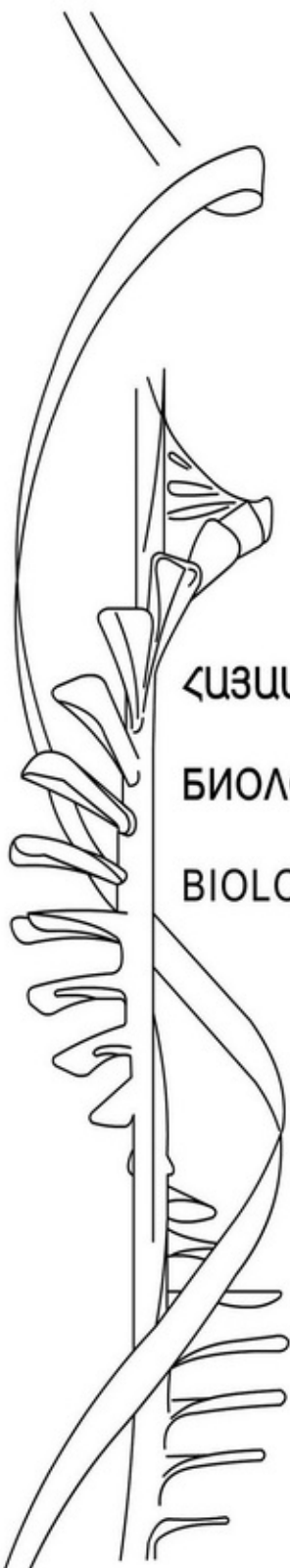


ISSN 0366-5119

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՀԱՆՐԱՊԵՏՈՒԹՅԱՆ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԶԳԱՅԻՆ ԱԿԱԴԵՄԻԱ
НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ АРМЕНИЯ
NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE REPUBLIC OF ARMENIA



ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆՐԵՍ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
BIOLOGICAL JOURNAL OF ARMENIA

Журнал издаётся с 1948 г., выходит 12 раз в год
на армянском и русском языках
Айастанի քеճաբանաճան անճես

«Հայաստանի կենսաբանական ճանդիւր», ճոստատակվում է Հայաստանի Դիոսրյուն-
նէի ակադէմիայի կողմից և տպագրում է ճողվածնէր բոսարանճոյան, կենդանարանճոյան,
փիլիսոփայի, կենսափիլիսոփայի, կենսաիլիկայի, սանէտարանճոյան, ղենէտիկայի և ղի-
ճանոս ու կիտանական կենսարանճոյան այլ ղնագվաննէրի վնտրէրյար:

Բաճանոցյադիւն է 21 ա.: Բաճանոցղաղոյրյանն ղնդունվում է Առյուղաիւրտի բոլոր բա-
ճանճուննէրում:

«Биологический журнал Армении» — научный журнал, издаваемый Академией наук
Армении, публикует оригинальные статьи по ботанике, зоологии, физиологии, биохимии,
биофизике, микробиологии, генетике и другим отраслям естествознания и прикладной
биологии.

Подписная цена за год 21 руб. Подписку на журнал можно производить по всем
отделам Союза печати.

տմրագրական կողմիւր՝ Ճ. Գ. Աֆրիկյան (ղիւսվոր խմբադիր), Ս. Ս. Աղաղրյան, Ղ. Ճ. Աղէ-
տրյան, ճոս. Բ. Անդրանիկյան, Հ. Գ. Բաղդասարյան, Ս. Ա. Գաղթրյան, Փ. Բ. Հոնիւրյան, Ճ. Ս.
Հարսիսոյան (պատասխանատւ քարտէղար), Բ. Ս. Հարսիսոյան, Ղ. Հ. Հաղարյան,
Գ. Ա. Դանիկյան, Գ. Գ. Հարաղոյղյան, Ը. Ս. Սոփիւրյան (ղիւսվոր խմբադիր տէղական):

տմրագրական խոսնոսղ՝ Գ. Աֆրիկյան (նախագահ), Ղ. Ճ. Աղաղարյան, Հ. Ս. Աղէտրյան,
Բ. Ս. Գաղթրյան, Ս. Ը. Գարյան, Ա. Ը. Բախտարյան, Գ. Ա. Խոսրոյղյան, Ս. Գ. Հոփնէ-
տրյան, Ը. Ը. Հոփնիկյան, Ա. Ա. Մաթնոյան, Ս. Ը. Չաղարյան, Կ. Ս. Չողարյան:

Редакционная коллегия: Э. К. Африкян (главный редактор), Ш. М. Авакян, В. Е. Аве-
сян, Ж. И. Акопян, О. Т. Алексанян, Л. С. Арутюнян (заместитель секретаря),
М. М. Арутюнян, О. Г. Закаваджян, П. А. Гандилян, М. А. Давтян, В. О. Казарян,
К. Г. Карагезян, С. Г. Мовсисян (заместитель главного редактора).

Редакционный совет: Э. К. Африкян (председатель), А. С. Аветян, В. Ш. Агабабян,
Э. И. Габриелян, А. Р. Галоян, А. А. Матеносян, М. Г. Озаян, Л. Л. Осибян,
К. С. Погосян, А. Л. Татаджян, П. А. Хурцян, М. Х. Чайлахян.

Գորոստանիկ ու խմբ. Ս. Օ. Մոսսեսյան

Содержание 22.10.91. Подписано в печать 12.12.91 г.

Вместе 28 2. 10. 91. Выходит вместе 12. 12. 91. 45. Усл. печ. лист. 63.

Учтено 10. 91. 11 аж 715. Заказ 276. Печать 7935. Ц. 1 р. 75 к.

Адрес редакции 37501. Ереван, пр. Маршала Баграмяна, 24 г, комн. 11, тел. 58-01-97.

Издательство Академии наук Армении, Ереван,
пр. Маршала Баграмяна, 24-г.

Типография Издательства АН Армении, Ереван-19,
пр. Маршала Баграмяна, 24.

Ր Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Թ Յ Ո Ւ Ն

Աղառակի Ս. Ա. <i>Annomotaentini</i> (Cestoda: Cyclopyllidae) արիբի մոտ շնկերի սև- րիանների տաքսոնոմիական կարգավիճակի մասին	253
Հախվերդյան Մ. Ի., Վորոնցով Ն. Ն., Կապունովա Ն. Ա. Արևմտյան Հայաստանից հիդ- լոփակու բարձրահարթային դաշտամկան (<i>Microtus schidlovskii</i> Argyropulo, 1933 (Rodentia, Cricetidae) տեսակային ինքնուրույնության մասին	260
Հախվերդյան Մ. Ի., Վորոնցով Ն. Ն., Կապունովա Ն. Ա. Հիդլոփակու սարահարթա- յին դաշտամուկը <i>Microtus schidlovskii</i> (Rodentia, Cricetidae) որպես Հայաստանի ֆաունայի ինքնուրույն տեսակ	266
Մեկինյան Գ. Ս., Այվախյան Ա. Ա., Սեկելյու Վ. Ֆունկցիոնալիզացված 4-ֆուրիլ-փինիլ և 8 լակունների սինթեզը և նրանց աճի խթանման հատկությունները	271
Հայրապետյան Ա. Ա. Կառուցների մոտ ուղեղի կեղևի մարմնական-զգացող հասվածի նեյրոնների ակտիվության վրա տեսողական բրգի միջային կենտրոնիկան և ցանցանման կորիզների զրգռումների համեմատական հետազոտությունը	274
Քաղաքասարյան Փ. Գ., Այվախյան Ի. Ն., Սարգսյանյան Ռ. Վ. Հետին հիպոթալամուսի բջիջների կոնցային նյարդի, արիզային և շարժողական կեղևների զրգռումից հրահրված պատասխանների համեմատական բնութագիրը	283
Պառապետյան Հ. Մ., Սարգսյան Ժ. Ս., Լամբարյան Լ. Ս., Դսրիբյան Ա. Ա. Էնդոկ- րինիկուլյար կորիզի մասնակցությունը առնետների պոստոպանեոգոական մարբա- զմում	294
Քաղաքյան Ն. Ի. Արարատյան դաշտամայրի աղուտների բուսականության շրային անմիջ	297

ՀԱՄԱՐՈՑ ԶԱՎՈՐԻՈՒՄՆԵՐ

Գլյեն Ս., Հաբայրյունյան Է. Ս., Կուսաբմանակ Ի. Ա., Լոնև Գ. Հայաստանի իրա- դային ազգերի մոտ <i>Borelia burgdorferi</i> նայնաբերման փորձ	301
Սահակյան Ի. Ն., Մկրչյան Լ. Գ. <i>Paratyphlocyba (P. m. pterea, Coccolaea)</i> սեղի կոկ- ցիդների միջատակային հիբրիդիզացիայի հարցի շուրջ	302
Փալաթյան Մ. Յու., Սուխայան Ա. Ի. <i>Pharodonus caucasicus</i> Rehn, (<i>Coleoptera</i> <i>Scarabaeidae</i>) Բերքիկարեղավոր բզեզի իրար	303
Աղանեզով Դ. Հ., Պաղոսովա Ա. Հ. Կալառադալյան տանձնահատկությունները տերեների վրա	311
Մելիքովյան Լ. Ս. Էնային գորտի բարձր լենային պոպուլյացիաների կերակրումը դաշտամկներով	312

ԴԵՃՆՈՒՄՆԵՐ

Մուրադյան Ա. Ա. <i>Enbacene</i> քնտուները որպես բնական ներկանյութի աղբյուր	315
Կուրյանովա Մ. Գ., Ոսովսովսկայան Ն. Պ. Կալանթոնի և մեկուկի առեղումը բաց հիդրոպոնիկայի պայմաններում Արարատյան հորթամաշտում	317

ՏԻՍՈՒԹՅՈՒՆ ԵՎ ԲԱՆԱՎՆՃ

Դավիդյան Գ. Վ. ՍՊԻԴ հիմնադրությունը փերոհալող համակարգեր	318
--	-----

СОДЕРЖАНИЕ

Спасский А. А. О таксономическом статусе серии близких родов трибы <i>Alloptotaenitini</i> (Cestoda: Cyclophyllidae)	253
Ахвердян М. Р., Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. О видовой самостоятельности плоскогорной полевки Шидловского <i>Microtus schidlovskii</i> Argyropulo 1933 (<i>Rodentia</i> , <i>Cricetidae</i>) из Западной Армении	260
Ахвердян М. Р., Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Плоскогорная полевка Шидловского <i>Microtus schidlovskii</i> (<i>Rodentia</i> , <i>Cricetidae</i>) самостоятельный вид фауны Армении	266
Меликян Г. С., Аветисян А. А., Секерка В. Синтез и ростстимулирующие свойства функционализированных 4-фурилпирилла γ - и β -лактонов	271
Айрапетян А. А. Сравнительное исследование эффектов раздражения среднего центра и ретикулярного ядра таламуса на активность нейронов соматосенсорной области коры у кошек	274
Багдасян К. Г., Аветисян И. Н., Сарухамян Р. В. Сравнительная характеристика вызванных реакций нейронов заднего гипоталамуса при раздражении тазового нерва, лимбической и моторной коры	283
Карпетян Л. М., Саркисян Ж. С., Гамбарян Л. С., Гарибян А. А. Участие энтопедункулярного ядра в оборонительном поведении крыс	291
Кочарян Н. И. Водный режим основных доминантов галофитной растительности Араратской равнины	297

