим контролем служили четыре опыта, во время которых в течение двух часов регистрировали температуру исследуемых точек организма без введения гистамина дигидрохлорида.

Результаты и обсуждение. Опыты первой серии показали, что в условиях низкой температуры окружающей среды внутривенное введение гистамина дигидрохлорида через 30 мин вызывает поверхностный гипотермический эффект и снижение температуры организма. Температура «ядра» организма снижалась в среднем на 0,6°, максимум—на 1,5° (табл.). Из рисунка видно, что гипотермическое состояние орга-

Динамика температуры «ядра» и «оболочки» организма при разных температурах окружающей среды после внутривенного введения гистамина дигидрохлорида

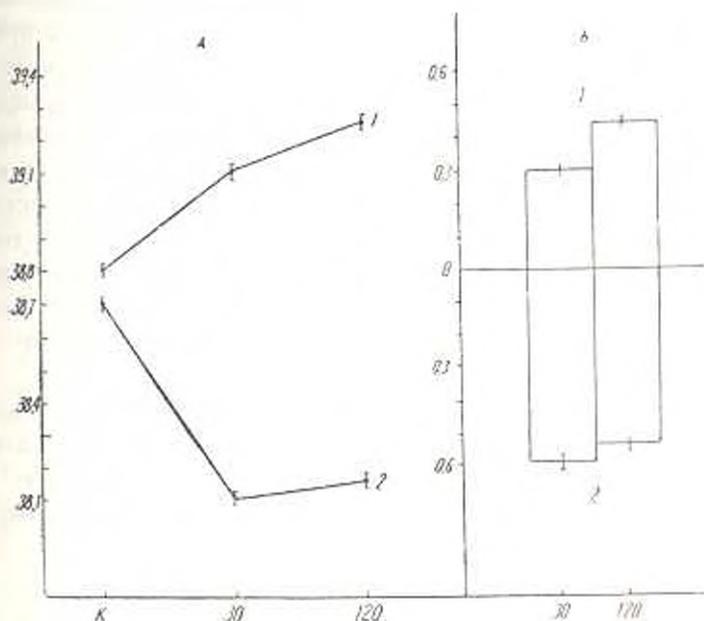
Показатели	Температура камеры 9,0°			Температура камеры 21°		
	время опыта, мин			время опыта, мин		
	К	30	120	К	30	120
Температура ободочной кишки	38,7± 0,12	36,1± 0,16*	38,16± 0,17	38,8± 0,17	39,1± 0,16	39,25± 0,11*
Температура сосудов ушных раковин	16,6± 0,95	15,8± 0,71	15,8± 0,71	28,4± 1,0	27,7± 1,0	28,1± 1,27

* По сравнению с контролем $P < 0,02$

низма длится в течение двух часов и нормотермия организма за это время не восстанавливается. Температура «оболочки» организма при этом снижается в среднем на $0,8^{\circ}$, максимум—на 5° .

В условиях высокой температуры среды внутривенное введение гистамина дигидрохлорида вызывает гипертермический эффект: температура «ядра» организма в течение двух часов достоверно ($P < 0,02$) повышалась в среднем на $0,45^{\circ}$, максимум—на 1° .

Что касается изменения температуры «оболочки» организма в этих условиях, то она в первые 30 мин снижалась на $0,7^{\circ}$, а в дальнейшем, хотя и повышалась, но в течение двух часов исходной не достигала.



Динамика (А) и ΔT (Б) температуры ободочной кишки при температуре среды 9° и 27° после внутривенного введения гистамина. По оси абсцисс—контроль (К) и время опыта в минутах; по оси ординат—динамика и уровень изменения температуры ободочной кишки при высокой (1) и низкой (2) температуре окружающей среды

Дополнительные эксперименты контрольного характера в температуре «ядра» и «оболочки» организма особых изменений не выявили.

Известно [4], что гистамин дигидрохлорид является медиатором парасимпатического действия и, согласно предположениям [3], оказывает возбуждающее действие, с одной стороны, на пути между периферическими тепловыми рецепторами и эффекторами теплоотдачи, а с другой—между периферическими холодowymi рецепторами и эффекторами теплопродукции. Кроме того, установлено, что снижение симпатической активности крови зависит либо от уменьшения количества симпатомиметических веществ, либо от нарастания уровня парасимпатических. Исходя из сказанного, следует предположить, что гипотермический эффект гистамина дигидрохлорида в условиях низкой темпе-

ратуры среды обусловлен снижением функции симпатической нервной системы и достоверным уменьшением теплообразования в эффекторах термогенеза организма. Механизм теплоотдачи при этом не изменяется.

В нормальных условиях жизнедеятельности организма повышение уровня биологически активных веществ одного ряда по закону обратной связи уравнивается сдвигами в содержании веществ противоположного ряда. Следовательно, надо предполагать, что повышение в крови концентрации гистамина дигидрохлорида как медиатора парасимпатического действия приводит к увеличению катехоламинов (которое, видимо, потенцируется еще и высокой температурой среды), что активирует функцию симпатической нервной системы, усиливает теплообразовательные процессы в органах термогенеза и снижает теплоотдачу, тем самым вызывая гипертермический эффект. Так как при внутривенном введении гистамина в высокой дозе он проникает через гематоэнцефалический барьер и может действовать на H_1 - и H_2 -гистаминчувствительные структуры терморегуляторных центров гипоталамуса, следует предположить и другое: в условиях низких температур среды гистамин дигидрохлорид возбуждает гипоталамические H_1 -гистаминовые рецепторы и вызывает гипотермию, а в условиях высоких температур среды он возбуждает H_2 -рецепторы и вызывает гипертермию. Такое предположение согласуется с литературными данными [6, 7], указывающими на гипотермическую роль H_1 - и гипертермическую— H_2 -гистаминовых рецепторов.

Таким образом, можно заключить, что терморегуляторный эффект гистамина дигидрохлорида зависит от температуры окружающей среды. В условиях низких температур среды его внутривенное введение вызывает гипотермический, а при высокой температуре—гипертермический эффект.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян Р. А. ДАН АрмССР, 85, 4, 1987.
2. Бабя Н. С., Коротков С. В. и др. В кн.: Физиология и фармакология терморегуляции. 48—60, Минск, 1978.
3. Блай Дж. Физиол. ж. СССР, 67, 7, 1068—1078, 1981.
4. Вайсфельд И. Л., Кассиль Г. Н. Гистамин в биохимии и физиологии. 277. М., 1981.
5. Clark W. G., Cumby H. R. J. Physiol., 261, 1, 235—253, 1976.
6. Fabini Srebenety M., Srebenety I. Acta Physiol. Scand., 1, 1—9, 1952.
7. Finch L., Hicks P. E. Neuropharmacology, 16, 3, 211, 1977.
8. Hiltso H. C. et al. Acta universitet ouluensis S. Biologica, 15, 39, 1981.
9. Lowax P., Green M. Histamin and temperature regulation. In temperature regulation and drug action. Proc. Symp., 85—94, Paris, 1974.

Поступило 27.VI 1988 г.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИЧИНОК
КРОВОСУЩЕЙ МОШКИ
TETISIMULIUM CONDICI (VAR.) (DIPTERA, SIMULIIDAE)

Э. А. КАЧВОРЯН, Г. А. ТОНОЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереванский государственный университет,
кафедра высшей математики математического факультета

Измерены 11 количественных признаков у личинки двух популяций кровососущей мошки *Tetisimulium condici* (Var.) и вычислены значения 4 специальных признаков—индексов, которые затем были использованы для анализа популяционных различий статистическими методами. Выделены наиболее информативные индексы для различения популяций. Введенный обобщенный индекс выявил еще более существенные различия. Показано, что темпы кариотипической и морфологической дивергенции у *Tetisimulium condici* (Var.) на личиночной стадии совпадают.