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Гисен С., Арутюнян Э. С., Кутарманак Г. А., Лоне Г. Попытка обнаружения <i>Borella burgdorferi</i> у иксодовых клещей Армении	304
Сиркисов Р. И., Мкртчян Л. П. К вопросу о межвидовой гибридизации кокцид рода (<i>Porphyrophora</i> (<i>Homoptera</i> , <i>Coccinea</i>))	307
Калашян М. Ю., Сукиасян А. Р. Личинка пластинчатого жука (<i>Pharagopus caucasicus</i> Reitt. (<i>Coleoptera</i> , <i>Scarabaeidae</i>))	309
Оганезова Г. Г., Погосова А. Р. Особенности галообразования, вызываемого на листьях	321
Мелкумян Л. С. О питании высокогорных популяций озерной лягушки полевками	313

РЕФЕРАТЫ

Мурадян А. А. Семейство <i>Fabaceae</i> как источник природных красителей	316
Дадабянова М. Д., Аствацатурян Н. З. Выращивание коланхоэ и гвоздики в условиях открытой гидропоники на Араратской равнине	317

ОБЗОРЫ ДИСКУССИИ

Давидян Д. Н. Системы, контролирующие заболевание СПИД	331
--	-----

CONTENTS

Spassky S. A. On taxonomic status of the series near to the genera of <i>Annomastoides</i> (Cestodur/Cyclophyllidae) tribe	53
Hakhverdian M. R., Vopontsov N. N., Lyapunova Ye. A. About the species independent of table lemlai vole of Schidlovskii- <i>Microtus schidlovskii</i> Argyropulo, 1933 (Rodentia, Cricetidae) from Western Armenia	260
Hakhverdian M. R., Vopontsov N. N., Lyapunova Ye. A. Schidlovskii tablelemlai vole <i>Microtus schidlovskii</i> (Rodentia, Cricetidae) is an independent species of the Armenian fauna	269
Melikian G. S., Apollonian A. A., Sebecka V. The synthesis and growth-stimulating peculiarities of functionalized 4-furil-vinyl γ and δ lactons	271
Hatrapetian A. A. Comparative investigation of the effects of thalamic centrum medianum and reticular nuclei stimulations on the cortical sensor-motor-neurons activity in cats	274
Baghdasarian K. G., Apollonian A. A., Sargsyan R. V. Comparative characteristics of evoked neuronal reactions in the posterior hypothalamus to the stimulation of the pelvic nerve, motor and limbic cortex	283
Kurapetian L. M., Sargsyan Zh. S., Ghambarian L. S., Gharibian A. A. The participation of the nucleus entopeduncularis in rat's avoidance conditioned reflex	294
Kochartan N. I. The water regime of salt-marsh plants of Ararat plain	297

SHORT COMMUNICATIONS

G. Igen S., Hachnuntan E. S., Contarmanac H. A., Lounay H. Attempts to detect the <i>Bursella bigdrieri</i> in some ixodidae ticks in the Armenian republic	304
Sarkisov R. N., Martschian L. P. To the question of interspecific hybridization of kokids of <i>Porphyrophora</i> (Homoptera, Coccinea) genera	307
Kulashian A. Yu., Sargsyan A. R. Larvae of scarabaeid - beetle <i>Pharaonus caucasicus</i> Reut. (Coleoptera, Scarabaeidae)	309
Oganizova G. G., Poghosyan A. H. Peculiarities of gal-formations on leaves	311
Melkumian L. S. On feeding the lake frog high-mountained population with voles	313

ABSTRACTS

Mouradian A. A. <i>Faba</i> as a source of natural dye-stuffs	316
Dadayanova M. D., Astatsutyan N. Z. Citron kalankhoe and pink in conditions of open hydroponics in Ararat plain	317

REVIEW AND DEBATE

Davidian D. B. Aids controlling system	318
--	-----

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ СЕРИИ БЛИЗКИХ
РОДОВ ТРИБЫ *ANCIMOTAEINI* (CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA)

А. А. СНАССКИЙ

Институт зоологии АН Республики Молдова, Кишинев

Рассмотрено положение в зоологической системе серии родов *Notolaenia*, *Reichenlaenia*, *Taeniarhynchocera* и др. Из подсемейства *Notolaeini*, члены которой не учитывались в дифференциальном диагнозе рода *Notolaenia*, ретикуляции и тениаринхены, что ставит под сомнение валидность ретикуляций и тениаринхены, что ставит под сомнение их валидность. Пересмотрен состав грибов *Amphileptis* и рода *Notolaenia*.

Չխառնված և ղեկավորողների ցեղային լարեր *Nototaxonia*, *Reticulotaxonia*, *Fae-*
niarhynchaxonia տեղը կենդանաբանական խմբակարգում: *Diapridinae* ենթա-
տեսակներից Նրանք առկապորտիվում են *Metapolydridinae* ենթաբնակար, և *Anom-*
otaxonia տիրել: Մյուսն անգամները ի նկատի լին ունեցվել *Reticulotaxonia* և *Fae-*
niarhynchaxonia ցեղերի գիշերահեցիկ գիտությունում, որը կապվածի տակ է առնում
նրանց իսկութիւնը: Վերանայվել է *Anomotaxonia* տիրել: *Nototaxonia* ցեղի
կապում:

The situation in zoological system of dilepidid genera series (*Nototactia*, *Reticulotactia*, *Taeniarhynchaena*, etc.) has been considered. They are transferred from the subfamily *Dilepidinae* to *Monopylidiinae* and to *Anomotactia* tribe, members of which haven't taken into account in the differential diagnosis of the genera *Reticulotactia* and *Taeniarhynchaena*, validity of which is put into doubt. The composition of *Anomotactiini* tribe and the genus *Nototactia* have been looked over.

Цепки дилегидидные — таксономический (титр.

В конце 60-х годов текущего столетия по материалу от белых ржанок (*Chionis*, spp., *Charadriiformes*) антарктики и субантарктики были описаны три новых вида дилепидальных немелл. Два из них—*Late-riporus australis* Jones et Williams, 1967, и *L. mawsoni* Prudhoe, 1969—по наличию однорядной короны хоботковых крючьев и расположению половых отверстий с одной стороны стробилы отнесены их авторами к роду *Laeriporus* Furthmann, 1907, куда они совершенно не подходят по совокупности морфологических и экологических данных. Третий вид—*Actotacnia fileri* Jones et Williams, 1967—стал типом для рода *Actotacnia* Jones et Williams, 1967.

Кроме *N. fileri*, к роду *Nototaenia* мы относим *Nototaenia celermatyrus* (Deblock et Rose, 1953) Spasskaja et Spassky, 1978, syn.: *Liga c.* Deblock et Rose, 1963;

Nototaenia oophorae (Belopolskaja, 1971) Spasskaja et Spassky, 1978, syn.: *Amoebotaenia o.* Belopolskaja, 1971, *Paraliga o.* (Belopolskaja, 1971) Belop. et Kulachkova, 1973;

Nototaenia brevis (Linstow, 1884) Sp-ja et Sp-y, 1978, syn.: *Taenia b.* Linstow, 1884), *Amoebotaenia b.* (Linst.), Fuhrmann, 1908; *Liga b.* (Linstow, 1884) Lopez-Neyra, 1952, Dubinina, 1953.

Все паразиты куликов (Палеарктики (Европа)).

Хотя этих облигатных гельминтов куликов цестодологи причисляли то к роду *Liga* Weinland, 1857, то к *Amoebotaenia* Cohn, 1899, то к *Paraliga*, все они составляют единую систематическую группу в ранге рода, за которым сохраняется родовое название *Nototaenia* Jones et Williams, 1967, syn.: *Paraliga* Belopolskaja et Kulachkova 1973. Для него характерно наличие многочисленных сгитетобразных крючьев, расположенных по переднему краю присосок, помимо двурядной короны крючьев на вершине хоботка. По характеру жизненного цикла он входит в биоценологическую группу вторичных амфибионтов. Хотя промежуточный хозяин нототений еще не установлен, но наличие длинных филламентов у зрелых яиц свидетельствует о его принадлежности к числу обитателей водной среды. Настоящие амеботении (паразиты диких и домашних кур) и все известные нам цепни рода *Liga* (паразиты дятлообразных) — сухопутные животные. Они составляют группу первичных атмобионтов и генетической связи с нототенией и грибой *Anomotaenini* в целом не имеют.

Проведя значительную перестройку системы циклофиллидных цестод, Шмидт [8] в рамках рода *Nototaenia* сохраняет один типовой вид *N. fileri*, составив *N. oophorae* в составе рода *Amoebotaenia* Cohn, 1900, которая возглавляет грибу *Amoebotaenini* Spassky, 1979, и обозначил *N. brevis* как *Liga brevis* (Linstow, 1884), хотя род *Liga* Weinland, 1857 очень близок хоанотениям и входит в трибу *Choanotaenini* Mathevosian, 1963. Типовой вид рода *Nototaenia* принадлежит трибе *Anomotaenini*. И выходит, что каждый из этих видов представляет не только разные роды, но и разные трибы, относящиеся к тому же к разным биоценологическим группам животных — к группе вторичных амфибионтов (*Anomotaenini*) и вторичных атмобионтов (*Amoebotaenini* и *Choanotaenini*).

Мы возвращаем эти виды в род *Nototaenia*, куда входит и *N. celermatyrus* (Deblock et Rose, 1963), которая в определителе Шмидта не упоминается. Тем самым восстанавливается структура рода *Nototaenia* (syn.: *Paraliga*) в том виде, как она представлена в последней монографии дилепидид [2], за одним исключением. *Cinctotaenia filamentosa* Masy, 1973, остается типовым видом рода *Cinctotaenia* Masy, 1973. Валидность последнего убедительно доказана болгарскими учеными [6]. В таком виде *Nototaenia* представляет собой компактную группу близко родственных видов трибы *Anomo-*

taeniini, которая входит в подсемейство *Monopylidiinae* Witenberg, 1932.

Родовое имя *Nototaenia* Macy, 1973 (Cestoda) созвучно с *Nototaenia* (Pisces), но не является его гомонимом, так как содержит дополнительную согласную букву «Н», что позволяет считать валидными оба названия.

Детально изучив обширный цестодологический материал, Хоберг [7] значительно исправил и дополнил текст описания *Lateriporus australis* Jones et Williams, 1967, и *L. mawsoni* Prudhoe, 1969, обратив внимание на тонкие детали строения репродуктивных органов. Было установлено, что молодая матка сетевидная, а не мешковидная, что свойственно латеропорусам. Яичник многостлостный, также закладывается в виде грубой сети, а наружная оболочка яиц с длинными филаментами. Он вполне обоснованно удалил оба вида из рода *Lateriporus* и описал новый род *Reticulotaenia* Hoberg, 1985, который, по его мнению, наиболее сходен с *Lateriporus* Fuhrmann, 1907, и *Dilepis* Weinland, 1858 (с. 319), с чем невозможно согласиться. Эти таксоны не проявляют тесных родственных связей ни между собой, ни с ретикулотенией. Более того, они представляют три разных трибы: *Dilepidini* Fuhrmann, 1907, *Lateriporini* Spassky 1977, и *Anomotaeniini* Spassky, 1980. К последней мы относим и ретикулотению. Автор рода это сопоставляет также с родами *Anomolepis* Spassky Yurpalova et Kornushin, 1968, и *Malika* Woodland, 1929, которые значительно ближе подходят к ретикулотении, чем *Dilepis* и *Lateriporus*, но все же не могут быть сведены с нею в один род. Однако валидность рода *Reticulotaenia* еще нельзя считать доказанной. Дело в том, что в грибе аномотении значатся и другие роды, которые морфологически и экологически от нее отличить очень трудно.

В момент первоописания триба *Anomotaeniini* содержала 14 родов дилепидид, большинство с сетевидной маткой, стилетообразными крючьями и веретеновидными яйцами, наружная оболочка которых переходит в длинные боковые филаменты, свидетельствующие о принадлежности промежуточного хозяина к числу обитателей водной среды. Дефинитивным хозяином аномотении служат гидрофильные птицы, главным образом кулики, но отдельные роды представляют гельминтов чистиков (*Alcataenia*), чаек (*Rissotaenia*), пастушков (*Rallitaenia*) и авдоток (*Stenovarica*).

Взгляды ученых на систематическое положение авдоток (*Burtinidae*) расходятся. Ранее их относили к отряду куликов (*Charadriiformes*), а в последние годы некоторые орнитологи их причисляют к отряду дроф (*Otidiformes*). Однако нельзя не заметить, что по характеру цестодофауны они явно тяготеют к куликам. Более того, у них нет ни одного вида, ни одного рода цестод, свойственных и дрофам. Хотя существуют свои специфические, присущие только авдоткам, роды дилепидид — *Burtinotaenia* Spassky et Spasskaja, 1965, *Stenovarica* Spassky et Borgarenko, 1973, но последняя морфологически очень близка дилепидидам куликов и до недавнего времени ви-

ды стеноварии находились с ними в составе одних и тех же родов (*Anomotaenia Ligea* или *Paricterotaenia*). Имеются общие для куликов и авдоток роды и даже виды дилепидид и прогинотениид, но у авдоток нет ни одного общего с дрофами надвидового таксона, даже нет общих семейств и подсемейств ленточных гельминтов, хотя авдотки и дрофы иногда встречаются не только в одних и тех же стациях, но даже в одном и том же биотопе, что мы наблюдали в 1956 году в период работы Союзной гельминтологической экспедиции АН СССР в Туве. Вероятно, надо еще раз сопоставить и внимательно проанализировать филогенез авдоток, дроф и куликов.

Пересмотрев систематическое положение дилепидидных цепней подсемейства *Monopylidiinae*, считаем возможным уточнить список родов трибы *Anomotariini*. Сегодня в этом списке могут быть названы: *Anomotaenia* Cohn, 1900; *Alcataenia* Spasskaja, 1971; *Angularella* Strand, 1924; *Anomolepis* Spassky, Jurpalova, Korniushev, 1967; *Arctotaenia* Loewenberg, 1890; *Cinctotaenia* Macy, 1973; *Dichoanotaenia* Lopez-Neyra, 1944; *Fuhrmanolepis* Spassky et Spasskaja, 1965; *Nototaenia* Jones et Williams, 1957; *Raillitaenia* Spassky et Spasskaja, 1974; *Rauschitaenia* Borgarenko et Gomilovskaja, 1979; *Reticulotaenia* Hoebert, 1985; *Rissotaenia* Spasskaja, 1972; *Spasskytaenia* Oschmarin, 1956; *Stenovarta* Spassky et Borgarenko, 1973; *Taeniarhynchaena* Burt, 1983; *Trichocephaloides* Sinitzin, 1896.

В списке правомочных родов не значится *Borgarenkolepis* Spasskaja et Spassky, 1977, сведенная [6] в синоним *Cinctotaenia* Macy, 1973, и *Laritaenia* Spasskaja et Spassky, 1971, включенная Галкиным [1] в состав рода *Anomotaenia* Cohn, 1900. С другой стороны, еще не доказана валидность упомянутых в приведенном списке *Dichoanotaenia* Lopez-Neyra, 1944, и *Taeniarhynchaena* Burt, 1983, которые не дифференцированы от рода *Anomotaenia*, но последний стал слишком громоздок, особенно в изложении Шмидта [8], содержит цестод разных надродовых таксонов и подлежит радикальной перестройке.

Возможно, что к этой же трибе относятся *Gruitaenia* Spassky, Borgarenko et Spasskaja, 1971, *Neocyclus* Underwood, 1936, и *Vitta* Burt, 1934, но пока остаются неизвестным строение их лярвоцисты и характер жизненного цикла, что затрудняет определение подсемейства.

Чтобы разрешить вопрос о валидности *Reticulotaenia* Hoebert, 1985, надо составить новый дифференциальный диагноз, где отразить ее отношение к цестодам трибы аномотениин, в частности к таким родам цестод куликов, как *Fuhrmanolepis* Spassky et Spasskaja, 1965, и *Taeniarhynchaena* Burt, 1983, типовые виды которых на хоботке несут однорядную корону из 10 мелких стилетообразных крючьев.

Taeniarhynchaena micropalatae Burt, 1983 (типовой вид), в свою очередь, едва отличима от *Trichocephaloides belogurovi* Spasskaja et Spassky, 1978 (паразит бекаса (*Capella gallinago*) Дальнего Востока),

непомерно длинный хоботок которого также раздвоен на конце и вооружен простой короной из 10 мелких стилетообразных крючьев. Виды, вероятно, разные (хотя очень близкие), но род безусловно один и тот же. К этому же роду, по-видимому, относится и *Trichocephaloides birostrata* Clerc, 1906, от куликов СССР, дистальный конец хоботка которого также рассечен и несет однорядную корону из 14—16 небольших стилетообразных крючьев, а яйца с боковыми полярными филаментами. Для подтверждения валидности рода *Taeniarkhynchena* Burt, 1983, потребуются новые данные о морфогенезе половозрелых особей и лярвионисты упомянутых цепней.

Наиболее характерной чертой строения *Reticulotaenia* Hoberg, 1985 является сетевидная структура яичника и матки в сочетании с наличием полярных (боковых) филаментов у наружной оболочки яиц. Среди гельминтов гидрофильных птиц существуют и другие виды цестод разных родов *Spasskytaenia* Oschmarin, 1956 (по данным Спасского и Корнюшина [4]; *Gruitaenia* Spassky, Borgarenko, Spasskaja, 1971, *Cinctotaenia* Macy, 1973 (по данным) Georgiev et Genvy, 1976], у которых яичник и матка также сетевидные. Это не случайное совпадение, а показатель генетического родства и принадлежности к одной трибе *Anomotaeniini* Spassky, 1980. Однако упомянутые три рода отличаются двурядным расположением хоботковых крючьев, и объединять ретикулотецию с любым из них мы воздерживаемся.

Reticulotaenia следует также дифференцировать от рода *Fuhrmanolepis* Spassky et Spasskaja, 1965, у *F. decacanthu* (Fuhrmanns 1913) (типовой вид) на хоботке простая корона из 10 стилетообразных крючьев, судя по расположению яиц, матка сетевидная; строение оболочек яиц и среднего участка молодого яичника недостаточно детально описаны, но у *F. averini* Spassky et Yurpalova, 1967 наружная оболочка яиц с длинными боковыми филаментами, как у ретикулотеции, а промежуточным хозяином служат ракообразные [5]. Возникает мысль об идентичности этих двух родов, к тому же дефинитивным хозяином в обоих случаях служат кулики.

По строению лярвионисты типа криптоцерка, формирующего за счет фрагментов церкомера дополнительную мякотную оболочку, и морфологии имагинальных форм мы относим трибу аномотении к подсемейству *Monopylidiinae* Witenberg, 1932, вместе с трибами *Monopylidiini* Witenberg, 1932, *Amoebotaeniini* Spassky, 1979, *Choanotaeniini* Mathevossian, 1963, и др.

Шмидт [8] объединяет *Fuhrmanolepis*, *Anomolepis* и *Erschovilepis* Mathevossian, 1963, с родом *Dilepis* Weinland, 1958, а в синонимах рода *Lateriporus* Fuhrmann, 1907, указывает *Fuhrmanacanthu* Spassky, 1966, хотя перечисленные роды принадлежат разным надсемействам: *Lateriporus* — надсемейству *Dipylidioidea* Siles, 1896, *Fuhrmanacanthu* — надсемейству *Hymenolepidoidea* Perrier, 1897.

Мы восстанавливаем самостоятельность каждого из перечисленных здесь родов. При этом *Dilepis* остается во главе семейства *Dilepididae* Fuhrmann 1907, его номинативного подсемейства и трибы; роды *Fuhrmanolepis* и *Anomolepis* из подсемейства диплепидии

переводим в подсемейство *Monopylidiinae* в составе трибы аномотенини. Род *Erschovilepis*, объединяющий гельминтов микромаммалий отряда *Insectivora*, исключаем из трибы *Dilepidini* и одноименного подсемейства и помещаем в подсемейство монопилидин в рамках трибы *Molluscotaeniini* Spassky, 1977, состоящей из паразитов млекопитающих. Промежуточный хозяин и тип строения цестоды ершовилеписа еще не установлен, но по морфологии половозрелых особей он сходен с *Molluscotaenia* Spassky et Andrejko, 1969, личинки которой такого же типа (криптоцерк), как и у монопилидин, паразитирующих у птиц. Нет нужды доказывать, что виды разных триб и подсемейств не могут находиться в границах одного и того же рода, потому предложенная Шмидтом [8] синонимика совершенно неприемлема.

Яичник и матка в виде широкой сети имеется также у *Arosteolina* Neiland, 1955, инвазирующей сухопутных тропических птиц Центральной Америки, эти цестоды отличаются отсутствием хоботка и крючьев.

У *Panixia*, *Malika*, *Capsulata*, зрелые яйца которых заключены в фиброзные капсулы, молодая матка сетевидного типа. Хотя все эти цестоды паразитируют у куликов и несомненно имеют с аномотенинами общее происхождение, но они достаточно обособились от них. Их онтогенез значительно усложнился путем экиболнии (надставки стадий), и функция медуллярной паренхимы усложнилась, особенно у многочисленных видов рода *Panixia* (явление расширения функций). В ее созревающих маточных члениках за счет паренхимы формируются голостетевые одностебельные капсулы, которые не только защищают зародыш от неблагоприятных воздействий и период его пребывания во внешней среде, но и, очевидно, служат приманкой для промежуточного хозяина, подобно мякоти плода вишни для воробьиных птиц. Перечисленные роды отнесены к трибе *Panixiini* Spassky, 1977, и упоминать их в дифференциальном диагнозе ретикулютений нет особой надобности.

Существует еще одна группа монопилидин с сетевидными яичником и маткой. Речь идет о видах *Choanotaenia* Railliet, 1892, от домашних и диких куриных птиц, дневных хищников, они изредка встречаются и у грызунов. Но эти цестоды, как и аростелины, паразитируют у сухопутных птиц и относятся к категории первичных атмобионтов, тогда как все аномотенины—вторичные амфибионты, использующие в качестве промежуточного хозяина водобитающих беспозвоночных. Тесных родственных связей с сухопутными видами *Choanotaenia* аномотенинины, очевидно, не имеют.

Роль связывающего звена между ними могут играть монопилидины рода *Dictymetra* Clark, 1952, syn.: *Lapwingia* Singh, 1952, которые, как и настоящие аномотенины, обитают в кишечнике куликов. Они обладают сетевидной маткой и пучком длинных атриальных щетинок, характерных для *Choanotaenia* Railliet, 1892, *Liga* Weinland, 1857, *Uncinia* Skrjabin, 1914. По этой причине диктиметра включена в трибу *Choanotaeniini*, куда вошли и первичные амфибионты (цесто-

ды куриных, хищных птиц, дятлов и микромаммалий), и вторичные амфибии.

В итоге проведенного анализа оказалось, что *Reticulotaenia* Huberg, 1985, далека от родов *Dilepis* и *Lateriporus* (все они относятся к разным трибам — *Anomotaenitini*, *Dilepidini* и *Lateriporini* — разных подсемейств — *Dilepidinae* и *Monopylidiinae*) и очень близка (почти идентична) роду *Fuhrmanolepis* Spradsky et Spradskaja, 1975, который не был отмечен в ее дифференциальном диагнозе (как и другие близкие роды трибы *Anomotaenitini*). Валидность рода *Reticulotaenia* требует подтверждения.