Измерили 11 քանակական նշաններ *Tetisimulium condici* (Var.) երկու պոպուլյացիաների միջպոպուլյացիոն տարբերությունները: Կատարված են 11 քանակական նշանների չափումներ և հաշված են 4 հատուկ հատկանիշ-ինդեքսներ, որոնք այնուհետ օգտագործվել են պոպուլյացիոն տարբերության վիճակագրական մեթոդների վերլուծության համար: Առանձնացված են պոպուլյացիաների տարբերության համար ամենաինֆորմատիվ ինդեքսները: Ներմտված ընդհանրացված ինդեքսը վեր (հանել առավել հսկան տարբերությունները: Պարզվել է, որ կարիոտիպիկ և մորֆոլոգիական զիվերդնցիայի տեմպերը *Tetisimulium condici* Var.-ի մոտ թրթուրային ստադիայում համընկնում են:

The interpopulation differences of blackfly *Tetisimulium condici* (Var.) two populations are investigated. Eleven quantitative characters have been measured and values of four special character—indices have been computed, which are further used in the population difference analysis by statistical techniques. Maximum informative characters enabling the distinguishment of significant differences of populations are derived. The integrated averaged index has indicated more significant divergences. It has been shown that the tempo of cariotypical and morphological divergence in *Tetisimulium condici* (Var.) in the larvae stage coincide.

Мошки *Tetisimulium condici* (Var.)—фенотипическая изменчивость—генетическая структура—количественный признак—показатель сходства.

Предметом данного исследования является полиморфный вид—кровососущая мошка *Tetisimulium condici* (Var.) [2, 7].

Проведенное ранее цитогенетическое изучение четырех популяций этого вида [6, 7] выявило четкую дивергенцию в их генотипической структуре. Популяции различались наличием или отсутствием В-хромосом в кариофонде, либо различной функциональной активностью хромосом, которая связана с состоянием ядрышкового организатора и пуффов [6, 7]. На основании полученных данных было сделано предположение, что характер функционирования ядрышкового организатора, влияющего на активность разных участков хромосом, является одним из факторов дивергенции популяций у мошек.

В настоящей работе генетическая структура популяций личинок кровососущей мошки *Tetisimulium condici* (Var.) исследована путем ана-

лиза фенотипической изменчивости. С этой целью были изучены количественные признаки двух популяций.

Для решения поставленных задач были использованы математический подход к изучению популяционной изменчивости, предложенный Животовским [3—5], а также другие способы установления степени сходства двух таксономических единиц [1], что, на наш взгляд, дало возможность более точно оценить генетическую структуру изученных популяций.

Материал и методика. Материалом служили личинки мошки *T. cordici*, собранные в Иджеванском районе близ села Гетаовит. Собраны две выборки из популяций, биотопы которых расположены в 7 км друг от друга.

В ранее опубликованной работе [7] эти популяции были пронумерованы как популяции № 1 и № 2.

Исследованы 11 морфологических количественных признаков личинки VI стадии у воды, а № 2—в узком ручье (80—150 см) с медленным течением. Популяция № 1 собрана 14.07.86, а № 2—09.08.86.

Популяция № 1 разливается в ручье шириной от 1 до 4 м с быстрым течением. 21 особи из каждой популяции и проведены их линейные измерения.

Абсолютные значения количественных признаков оказались более изменчивыми, нежели их отношения для каждой особи. Поэтому нами составлены и изучены дифференциальные отношения (или индексы) коррелированных признаков для каждой особи.

В результате получена 21 варианта для каждого индекса в обеих популяциях. Полученный вариационный ряд был разделен на классы. В табл. 1 приведены назва-

Таблица 1. Максимальные и минимальные значения количественных признаков личинки *Tetstoa tenu cordici* (Bar.) из двух популяций (в мкм, по результатам измерения 21 особи из каждой популяции)

Название признаков	популяция № 1		Популяция № 2	
	минимум	максимум	минимум	максимум
1 Наибольшая ширина лобного склерита	425,00	150,00	150,00	362,2
2 Диаметр окружности грудной присоски	10,00	150,00	112,5	175,0
3 Наибольшая длина ствола большого востра	212,0	305,00	250,00	312,5
4 Наибольшая ширина заднего края губной сумки	187,50	325,00	218,75	325,00
5 Расстояние от переднего конца срединного субия до заднего края субментума	137,5	175,00	150,00	187,5
6 Расстояние от заднего края субментума до переднего края центрального выреза	62,5	137,5	43,75	118,75
7 Глубина центрального выреза	187,5	237,5	187,50	287,5
8 Расстояние между склеротизированными утолщениями заднего края центрального выреза	150,00	237,5	175,0	275,0
9 Наибольшая длина щупика максиллы	112,5	175,00	112,5	150,0
10 Ширина основания щупика максиллы	62,5	115,00	62,5	112,5
11 Диаметр окружности заднего прикрепительного органа	262,5	12	137,5	362,5

ния признаков и их максимальные и минимальные значения. Поскольку варианты индексов были составлены для каждой особи, то каждая варианта отражает изменчивость составляющих его признаков для данной конкретной особи, причем изменчивость индексов меньше, чем таковая составляющих его признаков. В связи с этим минимальные и максимальные значения этих вариантов (табл. 2) несколько отличаются от значений индексов, которые можно получить, используя минимальные и максимальные значения признаков, представленных в табл. 1.

Все измерения проведены с помощью микроскопа МБИ-11 при увеличении об. 10X ок. 7.

В работе используются четыре дифференциальных отношения (индекса). В таблицах они обозначены как индексы 1, 2, 3, 4.

Индекс 1—отношение наибольшей ширины лобного склерита к наибольшей ширине заднего края субментума и полученного частного к расстоянию между склеротизированными утолщениями заднего края вентрального выреза.

Индекс 2—отношение расстояния от переднего конца срединного зуба до заднего края субментума к расстоянию от заднего края субментума до переднего края вентрального выреза и полученного частного к глубине вентрального выреза.

Индекс 3—отношение наибольшей длины стила большого верса к наибольшей длине щупика максиллы и частного к ширине основания щупика максиллы.

Индекс 4—отношение диаметра окружности грудной присоски к диаметру окружности заднего прикрепительного органа.

Результаты и обсуждение. Действие любого фактора на организм проявляется не на отдельном признаке, а на их комплексе. Поэтому в данной работе использованы дифференциальные отношения признаков.

В табл. 2 приведены минимальные и максимальные значения дифференциальных отношений изученных признаков для обеих популяций.

Таблица 2. Максимальные и минимальные значения дифференциальных отношений (индексов) 11 признаков личинки в изученных популяциях

Номер индекса	Популяция № 1		Популяция № 2	
	минимум	максимум	мин. му	максимум
1	0,093	0,211	0,072	0,188
2	0,061	0,133	0,070	0,176
3	0,131	0,400	0,122	0,444
4	0,209	0,428	0,155	0,368

Для количественных оценок показателей сходства и различия структуры популяций использован метод [3—5], который при популяционном анализе основывается на частоте «морф». Как известно, исследование популяций большей частью связано с анализом полиморфизма (т. е. с изучением особей с несколькими вариантами признаков). Эти варианты исследователями названы «морфами»; под ними понимаются аллели, генотипы, фенотипы, градации количественных признаков.

В данной работе морфы суть фенотипы или градации количественных признаков.