К ретикулотенини близко подходит и род *Taeniarhynchaena* Burl, 1983, типовой и единственной вид которого почти не отличим от *Trichocephaloides belogurovi* Spradskaja et Spradsky, 1978, и должен относиться с ним к одному и тому же роду, а разнородность вершинных хоботка характерна для рода *Trichocephalodes*. Для видов *Reticulotaenia* Huberg, 1985, и *Taeniarhynchaena* Burl, 1983, мы не создаем новых комбинаций и представляем авторам этих родов возможность самим уточнить их родовые определения. Но независимо от решения этих вопросов упомянутых гельминтов хуликов из подсемейства *Dilepidinae* мы переводим в надсемейство *Monopylidiina*, куда входит и род *Nototaenia*, представленный в определителе Шмидта [8] всего одним типовым видом. Мы возвращаем в его состав *Nototaenia celer matus* (Deblock et Rose, 1973) Sp-Ja et Sp-y, 1978; *N. oophorae* (Belopoldskaja, 1971) Sp-Ja et Sp-y, 1978; *N. brevis* (Linstow, 1881) Sp-Ja et Sp-y, 1978.

Внесены небольшие изменения в список родов трибы *аномотенини*: включены роды *Rissotaenia*, *Cinlotaenia*; *Reticulotaenia*, *Taeniarhynchaena*, изъята *Laritaenia*, ставшая синонимом рода *Anomotaenia*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаякин А. К. Паразитология, 14, 5, 427—438, 1980.
2. Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц СССР. Диссидиды личинофильных птиц. 315. М., 1978.
3. Спасский А. А., Спасская Л. П. Изв. АН СССР, сер. биол. и хим. наук, 6, 53—63, М., 1980.
4. Спасский А. А., Корнюшин В. В. Докл. АН СССР, 198, 5, 1232—1234.
5. Томиловская Н. С. Паразитические организмы северо-востока Азии. 224—232, Владивосток, 1975.
6. Georgiev B. I., Denkov T. Parasitol. Hung., 14, 41—61, 1985.
7. Huberg E. P. Journal Parasitol., 7(3), 313—26, 1975.
8. Schmidt G. D. Handbook of tape worm identification. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, 675, 1986.

Поступило 5.I 1991 г.

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ПЛОСКОГОРНОЙ ПОЛЕВКИ ШИДЛОВСКОГО— *MICROTUS SCHIDLOVSKII*, ARGYROPULO 1933 (RODENTIA, CRICETIDAE) ИЗ ЗАПАДНОЙ АРМЕНИИ

М. Р. АХВЕРДЯН*, Н. Н. ВОРОНЦОВ**, Е. А. ЛЯПУНОВА**

*Институт зоологии АН РА, Ереван, **Институт биологии развития АН СССР, Москва

Представлены результаты кариологического анализа плоскогорной полевки Шидловского— *Microtus schidlovskii* Argyropulo и обсуждается вопрос о ее видовой самостоятельности. Хотя группа «socialis» характеризуется хромосомной однородностью (у всех представителей из различных точек географического ареала известно только $2n-NF=62$), тем не менее в популяции *M. schidlovskii* обнаружены две особи с $2n-NF=60$. Отмечается, что в группе «socialis» темпы морфологической эволюции опережают хромосомную. На основании полученных результатов делается вывод о том, что *M. schidlovskii* относится к «socialis», а не «guentheri» и является самостоятельным видом.

Անալիզը ներկայացված է Կարմիրհարթավայրի Հիդլովսկու, Գարյոպուլոյի *Microtus schidlovskii* Argyropulo կարիոտիպիկական վերլուծության արդյունքները և քննարկվում է նրա տեսակային ինքնուրույնության հարցը: Չնայած «socialis» խումբը բնութագրված է քրոմոսոմային միասնարրությամբ (ընդամենը ներկայացվածների մոտ ախարհագրական արեալի տարրեր կետերից, հայտնի է միայն $2 \cdot NF=62$), այնուամենայնիվ «socialis» պոպուլյացիայում հայտնաբերվել է նրկու տեսակայինների $2 \cdot NF=60$ կարիոտիպով: Նշվում է, որ «socialis» խմբում նեոտեսակային էվոլյուցիայի արագությունը գերազանցում է քրոմոսոմայինին: Ստացված արդյունքների հիման վրա ենթադրություն է արվում այն մասին, որ *M. schidlovskii* պատկանում է «socialis» այլ ոչ թե «guentheri» խմբին և հանդիսանում է ինքնուրույն տեսակ:

The results of the karyological analyses of tableland voles of Schidlovskii *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 have being given and the question of its species independence is being discussed. Although the group «socialis» is characterized with chromosomes homogenous (the whole individuals from different points of geographic area have only $2n-NF=62$), nevertheless two individuals with $2n-NF=60$ have found in the population *M. schidlovskii*. It is noted that the rates of morphological evolution passes ahead chromosomal in the «socialis» group. Based on the receiving results the following conclusion is done— *M. schidlovskii* is the independent species.

Полевки плоскогорная—хромосомы

Номսեկադուրնայն Զեմեչաննայն

Споры вокруг таксономического статуса плоскогорной полевки *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 возникли еще в начале 30-х годов, и до последнего времени среди систематиков не было единого мнения относительно ее видовой принадлежности и самостоятельности. Впервые плоскогорная полевка была обнаружена на территории

Армении в 1916 г. экспедицией Зельской опытной станции. Небольшое число животных было отловлено из Налбандской котловины и условно принято за *Microtus guentheri* Danford et Alston. В 1933 г. Арсиропуло [4] описал ее как *M. colchicus schidlovskii* Argyropulo. Однако в связи с тем, что термин "*colchicus*" был *nomen proprium* (кустарниковые полевки группы *Pitymys* была описана в 1914 г. как *Microtus (Arbustorum) rubellianus colchicus* Schidlovskii, Арсиропуло отказался от этого наименования и исправил его в 1935 г. [1] на *M. schidlovskii*, а в 1941 г. редуцировал ее к виду *Microtus socialis* alius [2]. Так как морфологический анализ показал более тесное сходство *M. schidlovskii* с малоазийской полевкой *M. guentheri*, чем с *M. socialis*, то впоследствии Шидловский [13] высказал мнение о том, что в этом районе на Налбандской и Ленизнаканской котловинах расположена часть ареала полевки из группы "*guentheri*" с неясными взаимосвязями между рассматриваемыми видами. Даль [9] также считал плоскогорную полевку Шидловского подвидом *M. guentheri* и отмечал ее приуроченность к степям и луговым степям Малой Азии и Закавказья, тогда как Громов [7] относит *M. schidlovskii* как подвид к *M. socialis*, но допускал, что она близка к самостоятельному виду *M. guentheri*. У Огнева [11] плоскогорная полевка фигурировала как *M. socialis schidlovskii*. На основании сравнительного изучения поведения *M. socialis* и *M. guentheri* (= *M. schidlovskii*) в лабораторных условиях Айрумян и др. [3] выделяли плоскогорную полевку в самостоятельный вид. Таким образом, различные авторы считают *M. schidlovskii* либо мелкой формой *M. guentheri*, либо подвидом *M. socialis*, либо самостоятельным видом, родственником мелким *socialis* Сирии и Ливана [8].

В предшествующих исследованиях были подробно описаны ареалы *M. guentheri*, *M. socialis* и *M. schidlovskii* [6, 9, 11, 13, 15, 23, 24]. Следует отметить лишь то, что *M. s. binominatus*, подвид аллопатрический *M. schidlovskii*, в Армении обитает на высотах 601—1400 м над ур. м. (восток и юго-восток), тогда как *M. schidlovskii* — на высотах 1400—1700 м над ур. м. (Западная Армения) [9]. *M. schidlovskii* представляет собой горный изолят, обособление которого было связано с подъемом Армянского нагорья в четвертичном периоде при сохранении ксерофитных группировок на отдельных его участках [6].

Данных по кариологии общественных полевок мало. В 50-х годах Маттеи описал кариотипы *M. guentheri* и *M. irani* — 2n=54 [20, 21]. Позднее была сделана дифференциальная окраска хромосом *M. guentheri* [15]. Громов и Палаков [8] на основании устного сообщения Г. Г. Фейгина приводят данные кариотипа *M. paradoxus* — 2n=62. Такое же диплоидное число известно для *M. s. nikolaevi* и *M. s. parvus* [10], *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* [4]. Несмотря на кариологическое сходство, закавказские *M. socialis* существенно отличаются друг от друга по морфологическим, экологическим и этологическим признакам, на закономерность которых указывали многие исследователи [3, 5, 8, 9, 11, 13]. При общем сходстве в окраске тела с другими формами *M. socialis*, *M. schidlovskii* характеризуются более темным

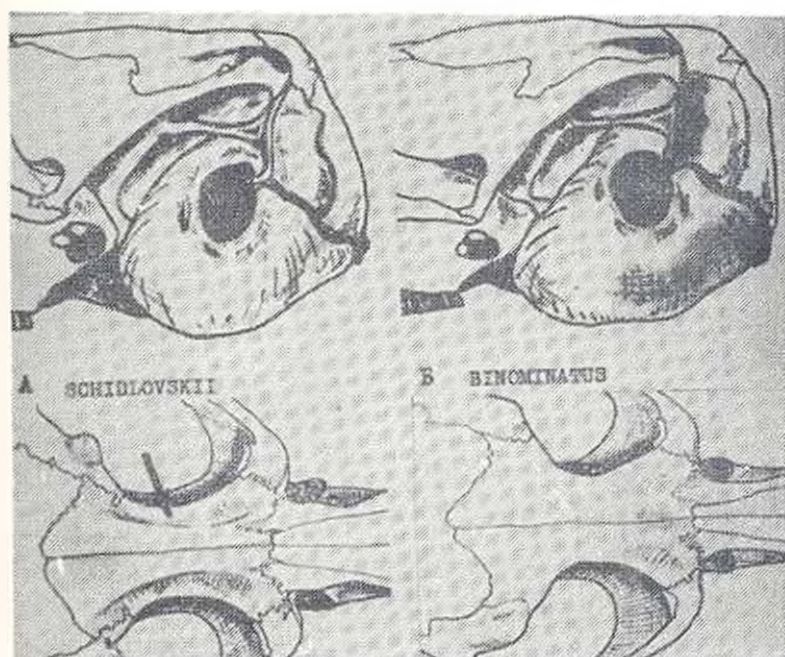


Рис. 1. Черепные отделы двух форм общественных полевок Закавказья. А. *M. s. schidlovskii*—мелкие слуховые барабаны и наличие межслухового гребня (стрелка); Б. *M. s. binominatus*—крупные слуховые барабаны и отсутствие межслухового гребня.

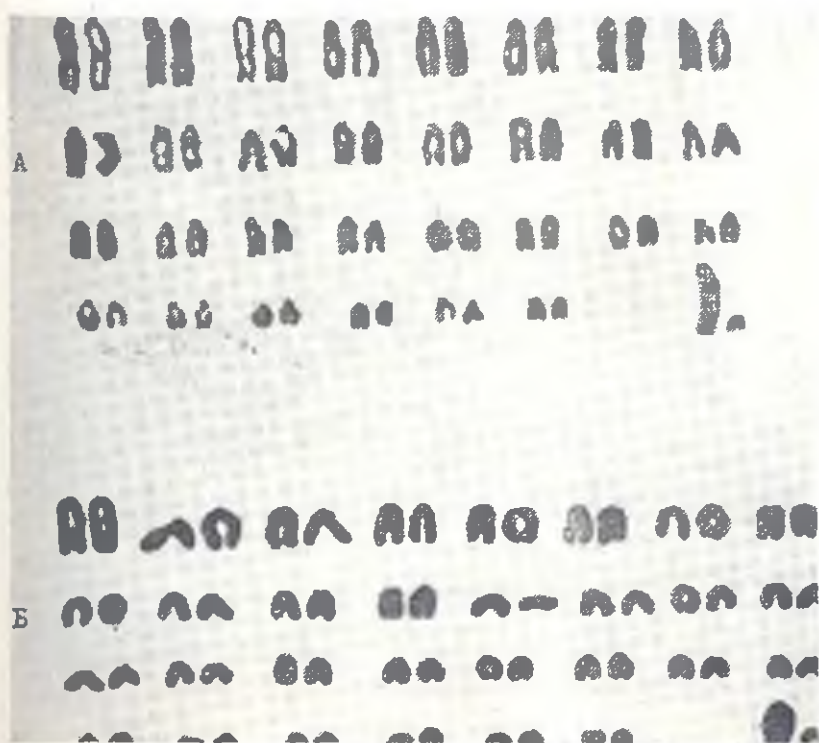


Рис. 2. Карิโอциты гамет общественных полевок ($2n = NF = 62$). А. *M. s. binominatus* (№21395, окрестности с. Нарывакар, севернее г. Берда 12 км); Б. *M. s. schidlovskii* (№21398, окрестности с. Мастера, севернее г. Талина, 6 км). Все животные из Армении.

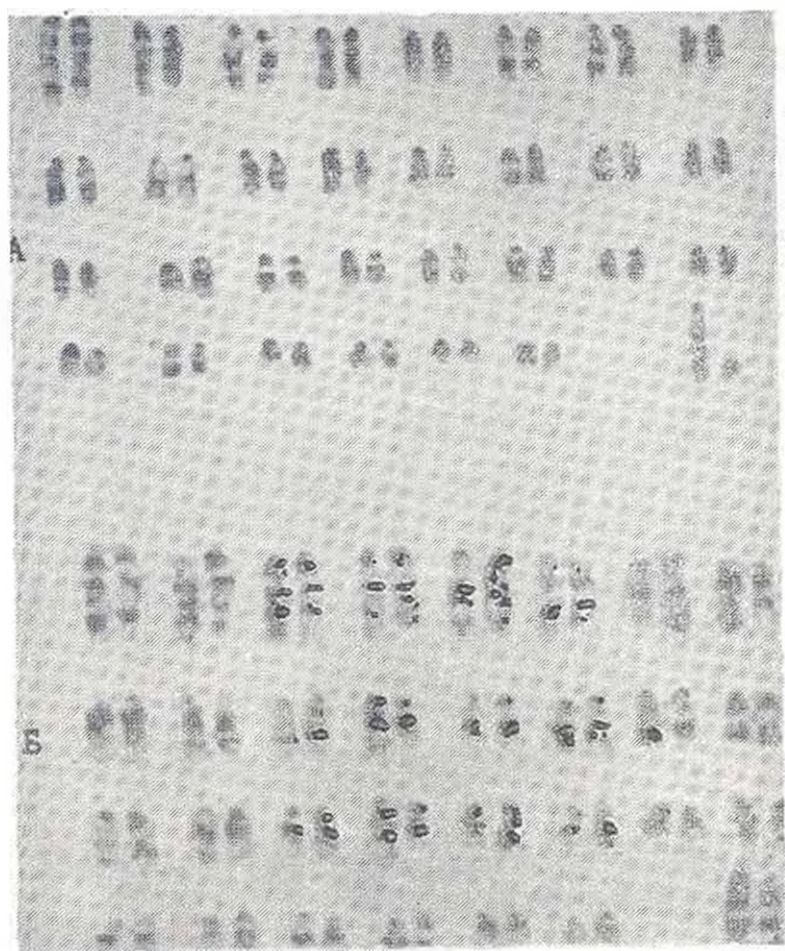


Рис. 3. G-окраска кариотипов общественных полвок: А) *A. M. schidlooski* (№ 2139), ♂, окрестности с. Маджара; Б) *A. M. s. bi-nomialis* (№ 21421), ♂, окрестности с. Наручакир. Все животные из Армении.

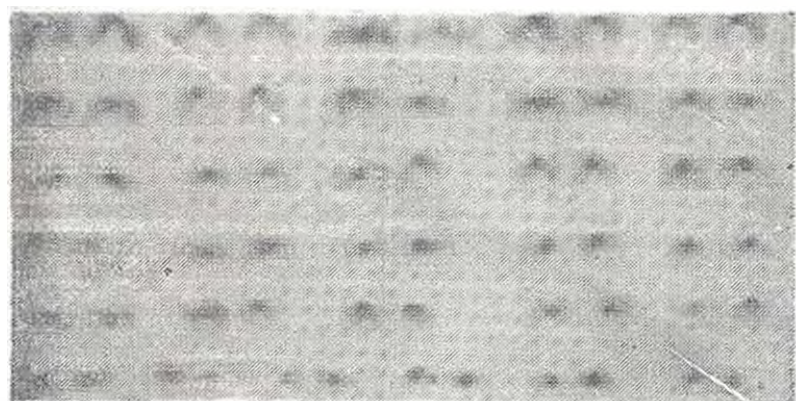


Рис. 4. С-окраска кариотипа общественной полвки из окрестности с. Мерик (№ 22733), ♀, Гялян, Азербайджан; $2n = 2X = 62$. У общественных полвок из других точек зрения не обнаружено отличий в локализации блоков С-гетерохроматина. Половые хромосомы не выделены.



Рис. 5. Тотальный препарат СЖ из сперматоцита *M. schellenbergi* с $2n = NF = 60$ (№ 23158, ♂, окрестности с. Маастара, севернее г. Галина 6 км, Армения). А. Обилие под 29 СЖ—бивалентов и дисъюнкции хромосом Х и Y—хромосомы (увел. 1,2 тыс.). Б. Дисъюнктивный положение хромосомы (фрагмент, увел. 10 тыс.).

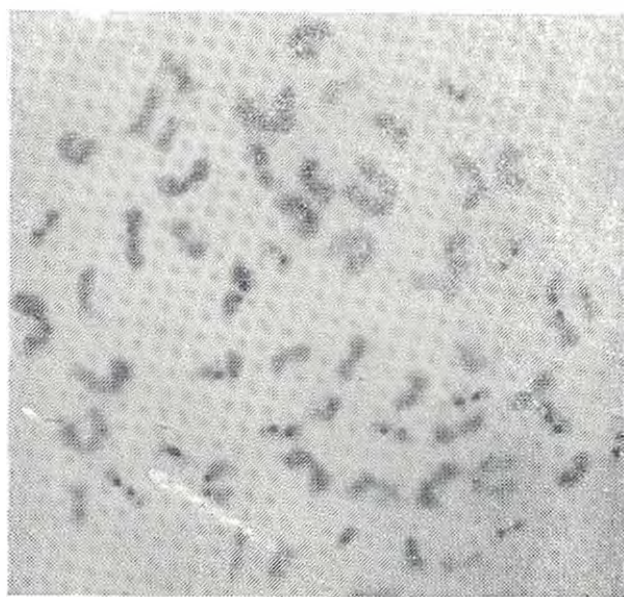


Рис. 6. Ag-NOR's-окраска хромосом самца *M. schidlovskii* ($2n=NF=60$) из окрестностей с. Мастара, Армения. Нами не обнаружено существенных различий в локализации и количестве ядрышковых организмов от общественных полевок с $2n=NF=62$ из других точек ареала. Половые хромосомы не выделены.

мехом. Существенны черепные отличия. Наиболее четкие признаки — мелкие слуховые барабаны у *M. schidlovskii* и более широкое межглазничное пространство у *M. s. binominatus* (рис. 1, А, Б). В строении жевательной поверхности верхних и нижних коренных зубов между *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* существенных отличий нет.

Экологические различия между *M. s. binominatus* и *M. schidlovskii* заключаются в том, что у первых большие сложные норы, в которых бывает до 10 гнездовых камер, до 44 наружных отверстий [9]. У *M. schidlovskii* норы проще. Обнаружены различия в продолжительности беременности, в размере помета, в длительности продуктивного периода и возрасте самок, приступающих к размножению [5, 9]. Экологические различия между *M. s. binominatus* и *M. schidlovskii* и их вертикальная приуроченность напоминают ситуацию с разными формами *M. guentheri*: в Греции этот вид живет в глубоких долинах, а в Ливане достигает высоты 2100 м [20, 23].

Материал и методика. Материалом служили плоскогорная полевка Шидловского *Microtus schidlovskii*, Аргуньско-1933 и закавказская общественная полевка *M. socialis binominatus* Ellerman, 1941. Материал собран во время летних и осенних полевых сезонов 1984—1987 гг. в составе экспедиционных отрядов Института биологии развития им. П. К. Кольцова АН СССР и Института зоологии АН Армении. Изучено 52 животных из 7 точек (таблица). Хромосомные пре-

Точки отлова животных, число исследованных особей и число хромосом для *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus*

Вид (подвид)	Точки отлова	Количество ♂	Количество ♀	Итого живот- ных
<i>Microtus schidlovskii</i> 2n = NF = 62 2n = NF = 60	Армения, окрестности с. Мастара (севернее г. Ташина 6 км)	7	5	12*
	Армения, окрестности с. Нор Кянк (с-з г. Артика 4 км)	8	5	13
<i>M. socialis binominatus</i> 2n = NF = 62	Армения, окрестности с. Паравакар (севернее г. Бердз 12 км)	6	3	9
	Армения, окрестности с. Вохчаберз (ю-в г. Еревана 6 км)	—	1	1
	Армения, окрестности с. Багратшен (южнее г. Агрум 6 км)	5	4	11
	Азербайджан, окрестности с. Азрик, Галмш	1	2	3
	Азербайджан, поселок с. Дашам 1/4 км	1	—	1

* Среди 12 животных *M. schidlovskii* две полевки имели кариотип 2n = NF = 60.

параты готовились по стандартной методике из клеток костного мозга [17], сделаны дифференциальная окраска хромосом—G, C, Ag-NOR и [18, 25, 26]. У двух особей *M. schidlovskii* исследованы мейотические хромосомы (спинальные комплексы) с применением электронного микроскопа [16].

В этой статье мы не приводим обсуждения результатов гибридизации *M. schidlovskii* × *M. s. binominatus* и анализа СК стерильных самок первого поколения и считаем целесообразным опубликовать их в следующей работе. Однако эти результаты учтены при формировании выводов данной статьи.

Экспериментальная часть. Описание кариотипов и дифференциальная окраска хромосом.

Диплоидное число у *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* одинаково и равно 62. Все хромосомы в наборе представлены акроцентриками, образующими плавно убывающий по величине ряд (рис. 2). Половые хромосомы трудно выделить, но по результатам анализа СК X-хромосома—крупный акроцентрик, примерно второй по величине в наборе, Y-хромосома—одна из мелких акроцентрических хромосом.

Дифференциальная окраска не позволила установить отличий между кариотипами двух форм. G-окраска в целом показала идентичность хромосом *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* по рисунку полюс (рис. 3). Блоки прицентромерного гетерохроматина (C-окраска) присущи всем хромосомам набора, в том числе и половым хромосомам (рис. 4). Число ядрышковых организаторов (Ag-NOR's-окраска) довольно велико у обеих форм и равно 18—20. Они всегда локализованы в прицентромерной области хромосом.