Показатель сходства (K) популяций вычисляется по формуле:

$$K = (p_{11}p_{12} \dots p_{1k})^{1/k} + \dots + (p_{m1}p_{m2} \dots p_{mk})^{1/k},$$

где p_{ij} —частота i -ой морфы в j -ой популяции; m —общее количество морф.

Для двух сравниваемых популяций эта формула приобретает следующий вид:

$$r = (p_1 q_1)^{1/2} + \dots + (p_m q_m)^{1/2} \quad (\text{если } k=2, \text{ то } R=r),$$

где $p_1, p_2, \dots, p_m, q_1, q_2, \dots, q_m$ — частоты морф в 1-й и 2-й популяциях соответственно, притом $\sum_{i=1}^m p_i = \sum_{i=1}^m q_i = 1$ ($p_i > 0, q_i > 0, i = \overline{1, m}$).

В данной работе выделение морф проводилось на основе анализа значений индексов. Для градации числовых значений количественных признаков было использовано правило Старджеса: $K=1 + [3,3 \lg n]$, где K — число классов, n — число вариантов в выборке. Примерная величина интервала λ определялась по формуле:

$$\lambda = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{K},$$

где X_{\max} и X_{\min} — максимальное и минимальное значения признака. Обе популяции по частотам морф были разделены на 6 классов. Полученные частоты фенотипов по четырем признакам-индексам в анализируемых популяциях представлены в табл. 3.

Таблица 3. Частота фенотипов в выборках из двух изученных популяций *Tetisimulium conditae* (Fair)

Признаки, № индекса	Частота морф											
	Популяция № 1						Популяция № 2					
	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	Q_1	Q_2	Q_3	Q_4	Q_5	Q_6
1	0,42	0,24	0,1	0,1	0,09	0,05	0,14	0,19	0,48	0,09	0,05	0,15
2	0,19	0,29	0,11	0,24	0,05	0,09	0,19	0,38	0,19	0,14	0,05	0,05
3	0,14	0,24	0,29	0,19	0,09	0,05	0,28	0,14	0,19	0,14	0,19	0,06
4	0,14	0,28	0,09	0,29	0,1	0,1	0,09	0,24	0,24	0,19	0,14	0,1

На основе этих данных были вычислены показатели сходства и их выборочные ошибки для четырех изученных признаков-индексов, а также среднее сходство по совокупности признаков \bar{R} и ее ошибку $S_{\bar{R}}$, которые вычисляются по формулам:

$$\bar{R} = \frac{R_1 + \dots + R_k}{n}, \quad S_{\bar{R}} = \sqrt{\frac{1 - \bar{R}^2}{kN}}, \quad \text{где } \bar{N} = \frac{k}{\frac{1}{N_1} + \dots + \frac{1}{N_k}},$$

Так как в сравниваемых популяциях все морфы общие, то ошибку $S_{\bar{R}}$ определяли по формуле:

$$S_{\bar{R}} = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{N_1 - N_2}{N_1 N_2} + r^2},$$

где N_1 — объем выборки 1-й популяции, а N_2 — объем выборки 2-й популяции.

Популяции сравнивали по критерию идентичности [35]. Критерий идентичности I определяли по формуле

$$I = \frac{8 N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - r).$$

В табл. 4 представлены показатели сходства между изученными популяциями по 4 признакам (r), среднее сходство (\bar{R}) по совокупности признаков и значения критерия идентичности (I).

Таблица 4. Показатели сходства (r , R) и критерии идентичности (I) для популяций № 1 и № 2

Параметры	Количественные оценки параметров	Параметры	Количественные оценки параметров
$r_1 \pm S_{r_1}$	0.85 ± 0.059	I_1	2.60
$r_2 \pm S_{r_2}$	0.95 ± 0.0345	I_2	4.20
$r_3 \pm S_{r_3}$	0.94 ± 0.0375	I_3	3.36
$r_4 \pm S_{r_4}$	0.85 ± 0.0595	I_4	12.60
$\bar{R} \pm S_{\bar{R}}$	0.89 ± 0.0480	I	32.76

При нулевой гипотезе, как известно, величина I распределена как χ^2 с $(m-1)$ степенями свободы. Если же между выборками есть различия на некотором уровне значимости, то I превышает табличное значение χ^2 с этим уровнем значимости.

Так как для изученных популяций $m=6$, то число степеней свободы равно 5. Соответствующее табличное значение χ^2 для уровня значимости 0,05 равно 11,1, а для 0,01—15,1. Анализируя значения критерия идентичности по отдельным признакам-индексам, мы видим (табл. 4), что I_2 и I_3 значительно меньше табличного значения χ^2 при обоих уровнях значимости, т. е. они не показывают различий между популяциями.

I_1 и I_4 несколько больше χ^2 , что указывает на различие. Однако критерий идентичности по отдельным признакам не дает целостной картины популяционной структуры. Поэтому нами был вычислен средний критерий идентичности \bar{I} , охватывающий весь комплекс изученных признаков. Число степеней свободы в данном случае вычисляется по формуле: $m = m_1 + m_2 + \dots + m_n - n$. Таким образом, число степеней свободы при анализе критерия идентичности для \bar{R} равно 3. Соответствующее табличное значение χ^2 для уровня значимости 0,05 равно 7,81, а для 0,01—11,3.

Из табл. 4 видно, что значение критерия идентичности для комплексного показателя \bar{R} значительно превышает табличное значение χ^2 как с уровнем значимости 0,05, так и 0,01. Таким образом, показатель \bar{R} указывает на значительные различия между популяциями. Далее, выборочные ошибки S_{r_1} , S_{r_2} , S_{r_3} , S_{r_4} меньше, чем $1-r$, причем S_{r_1} и S_{r_3} отличаются от $(1-r)$ больше, чем S_{r_2} и S_{r_4} . Выборочная ошибка $S_{\bar{R}}$ значительно меньше $(1-r)$ по сравнению с другими упомянутыми выше ошибками. Эти факты подтверждают отличие r_1 , r_2 , r_3 , r_4 от 1; \bar{R} отличается от 1 еще более существенно.

Таким образом, значения выборочной ошибки S_{μ} и критерия идентичности показывают, что популяции различаются по комплексу признаков в большей степени, чем по отдельно взятым признакам. Кроме того, показано, что признаки, составляющие отношения в индексах 1 и 4, более стабильны и обладают большей диагностической значимостью, чем признаки в индексах 2 и 3, которые дают меньше различий между популяциями.

В популяционных исследованиях нередко возникают вопросы о диапазоне и характере изменчивости данной группы особей по полиморфным признакам (или по видовому составу). Для количественной оценки разнообразия в разных ситуациях используют разные количественные меры.

Для изучения характера внутривидового разнообразия в популяциях № 1 и № 2 нами был использован показатель, который имеет некоторые «вычислительные» преимущества по сравнению с другими [4]; особенно явным преимущество показателя становится в тех случаях, когда от популяции к популяции более вариабельны редкие аллели или фенотипы.

Этот показатель внутривидового разнообразия, называемый средним числом морф в популяции, вычислялся по формуле:

$$\mu = (p_1^2 + \dots + p_m^2)^{-1}$$

В данной работе использовался еще один показатель — доля редких морф (h):

$$h = 1 - \frac{\mu}{m}$$

Статистические ошибки этих показателей S_{μ} и S_h вычисляются по формулам:

$$S_{\mu} = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}; S_h = \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}} \quad \text{где } N \text{ — объем выборки, } (\mu < m).$$

Однако эти формулы даны для одного признака, а в данной работе используется не один, а несколько признаков, так как для целостного представления о внутривидовом разнообразии необходимо использование именно комплекса признаков. Поэтому среднее число фенотипов ($\bar{\mu}$) по совокупности признаков и его ошибка ($S_{\bar{\mu}}$) вычислялись нами по формулам:

$$\bar{\mu} = \frac{1}{k} (\mu_1 + \dots + \mu_k); S_{\bar{\mu}} = \frac{1}{k} \sqrt{S_{\mu_1}^2 + \dots + S_{\mu_k}^2}$$

Для редких фенотипов (h) по совокупности k признаков и ее ошибка (S_h) определялись нами по формулам:

$$h = \frac{1}{k} (h_1 + \dots + h_k); S_h = \frac{1}{k} \sqrt{S_{h_1}^2 + \dots + S_{h_k}^2}$$

Результаты вычислений приведены в табл. 5.