При анализе хромосомных наборов *M. schidlovskii* у двух особей из окрестностей с. Мастара (в 6 км севернее г. Талина), мы обнаружили кариотипы с диплоидным числом меньшим, чем 62. Анализ митотических препаратов хромосом этих животных показал, что в подавляющем большинстве случаев метафазные пластинки имели 60 хромосом. Но оставались сомнения, связанные с технической стороной метода (возможные потери хромосом) и с тем, что для группы «*socialis*» не известен полиморфизм, связанный с уменьшением или увеличением числа хромосом. Поэтому обнаруженный факт был подвергнут тщательной проверке. Были приготовлены препараты мейотических хромосом одного из таких животных. Изучение СК подтвердило существование в природе 60-хромосомных особей—в пахитене мейоза было обнаружено 29 бивалентов и обособленно расположенные гетерохромосомы (рис. 5).

Была проведена дифференциальная окраска хромосом 60-хромосомных животных. К сожалению, небольшое число исследованных метафазных пластинок и невысокое качество большинства G-окрашенных препаратов не позволили тщательным образом сравнить кариотипы 60- и 62-хромосомных *M. schidlovskii* и установить, какая хромосомная пара подверглась транслокации. C-окраска не выявила существенных отличий от 62-хромосомной формы. Ag-NOR's-окраска показала, что около 20 хромосом набора в прицентромерной области имеют ядрышковые организаторы (рис. 6).

Обсуждение. Изучение процесса дифференцировки в группе общественных полевок Закавказья на примере *M. schidlovskii* и *M. s.*

binominatus позволило получить ответы на некоторые вопросы, связанные с эволюцией этой группы, в том числе вплотную подойти к определению таксономического статуса *M. schidlovskii*. Как уже отмечалось, между исследуемыми формами «*socialis*» существуют значительные морфологические различия. В то же время результаты кариологического анализа показали идентичность хромосомных наборов *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus*. Таким образом, в данном случае темпы морфологической эволюции значительно опережают хромосомную. По-видимому, немаловажную роль в морфологической дифференцировке *M. schidlovskii* сыграла ее длительная географическая изоляция, сказавшаяся на экологической, этологической и генетической обособленности вида. Трудно заключить, каким образом происходило видообразование, но ясно, что географическая изоляция прервала поток генов между изолированными популяциями и обусловила генетическую дивергенцию, произошедшую задолго до морфологических изменений.

Анализ хромосомных наборов позволил также сделать заключение, что *M. schidlovskii* принадлежит к группе «*socialis*», ($2n = NF = 62$), а не «*guentheri*» ($2n = 54$, $NF = 56$) [15, 21], как склонны были считать некоторые исследователи [9, 13], выявил 60-хромосомные особи, существование которых в природе было доказано во многом благодаря изучению СК мейотических хромосом и применению электронного микроскопа. Можно предположить, что появление 60-хромосомных *M. schidlovskii* из 62-хромосомных (карнотипы у обеих форм представлены только акроцентрическими хромосомами) произошло путем tandemных слияний хромосом без существенных потерь хромосомного материала. Известны три типа tandemных слияний: теломерные, центромерные и центромерно-теломерные [12, 19]. Во всех случаях происходит инактивация одной из центромер, что и определяет морфологию вновь образованной хромосомы. В случае с *M. schidlovskii*, по всей видимости, произошло центромерно-теломерное слияние двух пар аутозом.

Группа «*socialis*» характеризуется хромосомной однородностью. Одинаковое диплоидное число и морфология хромосом — $2n = NF = 62$ — присущи всем изученным ныне формам, за редким исключением отдельных особей *M. schidlovskii* с $2n = NF = 60$. Нельзя исключить, что среди плоскогорных полевых Шидловского 60-хромосомные экземпляры встречаются постоянно, однако существование «чистых» 60-хромосомных популяций этого вида представляется маловероятным.

Несмотря на хромосомную однородность, в группе «*socialis*» существуют четкие морфологические отличия между формами, а *M. paradoxus* и *M. schidlovskii* считаются самостоятельными видами [3, 10]. Полученные нами результаты не оставляют сомнений в видовой самостоятельности последней. Для таксономической оценки других форм полевых этой группы требуется тщательный гибридологический и кариологический анализ и возможно, что в дальнейшем они также получат видовой статус.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аргиропуло А. И. Тр. Азерб. микроб. ин-та, 5, 1, 1935.
2. Аргиропуло А. И. В кн.: Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Определитель грызунов Фауна СССР. Млекопитающие, 1—241, М.—Л., 1941.
3. Айрумян К. А., Папанян С. Б., Матевосян Л. А. В кн.: Групповое поведение животных, II Всесоюзн. конфер. по поведению животных, 9—11, М., 1976.
4. Айрумян К. А., Ахвердян М. Р., Воронцов Н. И., Иванский С. Б. Тез. докл. IV съезда Всесоюзн. териол. общ., 1, 42—44, М., 1986а.
5. Айрумян К. А., Папанян С. Б., Матевосян Л. А., Айвазян С. А. Зоол. сборник, 20, 5—31, Ереван, 1986.
6. Верещасин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны, 1—703, М.—Л., 1959.
7. Громов И. М. В кн.: Громов И. М. и др. Млекопитающие фауны СССР, 1, 1—639, М.—Л., 1963.
8. Громов И. М., Поляков Н. Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae), 3, 8, 1—504, Л., 1977.
9. Дале С. К. Животный мир Армянской ССР, 1, 1—415, Ереван, 1954.
10. Зыков А. Е., Загородник И. В. Вестн. зоологии, 5, 46—52, 1988.
11. Ознев С. И. Звери СССР и прилежащих стран, 7, 1—706, М.—Л., 1950.
12. Раджабли С. И., Грифодатский А. С. В кн.: Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипа, 232—248, Новосибирск, 1977.
13. Шидловский М. В. Определитель грызунов Закавказья, 1—12, Тбилиси, 1962.
14. Argyropulo A. Zicht. Säugetierkunde, 8, 3, 1933.
15. Belcheva P. G., Peshev Ts. H., Peshev D. Ts. Genetica, 52, 53, 45—48, 1980.
16. Dresser M. E., Moses M. J. Chromosoma, 76, 1—22, 1980.
17. Ford C. E., Hamerton J. L. Stain Technol., 31, 247—251, 1956.
18. Goodpasture C., Bloom S. E. Chromosoma, 53, 37—50, 1975.
19. Hsu T. C., Pathak S., Chen T. R. Cytogenet. and Cell Genet., 13, 41—49, 1975.
20. Lewis R., Lewis J. H. J. Zool., 153, 45—70, 1967.
21. Matthey R. Rev. Suisse Zool., 60, 225—283, 1953.
22. Matthey R. Rev. Suisse Zool., 64, 39—71, 1957.
23. Niehammer J., Krapp F. Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden. Acad. Verlag., 2, 1, 1—649, 1982.
24. Osborn D. J. J. Mammology, 43, 515—529, 1962.
25. Seabright M. Lancet, 2, 971—972, 1971.
26. Sumner A. T. Exp. Cell Res., 75, 304—306, 1972.

Получено 5.1 1991 г.

ПЛОСКОГОРНАЯ ПОЛЕВКА ШИДЛОВСКОГО *MICROTUS SCHIDLOVSKII* (RODENTIA, CRICETIDAE) САМОСТОЯТЕЛЬНЫЙ ВИД ФАУНЫ АРМЕНИИ

М. Р. АХВЕРДЯН*, Н. Н. ВОРОНЦОВ**, Е. А. ЛЯПУНОВА**

*Институт зоологии АН РА, Ереван

**Институт биологии развития им. Н. К. Колызова АН СССР, Москва

Обсуждаются результаты гибридизации *Microtus schidlovskii* × *M. socialis binomialis* и анализ синхтонемных комплексов гибридных самцов первого поколения. Все гибридные самцы F1 оказались стерильными. При возвратном скрещивании ни разу не было получено приплода. Одна из вероятных причин стерильности—большой процент клеток, в которых отсутствовала ассоциация между X- и Y-хромосомами. Гибридные самки F1 размножились, однако их плодовитость была снижена. Полученные данные позволяют утверждать, что изолированные популяции *M. schidlovskii* из Западной Армении являются самостоятельным видом, в которых процесс видообразования, по-видимому, уже завершен.

Բնօրինակում եւ *M. socialis binomialis* × *M. schidlovskii* չիր-
րիդիզացիայի և առաջին սերնդի չիրիդիզացիայի արդյունքի սինապտոմեմային կոմ-
պլեքսների վերլուծության արդյունքները: F1 սերնդի բոլոր չիրիդիզացիայի ար-
դյունքը աճում էին: Հակադարձ որսման ժամանակ զննում ոչ մի անգամ սերնդ
չի ստացվել: Ամուսնու հաջանական պատճառներից մեկը X- և Y-քրո-
մոսոմների միջև միավորում չունեցող բջջերի մեծ տոկոսի առկայությունն է:
F1 չիրիդիզացիայի իգերը բազմանում էին, սակայն նրանց պտղաբերական-
ընթացքը էականորեն նվազեցել է: Արձանական Հայաստանից *M. schidlovskii*
մեկուսացված պոպուլյացիաները հանդիսանում են ինքնուրույն տեսակ, որոնց
բնույթը, տեսակաբանական պրոցեսները արդեն ավարտվել են:

The results of hybridization of *Microtus schidlovskii* × *M. socialis binomialis* and analyses of synaptonemal complexes of the hybrid males of the first generation is discussed. All F1 hybrid males are sterl. The offspring was not received during the backcrossing. One of the probable reasons of the sterility is the large percent of the cell, in which associa-
tion between X- and Y-chromosomes was absent. F1 hybrid females were
bridging but their productivity was reduced. Received results together
with the preceeding investigations allow to assert that isolated populations
of *M. schidlovskii* from the Western Armenia were the independent
species in watch process of speciation and evolution.

Полсика плоскогорных—гибридизация—комплекс синхтонемных.

Настоящая работа является продолжением предшествующего иссле-
дования, в котором рассматривался вопрос о видовой самостоятель-
ности плоскогорной полевки Шидловского *Microtus schidlovskii* Argy-
ropoulos 1933 [1]. Обсуждаются результаты гибридизации *M. schidlovskii* × *M. socialis binomialis* и анализа синхтонемных комплексов (СК) гибридных самцов первого поколения (F1).

Гибридологический метод в систематических исследованиях
может быть с успехом применен при определении таксономического

(Вклейка к статье М. Г. Ахвердян и др.)



Рис. 1. Тотальный препарат синаптонемных комплексов 6-хромосомного гибридного самца F₁ (№ 23542), полученного от скрещивания *M. schidlovskii* (2n - NF = 63) и *M. binominatus* (2n = NF = 62). Каротини состоит из 28 биналентов, одного триалента (Т1) и полных хромосом. Стрелка указывает на короткое плечо акроцентрика (увеличение 2 тыс.).



Рис 2

Рис. 2. Мейотические хромосомы гибридного самца F_1 (№ 23125, 2n = NF 61). А. Тотальный препарат синаптонемных комплексов (увел. 12 тыс.); Б. Диссоциированные X и Y-хромосома. Стрелка указывает на возможную контактную концевыми участками Y-хромосома и ауто-сомного бивалента (фрагмент, увел. 13 тыс.)



Рис 3.

Рис. 3. Фрагменты мейотических препаратов хромосом гибридного самца F_1 (№ 23125). А. Формирование тривалента (увел. 13 тыс.); Б. Предполагаемая ассоциация X- и Y-хромосомы на одном конце (стрелка, увел. 13 тыс.); и В. Г. Диссоциированные половые хромосомы (увел. 13 и 20 тыс. соответственно).