Таблица 5. Характер интрупопуляционного разнообразия в популяциях

Признаки, № индекса	Среднее число фенотипов		Признаки, № индекса	Среднее число фенотипов	
	Доля редких фенотипов			Доля редких фенотипов	
	Популяция № 1			Популяция № 2	
1	2,30±0,636	0,6167±0,104	1	2,23±0,632	0,6283±0,105
2	2,33±0,638	0,6117±0,207	2	2,28±0,635	0,6200±0,105
3	2,33±0,638	0,6117±0,207	3	2,36±0,639	0,6067±0,106
4	2,05±0,620	0,6583±0,100	4	2,37±0,640	0,6050±0,106
Совокупность признаков	2,25±0,316	0,6246±0,326	Совокупность признаков	2,31±0,318	0,6150±0,527

Поскольку для обеих популяций $\mu < m$ и $h > 0$, то распределение частот морф в них неравномерно, т. е. одни группы особей более часты, чем другие.

Вычисления критических значений t -критерия, представленных в табл. 6, позволили оценить значимость различий между популяциями № 1 и № 2 по среднему числу морф и по доле редких морф.

Таблица 6. Различия популяций № 1 и № 2 по среднему числу морф и доле средних морф*

Значения t -критерия	
Среднее число морф	Доля редких морф
0,078	0,078
0,055	0,035
0,033	0,021
0,359	0,366
0,133	0,029

Так как все приведенные выше значения t меньше табличного значения при уровне значимости 0,05, то различия между популяциями по среднему числу фенотипов и по частотам редких морф незначимы.

Для дальнейшего анализа различий изученных популяций был использован простейший коэффициент ассоциации [1]. Он используется при сравнении двух таксономических групп, обладающих m совпадающими признаками и n несовпадающими. Количество совпадающих и несовпадающих признаков мы определяли по числовым значениям индексов. Эти данные представлены в табл. 7. Коэффициент ассоциации определяли по формуле:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n m_i}{\sum_{i=1}^n m_i + \sum_{i=1}^n u_i}$$

Значение коэффициента ассоциации, равное $S \cong 0,7976$, указывает на различия межпопуляционного характера.

* Табличные значения равны 2,02 и 2,70 для 5%-го и 1%-го уровней значимости соответственно.

Таблица 7. Соотношение количества совпадающих (m) и несовпадающих (n) признаков в популяциях № 1 и № 2

Признаки, № индекса	m_i	n_i
1	16	5
2	17	4
3	14	7
4	20	1

В случае дихотомических признаков этот коэффициент вполне пригоден. Если же признаки имеют более двух состояний, способ описания зависит от того, появляются ли эти состояния в определенной последовательности или такой последовательности не наблюдается.

Поскольку в изученных популяциях состояния признака находились в определенной последовательности, мы сочли целесообразным применить показатель расстояния Δ_{jk}^2 [1], который вычисляется по формуле:

$$\Delta_{jk}^2 = \sum_{i=1}^n (x_{ji} - x_{ki})^2$$

В результате вычислений найден показатель расстояния, равный 0,6727. Он незначительно отличается от коэффициента ассоциации и также показывает, что между популяциями имеются различия, которые не являются видовыми, но тем не менее указывают на имеющую место здесь дивергенцию.

Изучение фенотипической изменчивости *T. condici* показало, что использование показателя сходства и критерия идентичности, равно как и коэффициента ассоциации и показателя расстояния, может привести к аналогичным результатам.

На основе этих показателей у личинок были обнаружены значимые межпопуляционные различия. Однако эти различия не достигают видового статуса, хотя говорят о наличии дивергенции. Ранее была обнаружена дивергенция и в генетической структуре этих популяций [7], что также подтверждает этот вывод.

Сравнение этих данных показывает, что темпы кариотипической и морфологической дивергенции у *T. condici* на личиночной стадии совпадают.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М., 1970.
2. Джафаров Ш. М. Фауна Азербайджана. Двукрылые насекомые. Баку, 1960.
3. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 40, 4, 587—602, 1979.
4. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 41, 6, 828—836, 1980.
5. Животовский Л. А. В кн.: Фенетика популяций. 38—44, М., 1982.
6. Качворян Э. А. Биолог. ж. Армении, 41, 9, 752—755, 1988.
7. Качворян Э. А. Паразитология, 23, 2, 38—43, 1989.

Поступило 21.XI 1988 г.

ОБ ЭМБРИОГЕНЕЗЕ И ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗЕ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ГРУШИ В УСЛОВИЯХ АРМССР

Д. П. ЧОЛАХЯН, Г. Е. САМВЕЛЯН, А. И. БАХШИНЯН

Ереванский государственный университет, кафедра генетики и цитологии,
Ереванский институт народного хозяйства

Описываются различные периоды образования прелзародыша и зародыша у трех сортов груши. Обсуждаются вопросы эндоспермогенеза. Отмечается ряд отклонений и эмбриогенезе и эндоспермогенезе.

Նկարագրվում են սալսի և ինդուսիերոյի տարազան տարրեր փուլերը տաճելու 3 արտերի մաս: Էմբրիոգենեզի հետ սեկսուալ ընթացիվում են ինդուսիերոյի սարքերը: Նշվում են մի շարք շեղումներ էմբրիոգենեզում և էնդոսպերմոգենեզում:

The different periods of formation of proembryo and embryo of three sorts of pear—five are described. The problems of endospermogenesis are discussed in parallel with embryogenesis. Some deviations in embryogenesis and endospermogenesis are detected.

Груша Pyrus L.—эмбриогенез—предзародыш—эндоспермогенез—полиэмбриония.

В исследованиях, проведенных на груше, отмечен ряд цитозембриологических особенностей данной культуры. Изучены нормальный ход эмбриогенеза [1, 3], явление полиэмбрионии [2] и партенокарпии [9], нарушения эмбриогенеза и эндоспермогенеза, являющиеся следствием неблагоприятных почвенно-климатических условий выращивания деревьев [6—8], а также при межродовых скрещиваниях [5].

Цель работы заключалась в изучении этапов прохождения эмбриогенеза и эндоспермогенеза у трех сортов груши в условиях Араратской равнины АрмССР и выяснении причин нарушений, происходящих при этом.

Материал и методика. Материал был собран на Паракарской базе НИИ ВВМП АрмССР и биостанции ЕГУ в различные периоды эмбриогенеза и эндоспермогенеза в течение 1983—1986 гг. с деревьев груши сортов Бере Ардашира, Малача и Любимица Клавпа, представляющих интерес в отношении создания высокопродуктивных плодовых культур. Обработку фиксированного материала проводили по общепринятой методике цитозембриологических исследований [5].

Результаты и обсуждение. В условиях низменных районов Арм. ССР эмбриогенез у указанных сортов груши начинается через 2—3 суток после формирования зиготы. До эмбриогенеза зародышевый мешок семязлочки обычно занимает незначительное место. Но уже вначале эмбриогенеза отмечается разрушение клеток нуцеллуса, окружающих зародышевый мешок, который, наполняясь активно делящимися ядрами эндосперма, увеличивается. Обычно деление центрального ядра происходит непосредственно после его оплодотворения. В нормальных условиях эмбриогенез у груши, по сравнению с эндоспермогенезом,

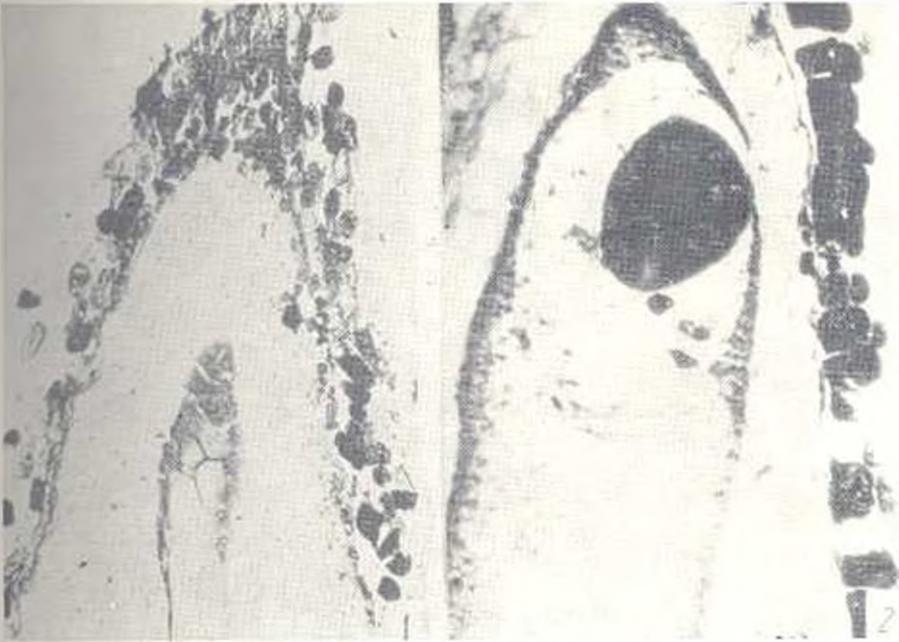


Рис. 1. Небольшой шаровидный предзародыш сорта Бере Ардаганов окружен небольшим количеством эндосперма ($\times 90$).

Рис. 2. Крупный шаровидный предзародыш сорта Бере Ардаганов, вокруг которого расположены остатки клеток разрушенного эндосперма. Пучок окружен темноокрашенными телами ($\times 50$).

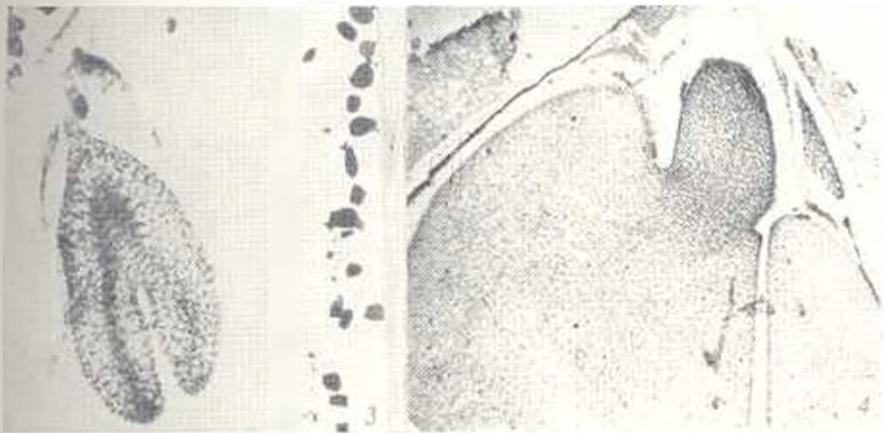


Рис. 3. Сердцевидный зародыш сорта Бере Ардаганов ($\times 10$).

Рис. 4. Крупный дифференцированный зародыш сорта Любимца Казань с неравноценными семядолями. Виден маленький участок перисперма ($\times 80$).

несколько задерживается. После деления зиготы в зародышевом мешке одновременно протекают два процесса—образование двух, четырех и т. д. клеток шаровидного предзародыша, сопровождающееся активным формированием ядер эндосперма. Первые сформированные ядра эндосперма располагаются около стенок зародышевого мешка, а при образовании шаровидного предзародыша—также и в верхней его части, причем отмечается их скопление вокруг недифференцированного предзародыша (табл., рис. 1). Ядра эндосперма довольно крупные и после перехода эндосперма в клеточную стадию имеют 2—3 активных ядрышка.

Эмбриогенез груши специфичен тем, что и период протекания этого процесса происходит не только формирование предзародыша, а затем зародыша, но и те необходимые изменения в клетках покровных слоев семечки, которые формируют спермодерму. Этот процесс сопровождается определенными процессами, происходящими в клетках интегументов. В эпидермальных клетках наружного интегумента формируются многочисленные образования разной формы. Под интегументами и непосредственно на эпидермисе нуцеллуса отмечается накопление темноокрашенных телец. Для данного рода характерно также удлинение клеток эпидермиса наружного интегумента. В период эмбриогенеза отмечается наличие хорошо развитой проводящей ткани как в наружном интегументе, так и при дифференциации клеток крупного зародыша.

У представителей рода *Pyrus*, семена которых считаются безэндоспермными, уже после формирования крупного шаровидного зародыша, в период его дифференциации начинается новый процесс—растворение клеток эндосперма вокруг него (табл., рис. 2). Вследствие этого остатки растворенных клеток и ядер эндосперма накапливаются вокруг зародыша. Происходит превращение шаровидного предзародыша в сердцевидное тело (табл., рис. 3) и постепенное образование семядолей (табл., рис. 4). Фактически в одном и том же зародышевом мешке одновременно протекает тройной взаимосвязанный процесс: с одной стороны, увеличивается количество клеток эндосперма, и растущая эндоспермальная ткань занимает основное место в укрупняющемся зародышевом мешке; с другой стороны, интенсивное растворение нуцеллярных клеток приводит к увеличению количества клеток ткани эндосперма и, наконец, происходит растворение клеток эндосперма, окружающих зародыш.

Если у шаровидного предзародыша груши полувесок недостаточно четко выражен, то у сердцевидного зародыша он уже хорошо развит (табл., рис. 3). Во время эмбриогенеза в семечке вместо растворяющихся клеток нуцеллуса появляется новое образование—перисперм, который формируется за счет оставшихся нуцеллярных клеток и содержит запасные вещества (табл., рис. 4).

У изученных сортов груш в эмбриогенезе также отмечен ряд нарушений, причиной которых являются процессы, происходящие в ранние периоды развития зародышевого мешка. Это одно из проявлений женской стерильности, приводящей иногда к образованию неполноценных

семян, что отрицательно сказывается на плодообразовании и вызывает осыпание большого количества завязей.

Об этих явлениях в литературе имеется ряд данных. Так, цветки Бере Арданпон малочувствительны к холоду и весьма успешно оплодотворяются, но впоследствии большая масса завязей осыпается, это происходит тем интенсивнее и чаще, чем тучнее и сырее почва [6]. Явление осыпания завязей у Бере Арданпон связывают также с неблагоприятной весной и молодостью деревьев. Основной причиной является засуха, так как деревья не могут удержать большое количество плодов без обильного полива во время цветения.