ранга форм на уровне «вид—подвид» [7], для установления степени родства близких видов. По методу гибридизации, как и другие методы, ограничен в своих возможностях, и одиночные результаты достигаются лишь в случае получения стерильных гибридов или доказанной невозможности получения потомства между двумя скрещиваемыми формами [7]. Данные хромосомного анализа могут дополнить или опровергнуть причину, тем не менее не следует считать гибридных форм не во всех случаях. Например, известно, что представители некоторых родов имеют одинаковые диплоидные числа, однако гибридные самцы между ними стерильны [7]. Известно также, что между морфологически слабо различимыми видами возможны существенные различия в числе, форме и размерах хромосом [14—16]. В то же время сходство кариотипов само по себе не может служить доказательством видового единства, тогда как различия в диплоидных числах бесспорно свидетельствуют о видовой самостоятельности [2, 6], за исключением известных случаев хромосомного полиморфизма.

Попытка гибридизации плоскогорных полевок Индоловского и закавказских общественных полевок с целью выяснения их таксономического статуса была предпринята еще в 50-х годах Захаряном [3], который на основании полученных данных причисляет первых к *Microtus guentheri*. Позже скрещивание *M. schidlovskii* × *M. socialis binominatus* проводил Орлов [8], обнаруживший стерильность гибридных самцов первого поколения. В начале 80-х годов опыты по гибридизации *M. schidlovskii* × *M. s. b. nominatus* были продолжены Палаян в Ереване, в Институте зоологии АН Армении, с целью более углубленного изучения этологии и экологии этих видов в экспериментальных условиях, а также с целью выяснения их систематического статуса. Скрещивание показало стерильность гибридных самцов F₁ и фертильность самок [Палаян, личное сообщение; 5].

Вероятной причиной стерильности могло быть нарушение конъюгации аутосом или половых хромосом. Например, сцепление X-хромосомы с моносомными участками аутосом [11, 12]. Любое нарушение, связанное с инактивацией X-хромосомы, может лежать в основе блокирования сперматогенеза, а расположение аутосомного сегмента вблизи X-хромосомы может мешать нормальному расхождению аутосом к полюсам и явиться причиной нарушений в клеточном цикле [13].

Материал и методика. Материал собран в 1984—1987 гг. экспедициями Института зоологии АН Армении (Ереван) и Института биологии развития им. Н. К. Кольцова АН СССР (Москва). В опытах по гибридизации использовали полевок *M. schidlovskii* (окрестности с. Маггара, севернее г. Таллина 8 км) и *M. s. binominatus* (окрестности с. Баграташен, южнее г. Агрум 8 км). В питомнике ИБР АН СССР было сформировано 6 пар полевок в различных возрастах. Причем друг с другом скрещивались не только 62-хромосомные формы, но и 60-хромосомные *M. schidlovskii* с 62-хромосомными *M. s. binominatus*. Анализ сцепленных комплексов СК проведен у 7 гибридных самцов F₁, двое из которых имели 2n=NF-61 [10].

Результаты и обсуждение. Опыты по гибридизации нами были повторены в 1987 году в ИБР АН СССР. Результаты оказались сходными с таковыми предшествующих исследований [8, Палаян, лич-

ное сообщение]. Данные гибридизации одной пары между *M. schidlovskii* × *M. s. binominatus* приводятся в табл. 1. Плодовитость полевок оказалась высокой. Менее чем за десять месяцев было получено 8 приплодов общей численностью 35 животных, т. е. в среднем 4.37 детеныша на помет (табл. 1). Смертности в постэмбриональный

Таблица 1. Результаты гибридизации *M. schidlovskii* (♂) × *M. s. binominatus* (♀)

№ приплодов	Количество детенышей	Соотношение полов		Интервал между приплодами, дни
		♂	♀	
1	4	2	2	36
2	6	5	1	40
3	3	3	—	39
4	8	8	—	23
5	3	1	2	37
6	6	4	2	41
7	1	1	—	41
8	4	4	—	67
Всего	35	28	7	327
В среднем	4.37	3.5	0.87	40.87

период не наблюдали, детеныши быстро подрастали и в некоторых случаях взрослые гибриды несколько превосходили своих родителей по размерам. При возвратном скрещивании, в парах, где содержались гибридные самцы первого поколения, приплода получено не было, но гибридные самки размножались, хотя их плодовитость была снижена и наблюдалась гибель новорожденных (табл. 2).

Таблица 2. Возвратное скрещивание *M. s. binominatus* (♀) × Гибрид F₁ (*M. schidlovskii* × *M. s. binominatus*) (♂)

№ приплодов	Количество детенышей	Соотношение полов		Интервал между приплодами, дни
		♂	♀	
1	1	1	—	20
2	3	2	1*	25
3	1	—	1	21
4	2	?	2	22
5	2	?	2**	13
Всего	9	—	—	101
в среднем	1.8	—	—	20.2

* пала в возрасте 26 дней.

** пала в возрасте 7 дней.

Были исследованы также мейотические хромосомы гибридных самцов первого поколения от скрещивания 60-хромосомных *M. schidlovskii* и 62-хромосомных *M. s. binominatus*. Полученные гибриды F₁ имели 61 хромосому, а в мейозе у самцов мы наблюдали 28 правильно сформированных бивалентов, один тривалент и обособленно лежащие X- и Y-хромосомы (рис. 1), рис. 3, А). В данном случае обна-

ружение тривалента послужило одним из доказательств существования в природе 60-хромосомных *M. schidlovskii* и, следовательно, свидетельством дальнейшей эволюции этого вида уже на хромосомном уровне.

Явных нарушений конъюгации хромосом на стадии пахитемы мы не обнаружили, хотя в единичных случаях был отмечен неспецифический синапсис бивалентов. Наиболее вероятная причина стерильности гибридных самцов F₁—довольно большой процент клеток, в которых отсутствует ассоциация между X- и Y-хромосомой. В подавляющем большинстве случаев половые хромосомы расположены на периферии метафазной пластинки и лежат обособленно, что повышает вероятность их прикрепления к аутосомам и может привести тем самым к нарушениям в мейозе и стерильности самцов (рис. 2, А, Б). Изредка наблюдали ассоциацию X и Y-хромосом (рис. 3, Б). Возможно, конъюгация половых хромосом длится очень короткое время и происходит не по всей длине Y-хромосомы, как это было описано для *Phodopus sungorus* и *Phodopus roborovskii* [10], а только одним из терминальных участков, как например, у крупного рогатого скота [20]. Уловить момент синапсиса сложно и поэтому в основном мы наблюдаем диссоциированные гетерохромосомы (рис. 3, В, Г). Такое явление отмечалось у гибридных самцов кустарниковых полёвок, оно известно для мышей [9] и, вероятно, широко распространено среди млекопитающих. Но так или иначе прямых свидетельств причины стерильности гибридных самцов F₁ от скрещивания *M. schidlovskii* × *M. s. binominatus* анализа веероческих хромосом не дал. Для этого необходимо изучение всех стадий мейоза, включая зиготину, когда формирование бивалентов и полового комплекса только начинается.

Не исключено, что для каждого вида характерны свои специфические механизмы, определяющие конъюгацию аутосом и половых хромосом. Например, если у человека, у мышей ассоциация X-хромосомы с неспаренными аутосомами или аутосомными сегментами приводит к стерильности, то рекомбинация между X-хромосомой и аутосомой включается в механизм определения пола у 17-хромосомной слепушонки *Ellobius lutescens* [21]. Известно явление, когда формирование прицентромерной области ясного элемента метацентрика у *Ellobius lancei* часто задерживается, и на препаратах распластаных ядер, где хроматин практически не окрашен, два фрагмента синаптолемного комплекса формирующегося тривалента выглядят как два бивалента, которые на более поздней стадии сливаются в тривалент [4]. В 1981 году Мозесом с соавт. [18] был открыт механизм синаптической «пригонки» у мышей, гетерозиготных по тандемной дупликации и парацентрической инверсии. По мнению авторов, «пригонка»—это проявление функции общего и универсального механизма коррекции синапсиса [17, 18].

Приведенные сведения говорят о существовании индивидуальных и разнообразных механизмов синапсиса хромосом в мейозе. От-

сюда следует, что для решения общих и частных задач эволюции организмов необходим ступенчатый анализ всех стадий этого процесса.

Таким образом, гибридизация *M. schidlovskii* × *M. binominatus* показала, что гибридные самцы F₁ стерильны, и, следовательно, *M. schidlovskii* является самостоятельным видом, а не подвидом *M. socialis*. При транслокациях, инверсиях или дупликациях стерильность особи возникает из-за нарушения конъюгации гомологичных хромосом в процессе мейоза и неправильности расхождения хромосом при образовании гамет. В описанном же случае видообразование идет без видимых хромосомных перестроек и, вероятно, сводится к накоплению генных отличий и установлению тем или иным способом репродуктивной изоляции. Интересно отметить тот факт, что при гибридизации *M. schidlovskii* × *M. s. binominatus* в потомстве в большинстве случаев преобладают стерильные самцы (на 8 приплодов—28 самцов и 7 самок, табл. 1). Неизвестно, перекрывались или соприкасались когда-либо ареалы *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus*, но обитание в различных экологических нишах и, как следствие, накопление морфологических, экологических, этологических и, по всей видимости, генных отличий в процессе длительной изоляции сыграли существенную роль в разобщении этих форм. Возможно, преобладание стерильных самцов в потомстве при гибридизации *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* и пониженная плодовитость гибридных самок являются следствием репродуктивной изоляции, а следовательно, одним из путей видообразования.

Географическая изоляция *M. schidlovskii* и *M. s. binominatus* с течением времени привела к репродуктивной изоляции, вероятно, некогда представлявших один вид. В настоящее время эти полевки аллопатричны, и *M. schidlovskii* по существу является горным изолятом. С отсутствием же симпатрии связано отсутствие гибридов в природе. Таким образом, исходя из результатов предшествующих исследований и вновь полученных данных, можно утверждать, что изолированные популяции *M. schidlovskii* являются самостоятельным видом, в которых процессе видообразования, по-видимому, уже завершился.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ахвердян М. Р., Воронцов Н. Н., Ляпунов Е. А. Биол. журн. Армении.
2. Воронцов Н. Н. Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 2, 5—36, 1958.
3. Зихарян Х. А. Докл. АН АрмССР, 26, 2, 125—127, 1958.
4. Колодий О. Я., Ляпунов Е. А., Мизурова Т. Ф., Янина И. Ю., Богданов Ю. Ф. Молекулярные механизмы генетических процессов, 72—84, М., 1985.
5. Микарян С. Р., Папилян С. Б., Дидилян К. М. Зоол. сборник Ин-та зоологии АН РА, Ереван, 1992 (в печати).
6. Мейер М. Н. Зоол. журн., 17, 6, 850—859, 1968.
7. Мейер М. Н. Тр. ЗИН АН СССР, 75, 3—62, 11., 1978.
8. Орлов В. Н. Зоол. журн., 19, 6, 813—830, 1970.
9. Chandley A. C., Speed R. M. Chromosoma, 93, 345—349, 1987.
10. Dresser M. E., Moses M. J. Chromosoma, 76, 1—22, 1980.
11. Forest J., Gregoroud, Goetz P. Chromosoma, 82, 41—53, 1981.
12. Johannisson K. K., Gropp A., Winking H., Czerdi W., Pehder H., Schwinger E. Human Genet., 63, 132—138, 1983.

13. Lifschytz E., Lindsley D. L. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 69, 182—186, 1972.
14. Makino S. An atlas of the chromosome numbers in animals. Ames, Iowa, 1—290 1951.
15. Matthey R. Les chromosomes des vertebres. Lausanne, 1949.
16. Matthey R. Experientia, 8, 389—390, 1952.
17. Moses M. J., Poorman P. A. Chromosomes Today, 8, 90—103, 1984.
18. Moses M. J., Poorman P. A., Roderick T. H., Davisson M. T. Chromosoma, 84, 457—471, 1982.
19. Spyropoulos B., Ross P. D., Moens P. B., Cameron D. M. Chromosoma, 86, 397—408, 1982.
20. Smilonski M., Gustavsson J., Plöen L. Cytogenet. Cell Genet., 44, 105—111, 1987.
21. Vogel V., Steinbach P., Djafalt M., Mehnert K., Ali S., Epplen J. T. Chromosoma, 96, 112—118, 1988.