Исходя из данных цитозембриологического исследования эмбриогенеза и эндоспермогенеза сортов груш, мы считаем, что возможной причиной осыпания завязей является неполноценность зиготы, связанная с экологическими условиями данного года и проявляющаяся у разных сортов с различной интенсивностью. Вероятно, вследствие генетической неполноценности зиготы в ней накапливается необходимое количество информации, за счет которой фактически происходит специфическая для представителей каждого рода и вида дифференциация частей предзародыша в нормально развитый зародыш. Процесс этот в какой-то момент развития нарушается, затем замедляется и даже приостанавливается. Результатом являются различные типы нарушений. Так, сравнительно часто у представителей изученных нами сортов груши нарушение в эмбриогенезе выражается в активном развитии эндосперма и слабом развитии зиготы и зародыша. Причем часто эндосперм, развиваясь, превращается в мощную клеточную ткань, а зародыш остается в предзародышеском состоянии. Казалось бы, хорошо развитый эндосперм, имеющий все необходимые запасные вещества, должен благоприятно влиять и на основной процесс эмбриогенеза — дифференциацию тканей. Однако наблюдается другая картина: запасные вещества эндосперма не используются клетками недоразвитого предзародыша. В таком случае семена не имеют полноценного зародыша и его место занимает эндосперм, возможности которого в образовании нового поколения весьма ограничены. В отдельных случаях эмбриогенез вследствие недоразвития и даже разрушения элементов яйцевого аппарата приостанавливается на ранних стадиях. Возможно, при этом не происходит оплодотворения, и эндоспермальная ткань образуется без активного вмешательства мужской половой клетки. Не исключено также, что эндоспермальная ткань может образоваться путем тройного слияния полярных ядер и спермия, в то время как основной процесс данного зародышеского мешка — слияние яйцеклетки со спермием из-за неполноценности яйцеклетки или родственно не близкого спермия — не происходит.

Здесь имеет место явление партеногенеза, и развитие зиготы приостанавливается на начальных стадиях развития предзародыша. Отмечаются также зародышеские мешки с шаровидными предзародышами, интегументы которых занимают центральное место в семяпочке. Дальнейшей дифференциация зародыша не происходит, и он постепенно разрушается. Были отмечены также случаи, когда зародыш активно раз-

вивался, а клетки эндосперма не образовывались. В этом случае, по-видимому, происходит аномальное развитие полярных ядер и тройное слияние нарушается.

Отставание в развитии предзародыша и эндосперма отмечалось также при межсортных скрещиваниях [6], что, по мнению исследователей, связано с запаздыванием процесса оплодотворения. По данным Гревцовой [1], полиэмбриония у груши в отдельных случаях доходила до 20—30%, а у 10% семян встречалась нуцеллярная эмбриония. Однако мы не можем считать это распространенным явлением, ибо только у сорта Любимица Клаппа отмечалось наличие в зародышевом мешке двух неравноценных зародышей, причем на стадии недифференцированных шаровидных предзародышей. По их расположению можно судить о происхождении дополнительного предзародыша от второй синергиды [1]. У сорта Бере Арданпон мы наблюдали явление перемещения зародыша с микрополярной части зародышевого мешка в боковую часть.

Таким образом, в условиях Араратской равнины у исследованных сортов груши развитие зародыша и семени не всегда происходит нормально. Отмечается ряд нарушений, приводящих к явлениям поздней женской стерильности репродуктивных органов, что присуще не только представителям рода *Pyrus*, но и некоторым другим родам семейства *Rosaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гревцова Н. А. Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений. М., 1968.
2. Гревцова Н. А. Вестн. МГУ. 2, 1971.
3. Киймикан И. В., Крылова В. В. Атлас по эмбриологии плодовых (семечковых) культур. Кяшинева, 1981.
4. Курсаков Г. А., Иноземцев В. А. Гр. ЦГЛ им. Мичурина, 13, 1973.
5. Паушева В. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974.
6. Смирненко Л. П. Помология. Киев, 11, 1962.
7. Чолахян Д. П. Мат-лы Всесоюз. симп. посвящ. 75-летию открытия С. Г. Навашина двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. М., 1973.
8. Чолахян Д. П., Самвелян Г. Е. Тез. VI Всесоюз. симп. по эмбриологии растений. Киев, 1978.
9. Giv G. F., Martin G. S., Griggs V. H. J. Am. Soc. Hortic. Sc., 97, 6, 731—735, 1972

Поступило 10.1 1988 г.

СРАВНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ПО СТЕПЕНИ ИХ ГЕНЕТИЧЕСКОГО СХОДСТВА

К. А. БУДАГОВА

Ереванский государственный медицинский институт, лаборатория
социально-гигиенических проблем села ЦНИЛ

Популяция—наследственные болезни—генетические расстояния.

Важной проблемой в эпидемиологии наследственных болезней является выделение наиболее важного фактора популяционной динамики, влияющего на формирование груза наследственной патологии в популяциях. Наличие этих факторов предполагает использование в медико-генетических мероприятиях, направленных на снижение частоты наследственных болезней, того или иного воздействия через эти факторы [2].

В ходе исследований, проведенных в различных регионах нашей страны, было выдвинуто предположение о влиянии отдельных факторов популяционной динамики на распространенность в них наследственной патологии. В частности, в Узбекистане таким фактором является положительная брачная ассортативность [1, 3].

Для проверки предположения о значении отдельных факторов генетической структуры в формировании ее гетерогенности наследственной патологией проведено сравнение популяций пяти районов Узбекской ССР по степени их генетического сходства с использованием статистик генетических расстояний. Кроме того, в анализ были включены данные о популяции одного из районов во временном интервале 10 лет («старый» и «новый» Ургут).

Всего в ходе двух экспедиционных исследований обследовано 320150 человек. Выявлено 108 нозологических форм наследственных заболеваний.

Степень генетической дивергенции между элементарными популяциями подсчитана на основе матриц частот мутантных генов по модифицированной формуле Мак Ключера [4].

$$D = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \frac{2}{\pi} \cos^{-1} (1 - \sqrt{P_{1k} P_{2k}} + \sqrt{Q_{1k} Q_{2k}}),$$

где P_{1k} —частота патологического аллеля локуса А, Q_{1k} —частота его альтернативного аллеля, P_{2k} —частота патологического аллеля локуса В, Q_{2k} —частота его альтернативного аллеля.

Этот метод расчета выбран потому, что в нем используется арко-синусное преобразование, которое устраняет асимметрию распределения частот сравниваемых аллелей, когда эти частоты намного меньше 0,05.

Результаты проведенного сравнения даны в таблице, где представлена матрица генетических расстояний между районами Хорезмской и Самаркандской областей.

Значение генетических расстояний между популяциями Узбекской ССР

Районы	Ханк.	Ургенч.	Кошкуп.	Богат. и Ургу	ст. Ургут	
Ханкинский		0,04740	0,04670	0,04581	0,03027	0,03437
Ургенчский			0,04380	0,04933	0,02967	0,0332
Кошкупырский				0,04822	0,03037	0,03163
Богатский					0,02631	0,02994
„Новый Ургут“						0,01367
„Старый Ургут“						0,04054*

*—популяция с детьми до 10 лет.

Из таблицы видно, что значение генетических расстояний во всех сравниваемых парах примерно одинаково, а «старая» и «новая» популяции Ургутского района более сходны, чем остальные сравниваемые пары. Наибольшее генетическое расстояние обнаруживается между популяциями, представленными детьми до 10 лет, т. е. в новом поколении изученной популяции в основном проявилась прежде не выявленная наследственная патология.

Таким образом, проведенное сравнение подтвердило предположение о ведущей роли положительной брачной ассортативности в формировании отягощенности узбекских популяций наследственной патологией.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гинтер Е. К., Гирькоцева Р. Ф. Прогресс в медицинской генетике. 10—36. М., 1978.
2. Кулецов Н. П. Автореф. дисс. докт., М., 1979.
3. Ривазов А. А., Кошечкин В. А., Гинтер Е. К., Тураева Ш. М. Генетика. 19, 5, 840—846, 1983.
4. Mac Cluer J. Monte Carlo Simulation. In: Ed. F. Crow, C. Denniston. Genetic Distances. New-York-London, Plenum Press, 71, 1974.

Поступило 6 II 1989 г.

СИСТЕМА ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ТЕСТИРОВАНИЯ НА БАЗЕ МИКРО-КОМПЬЮТЕРА

О. А. МКРТЧЯН, Ю. М. ТРИГУБ

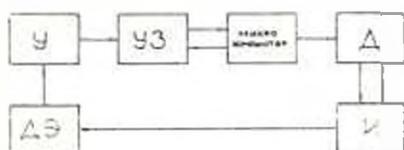
Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, Ереван

Психофизиологическое тестирование—микро-компьютер.

Психофизиологическое тестирование является одним из основных методов, позволяющих непосредственно оценить уровень работоспособности оператора и проследить за изменением его компонентов во времени и при взаимодействии различных внешних и внутренних факторов. Однако используемые в настоящее время «ручные» методики не отвечают как характеру задач психофизиологического тестирования, так и уровню организации психофизиологического контроля в процессе обучения профессиональной деятельности [2, 3].

В настоящей работе рассматриваются принципы психофизиологического тестирования на основе компьютерной системы автоматизации исследований, предусматривающей согласование процедур регистрации физиологических параметров с выполнением психометрических тестов.

Основные принципы компьютерного психофизиологического тестирования иллюстрируются схемой (рис.).



Блок-схема системы психофизиологического тестирования. УЗ—устройство записи, Д—дисплей, Э, Д—электроды, датчики, У—усилитель, И—испытуемый.

Задание предъявляется испытуемому на экране дисплея в виде теста, игровой ситуации, опросника и т. д. В процессе выполнения испытуемым психологического теста с помощью электродов или датчиков производится непрерывное измерение некоторого числа физиологических процессов $\varphi_1(t) \dots \varphi_n(t)$, которые после усиления усилителями подаются на вход устройства записи. Работа системы в целом как по реализации психофизиологического теста, так и по обработке полученных данных осуществляется программным путем. Микро-компьютер осуществляет управление устройства записи. Обработывая ответы испытуемого в определенные моменты его деятельности, связанные с изменением его психоэмоционального состояния (процесс решения задачи, ожидание требуемого сигнала и т. д.), микро-компьютер включает устройство записи для записи физиологического процесса.

Для реализации отмеченных процессов психофизиологического тестирования разработана система на базе бытового компьютера БК-0010,

выполняющего функцию микро-компьютера в соответствии со схемой (рис.) и специализированным микро-компьютером HE 243.2 (ВНР), одновременно выполняющим функцию устройства записи с аналого-цифровым преобразованием сигнала.

Реализация указанных принципов может быть рассмотрена на примере психофизиологического теста, основанного на методике определения реакции на движущийся объект и определяющего уравновешенность нервных процессов [1].

На экране дисплея испытуемому предъявляется циферблат со стрелкой и предлагается остановить стрелку против определенного деления шкалы. Движение и остановка стрелки осуществляется испытуемым путем нажатия и отпущения кнопки, расположенной на пульте управления, причем для каждого оборота стрелки допускается только одно нажатие на кнопку. Всего проводится 30 исследований.

В момент остановки стрелки (деятельность, связанная с изменением психоэмоционального состояния испытуемого) по команде из БК-0010 запускается устройство HE 243.2, записывающее поступающий на ее вход физиологический процесс (КГР, ЭКГ, пульсограмма и т. п.) в определенном заранее заданном интервале времени, и далее с помощью БК-0010 вычисляется интеграл полученного отрезка физиологического процесса.

По окончании всех исследований рассчитываются и выдаются на экран дисплея количество и среднее значение отрицательных и положительных реакций испытуемого, характеризующие баланс возбудительности или заторможенности нервных процессов, а также обработанные характеристики физиологического процесса в виде графика зависимости от порядкового номера исследования, характеризующие функциональное состояние испытуемого в процессе проведения теста.

Рассмотренный принцип психофизиологического тестирования может составить основу для контроля и оптимизации процессов обучения операторов «человеко-машинных» систем, в частности, персонала АЭС в условиях учебно-тренировочных пунктов и центров.

ЛИТЕРАТУРА

1. Методические указания по организации профотбора при обучении и проведении тренировок оперативного персонала атомных станций. М., 1986.
2. Методы и средства автоматизации психологических исследований (Под ред. Ю. М. Забродина). М., 1982.
3. Психологические методы в работе с кадрами на АЭС (Под ред. В. Н. Абрамовой, В. В. Белехова, Е. Г. Бельской и др.). М., 1988.

Поступило 8.II 1989 г.

НИКТЕРИБИДЫ АРМЕНИИ

Г. В. ФАРАФОНОВА, Э. Г. ЯВРУЯН

Московский государственный университет им. Ломоносова, каф. зоологии,
Ереванский государственный университет, каф. зоологии*Муха семейства Nictერიibiidae — летучая мышь.*

Мухи семейства *Nictერიibiidae* паразитируют исключительно на рукокрылых. Это высокоспециализированные кровососы с целым комплексом морфофизиологических и экологических адаптаций к обитанию на млекопитающих и своеобразным образом жизни. К настоящему времени в пределах семейства насчитывают около 260 видов, основная часть которых распространена в тропических и субтропических зонах земного шара. Видовое разнообразие группы резко уменьшается по мере ее продвижения на север вслед за своими хозяевами. На территории СССР пока обнаружено 20 видов, однако слабая изученность фауны никтерибид (т. е. как следствие, фрагментарность фаунистических сведений) не позволяет сделать окончательное заключение об их истинном числе и ареалах.

Частным примером сложившейся ситуации может служить состояние изученности никтерибид Закавказья. Благодаря работам Дубовченко [1, 2] мы располагаем весьма полными данными о никтерибиде Азербайджана. В то же время сведения о фауне никтерибид Грузии сводится всего лишь к указаниям на единичные находки в работе чешского исследователя Гурки [3]. Данные о никтерибиде Армении до последнего времени в литературе вообще отсутствовали.

Материал и методика. В течение преимущественно 1986—1988 гг. были проведены паразитологические обследования нескольких колоний летучих мышей в разных районах Армении. Сборы проводили Е. В. Дубинина (ЗИН АН СССР) и Э. Г. Явруян (Ереванский госуниверситет). Материалы этих лет, а также эпизодические сборы паразитов, проведенные Э. Г. Явруяном ранее, и легли в основу настоящего сообщения. Всего в нашем распоряжении было 178 экземпляров никтерибид 6 видов, снятых с 81 экземпляра летучих мышей, относящихся к 7 видам.

Результаты и обсуждение. На обыкновенном длинокрыле отмечены его специфические паразиты *N. schmidlii* (табл.) а также *P. conspicua*, для которых *M. schreibersii* в условиях Армении является, по-видимому, основным хозяином; другие виды летучих мышей, на которых эти мухи отмечены, могут быть отнесены, судя по нашим личным наблюдениям и данным литературы [4], к категории дополнительных или случайных прикормителей. На *M. oxygnathus* паразитирует целый комплекс никтерибид (4 из 6 отмечаемых для Армении видов). На большом подковоносе также зарегистрирован комплекс из четырех видов. Три члена этих комплексов (*N. latreillei*, *P. d. dufourii* и *Ph. biarticulatum*) являются общими для обоих видов летучих мышей, тогда как *N. vexata* связана с остроухой починницей, а *P. conspicua* — с большим подковоносом. На южном подковоносе зарегистрированы два

Распределение нидербиид Армении по хозяйствам и территории

Вид нидербиид	ХОЗЯИИ						
	<i>M. schreffi- beraf</i>	<i>M. oxug- nathus</i>	<i>Rh. ferru- mequum</i>	<i>Ph. eur yale</i>	<i>E. ognevi</i>	<i>T. tentatis</i>	<i>P. nahii</i>
<i>Nidderbta schmidti</i> Schiner	$\frac{47}{10}$ (I, VII)						
<i>N. vexata</i> Westwood		$\frac{11}{8}$ (I, II)					
<i>N. latreillei</i> (Leach.)		$\frac{20}{15}$ (I, III)	$\frac{3}{1}$ (VII)				
<i>Pencilidia conspicua</i> Speiser	$\frac{9}{3}$ (I, IV, VII)		$\frac{1}{1}$ (VII)	$\frac{1}{1}$ (V)			
<i>P. dufourei dufourei</i> (Westwood)		$\frac{44}{21}$ (I, II, III)					
<i>Phthirtidium bartolenta- tum</i> Hermann		$\frac{1}{1}$ (I)	$\frac{30}{10}$ (I, VII)	$\frac{7}{4}$ (V, VII, IX)	$\frac{1}{1}$ (VI)	$\frac{1}{1}$ (VI)	$\frac{1}{1}$ (VI)

В числителе—общее количество нидербиид; в знаменателе—количество зараженных животных. В скобках указаны места сборов: I—пещера Мецамор; II—пещера Уриц; III—окрестности Арани; IV—пещера Кармир Блур; V—пещера Чайкенд; VI—окрестности с Чкаловка; VII—пещера Магали; VIII—пещера Чимап; IX—пещера Хитрого леса; X—НахАССР.

вида никтерибид, на *E. ognevi*, *T. tenuis* и *P. kuhlii* — единичные экземпляры *Ph. biarticulatum*. Интересно отметить, что эти три вида летучих мышей впервые отмечены в качестве хозяев для *Ph. biarticulatum*.

При оценке никтерибид Армении с точки зрения широты трофических связей с прокормителями из шести рассматриваемых видов можно выделить *N. schmidlii* как паразита с высокой степенью специфичности в отношении хозяина (на территории Армении зарегистрирован только на *M. schreibersii*) и широкого облигофага *Ph. biarticulatum* (зарегистрирован на шести из семи видов летучих мышей).

И в заключение несколько слов о видовом составе никтерибид Армении. Предположительно общее число видов на ее территории может быть равно 8—10. Пока здесь не обнаружены представители рода *Vassilia* (возможно нахождение 2 видов), и, конечно, не исключена вероятность обнаружения новых видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дубовченко Т. А. В кн.: Проблемы паразитологии, 395—397, Киев, 1967.
2. Дубовченко Т. А., Гаджиев А. Т. В кн.: II Всесоюз. съезд паразитологов. Киев, окт. 1983. Тез. докл., 85, Киев, 1983.
3. Hurka Karel. Věst. es. Společ. zool., 18, 90—101, 1984.
4. Theodor Oskar. Trustees of the British Museum (Nat. Hist), 504, London, 1967.

Поступило 21.XII 1988 г.

НАХОДКИ КОЖАНОВИДНОГО НЕТОПЫРЯ *PIPISTRELLUS (VESPERTILIO) SAVII* BONAPARTE, 1837

Э. Г. ЯВРУЯН

Ереванский государственный университет, кафедра зоологии

Фауна Армении — нетопырь кожановидный — прокормитель.

Находки *Pipistrellus savii* известны преимущественно из горных и предгорных районов Южного Крыма, Кавказа, Средней Азии, Южного и Юго-Восточного Казахстана, Южного Приморья, Южной Европы, Передней, Центральной и Восточной Азии, Северной Индии, Северо-Западной Африки и Италии [2—4, 6, 9].

Столь широкое распространение кожановидного нетопыря, а также единичные находки его в ГрузССР потребовали более тщательной ревизии территории нашей республики [3, 5].

До настоящего времени мы не располагали достоверными данными относительно находок кожановидного нетопыря на территории АрССР и НахАССР [1, 2, 7, 8]. Лишь Де Блаз [9] приводит сведения о находке единичного экземпляра в Северной Армении. Однако наши попытки выяснить, кем и когда добыт зверек и где находится этот материал, остались безрезультатными.



Карта распространения кожаноидного иксодара
Ixodes (Aspid.) Iov. Сакв. Бошраке, 1937.

В 1974 году два экземпляра ♂♂ были добыты нами близ села Енокаван (Иджеванский р-он). В 1976 году две ♀♀ и один ♂ были добыты из-за наличников окон разрушенного дома на окраине г. Раздан. В 1977 году на чердаке хлебобулочной г. Ноемберян, были добыты четыре ♀ ad и два ♂♀ juv. С 1985 года и до ноября 1986 года лет этих нетопырей наблюдали в Эчмиадзинском, Октемберянском, Ведисском, Ехегнадзорском, Ализбековском, Кафанском, Мегринском районах АрмССР.

В указанных южных районах Армении за 1985—86 гг. нами было окольцовано 28 зверьков и лишь 4 зверька окольцованы на северо-восточной окраине г. Мартуни (бассейн оз. Севан).

Таким образом, ареал этого вида в Армении довольно широк (рис.). Он тянется от северной границы с ГрузССР и до границ с Турцией и Ираном. В НахАССР за 1984—86 гг. были добыты 5 зверьков: 2 ♀♀ из грота на склоне горы Каракуш, 1 ♂ — из дупла бука в 2,5 км от г. Ордубад и 2 ♀ из-под пешеходного мостика близ с. Аза.

Как отмечают некоторые авторы [3, 6], кожановидный нетопырь предпочитает селиться на чердаках домов, в сараях, овчарнях и т. д. Наши же наблюдения позволяют предполагать, что эти убежища занимаются самками в период беременности и родов. Но как только детеныши начинают летать, подавляющее большинство колоний самок с подросшим молодняком покидают крыши и чердаки. В с. Арени (Ехегнадзорский р-он) после покидания чердаков они небольшими группами селятся в окрестных гротах, у входов пещер и в щелях скал. Именно в это время их заменяют на чердаках и крышах одиночные самцы, до этого единицами живущие в гротах, расщелинах скал и в дуплах.

У отловленных зверьков отмечено заметное варьирование окраски меха и ушей от светло-желтой с желтовато-белесыми ушами до коричневато-бурой с темно-коричневыми ушами. Таких зверьков можно встретить как в северных районах Армении, так и на юге НахАССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дам С. К. Насекомоядные и рукокрылые Армянской ССР и Нахичеванской АССР. Ереван, 1940.
2. Дам С. К. Животный мир Армянской ССР. Ереван, 1951.
3. Куликян А. П. Летучие мыши. М., 1950.
4. Кузнецов Б. А. Определитель позвоночных животных фауны СССР Млекопитающие. 3. М., 1975.
5. Сагунян К. А. S. De Blase A. F. The Bat of Iran. Oklahoma, 1972. I wet pelle Säugethiere aus Transkaukasien, 1901.
6. Стрелков П. П. Каталог млекопитающих СССР. Рукокрылые, 11., 1981.
7. Яруян Э. Г. Рукокрылые Армении и их охрана. М., 1977.
8. Яруян Э. Г. Современное состояние рукокрылых Армении и НахАССР. М., 1978.
9. De Blase A. F. The Bat of Iran. Oklahoma, 1972.

Поступило 21 XII 1988 г.