Биолог журн. Армения, № 4.(44).1991

УДК 547.724.3

СИНТЕЗ И РОСТСТИМУЛИРУЮЩИЕ СВОЙСТВА ФУНКЦИОНАЛИЗИРОВАННЫХ 4-ФУРИЛВИНИЛ γ - И δ -ЛАКТОНОВ

Г. С. МЕЛНИКЯН, А. А. АВЕТИСЯН, В. СЕКЕРКА

Ереванский государственный университет, кафедра органической химии,
Братиславский университет им. Я. А. Коменского,
кафедра генетики и молекулярной биологии

Синтезированы функционализированные α , β -ненасыщенные 4-фурилвинил- γ - и δ -лактоны. Определена их значительная ростстимулирующая активность в отношении coleoptилей пшеницы.

Միմիկացած և ֆունկցիոնալիզացված α , β -չնսպնցած 4-ֆուրիլ-Վինիլ- γ և δ լակտոններ: Որոշված է նրանց ածի խթանման համարժեցանքը սրբէնի գեր-
բերումը:

Functionalized α , β -unsaturated 4-furilvinil γ - and δ -lactones are synthesized. Their considerable growth stimulating activity is elucidated in relation with wheat

Растение пшеница — γ - и δ -лактоны

Соединения, содержащие γ - и δ -лактонные циклы, обладают широким спектром биологической активности и являются составной частью ценных природных соединений [1, 5—7]. Ранее нами были синтезированы различные функционализированные производные ненасыщенных 3-циан-4-метил- γ - и δ -лактонов, обладающие ростстимулирующей активностью [2, 3]. Были проведены систематические исследования по синтезу 3-циан-4-(R-винил)-5,5-диметил- Δ^3 -бутенолидов [8]. Изучена ростстимулирующая активность синтезированных функционализированных лактонов и определена ее зависимость от цис- или трансконфигурации [9]. Отмечено, что наиболее эффективным среди синтезированных производных γ -лактонов является 3-циан-4-фурилвинил-5,5-диметил- Δ^3 -бутенолид, который стимулировал рост coleoptилей летней пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в концентрации 10^{-4} М

на 27,39% [8, 9]. Индивидуальные соединения с трансконфигурацией обладали более высокой ростстимулирующей активностью и отношении coleoptилей летней пшеницы [9].

С целью синтеза новых производных α , β -ненасыщенных 3-циан-(1-фурилвинил)- γ - и δ -лактонов и определения их ростстимулирующей активности нами осуществлена конденсация 3-циан-(I—IV), 3-карбэтоксн-(V—VIII) и 3-(2-бензотриазоллил)-4,5,5-триметил Δ^4 -бутенолидов (XI), 3-циан-4,6,6-триметилпирона-2 (IX) [4] и 3-циан-4-метилкумарина (X) [10] с фуранкарбальдегидом и его производными.

Материал и методика. 0,01 моль лактона и 0,011 моль соответствующего фуранкарбальдегида кипятили с обратным холодильником в 30 мл 5%-ного метанольного раствора гидроксида натрия в течение 2 часов. Далее подкислили полученным раствором соляной кислоты, фильтровали осадок и перекристализовывали из спирта (табл. I). Синтезированные новые производные γ - и δ -лактонов были тестированы на изолированных сегментах coleoptилей летней пшеницы (*Triticum aestivum* L.) [11]. Определен ростстимулирующий эффект (протяженность роста) клеток. Рост coleoptилей измеряли при разных концентрациях веществ.

Зерна пшеницы оставляли в дистиллированной воде 3 ч при комнатной температуре. После прорастания coleoptилей (20—25 мм) изолировали сегмент длиной 1 см без доступа света. Сегменты coleoptилей (до 10 образцов из каждой серии) помещали в дистиллированную воду, а через 2 ч переносили в 2%-ный раствор тестирующего вещества в сахарозе. Растворы оставляли при 25° в темной камере в работающей мешалке в течение 24 часов. Разницу в росте coleoptилей определяли в процентах по отношению к контролю. Растворы готовили с помощью органического растворителя диметилсульфоксида в следующих концентрациях: 10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} , 10^{-6} и 10^{-7} моль/л.

Таблица I. Функционализированные γ - и δ -лактоны

Соединение N	R	Выход, %	Т плав., °C	Вычислено, %			Найдено, %		
				C	H	N	C	H	N
I	OCH_3	78,4	111	64,81	5,09	5,40	65,02	5,17	5,25
II	Br	69,5	247—238	50,67	3,28	4,55	50,83	3,14	4,38
III	NO_2	71,8	187—188	56,95	3,68	10,21	56,19	3,15	10,01
IV	$\text{CHCO}_2\text{C}_2\text{H}_5$	61,3	117	64,74	5,44	4,44	64,60	5,9	4,65
V	H	79,1	119—120	61,0	5,85	—	65,35	5,98	—
VI	OCH_3	70,7	111—132	61,53	5,93	—	61,91	6,07	—
VII	Br	67,2	7—6	50,72	4,27	—	50,67	4,42	—
VIII	NO_2	72,4	164—165	58,07	4,72	4,46	56,18	4,90	4,59
IX	H	65,9	138—139	69,11	5,40	5,76	69,03	5,61	4,97
X	H	74,5	144—145	72,68	3,75	5,31	72,71	3,32	5,19
XI	H	76,0	201—202	67,63	4,49	4,13	67,48	4,28	3,85
Вычислено, % Найдено, %									
		II Br	25,94			25,81			
		VII Br	22,40			21,63			
		XI S	9,50			9,71			

Результаты и обсуждение. Показано, что реакция конденсации протекает за счет метильной группы при C-4 лактонного кольца с образованием соответствующих 4-фурилвинилпроизводных. Строение продуктов I—XI доказано данными элементного анализа и ИК-спектров. В ИК-спектрах имеются полосы поглощения ненасыщенного

Таблица 2. Рост coleoptилей пшеницы (*T. aestivum* L.) под влиянием лактонов I—XI

Мол. л ⁻¹ соединение	10 ⁻¹³				10 ⁻¹¹				10 ⁻⁹			
	±	l мм	%	T	±	l мм	%	T	±	l мм	%	T
I	—	0.27	94.01	—	0.21	94.67	—	—	0.05	101.10	—	—
II	—	0.39	94.03	—	0.56	91.43	—	—	0.46	92.96	—	—
III	—	0.46	92.06	—	0.46	98.86	—	—	0.41	93.73	—	—
IV	+	0.42	109.31	+	0.94	120.84	++	+	0.65	114.41	+	+
V	+	0.43	109.53	+	0.25	105.54	+	+	0.19	104.21	+	+
VI	—	0.27	94.01	—	0.04	100.88	—	—	0.39	108.61	—	—
VII	+	0.36	107.69	+	0.04	100.85	—	—	0.28	105.98	—	—
VIII	+	0.91	119.44	++	0.03	100.64	—	—	0.67	111.31	+	+
IX	+	0.44	109.75	+	0.55	112.19	—	—	0.07	98.14	—	—
X	—	0.24	94.87	—	0.24	105.12	—	—	0.14	102.99	—	—
XI	—	—	—	—	0.25	95.08	—	—	0.20	103.92	—	—
±AA	+	0.61	110.26	+	0.33	105.56	—	—	0.95	116.02	+	+

Мол. л ⁻¹ соединение	10 ⁻⁷				10 ⁻⁵				10 ⁻³			
	±	l мм	%	T	±	l мм	%	T	±	l мм	%	T
I	—	0.10	97.78	—	0.11	102.43	—	—	0.10	102.21	—	—
II	—	0.65	90.06	—	0.53	91.89	—	—	0.65	90.06	—	—
III	—	0.53	91.89	—	0.28	95.71	—	—	0.62	59.93	++	++
IV	+	0.86	114.63	++	0.94	120.84	—	+	0.39	108.64	—	—
V	+	0.08	101.77	—	0.07	101.55	—	—	0.61	113.52	+	+
VI	+	0.25	105.54	—	0.30	106.65	—	—	0.75	116.62	++	++
VII	+	0.08	101.78	—	0.21	95.51	—	—	0.95	79.90	—	—
VIII	+	0.19	104.05	—	0.17	103.63	—	—	0.59	87.39	+	+
IX	+	0.38	108.42	—	0.04	100.88	—	—	0.50	88.91	—	—
X	+	0.02	100.41	—	0.24	105.12	—	—	0.38	91.88	—	—
XI	—	0.21	95.37	—	0.12	97.64	—	+	0.40	107.85	—	—
±AA	+	4.71	179.42	++	5.93	210.33	—	+	2.77	53.28	—	—

$\Delta l/m$ —продолжающийся рост, %—процент продолжающегося роста T—достоверность. (—)—незначительная. (+)—значительная (P 0.05—2.04). (++)—высокая (P 0.01=7.75).

γ-лактонного кольца (1760 см⁻¹), ненасыщенного δ-лактонного кольца (1740 см⁻¹) нитрильной группы (2210 см⁻¹) и системы сопряженных двойных связей (1640 см⁻¹).

Ростстимулирующие свойства тестируемых соединений показаны в табл. 2. Детальный анализ показал, что некоторые из них в зависимости от используемых концентраций обладают ростстимулирующей активностью в отношении coleoptилей *T. aestivum*. Наибольшее стимулирование пролонгированного роста coleoptилей среди γ-лактонов вызывало соединение IV. Эффект ростстимулирования для соединений IV—VIII наблюдался в широком интервале концентрации от 10⁻⁷ до 10⁻¹¹ мол/л с максимумом 20.48% (соединение IV) по отношению к контролю. Производное γ-лактона с нитрогруппой (VIII) проявляло ростстимулирующий эффект только при низких концентрациях—10⁻¹³ и 10⁻⁹ мол/л, соответственно 19.44 и 14.3%. Низкие концентрации производного δ-лактона IX (10⁻¹² мол/л) также стимулировали рост coleoptилей (на 12.19%). Остальные тестируемые сое-

динения не обладали какой-либо значительной ростостимулирующей активностью.

Проведенное исследование по определению ростостимулирующей активности фурановых производных α , β -непредельных γ - и δ -лактонов в отношении колеоптилей летней лиственницы позволяет квалифицировать их в качестве эффективных ростостимуляторов, что согласуется с литературными данными [2, 3, 5].

ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян А. А., Давсян М. Т. Усп. химии, 46, 1259, 1977.
2. Аветисян А. А., Меликян Г. С., Согомонян С. А. Биол. журн. Армении, 12, 9—10, 956, 1989.
3. Аветисян А. А., Гадетян А. В., Меликян Г. С., Согомонян С. А. Биол. журн. Армении, 42, 11, 1026, 1989.
4. Аветисян А. А., Каграмян А. С., Меликян Г. С. Арм. хим. ж., 42, 708, 1989.
5. Lechweilster L. Progress in the Chemistry of Organic Natural Products, N. — Springer-Verlag, 35, 133, 1978.
6. Rao J. S. Chem. Rev., 74, 625, 1976.
7. Kartitzky A. R. Comprehensive Heterocyclic Chemistry, N. Y., Pergamon Press, 3, 737, 1984.
8. Perjessy A., Avestian A. A., Aknazarian A. A., Melikian G. S. Coll., 51, 1966, 1989.
9. Melikian G. S., Avestian A. A., Seferian V., Sotomayor E., Caplan A. Chem. pap. (в печати).
10. Schroeder C. H., Loh K. P. J. Amer. Chem. Soc., 75, 1886, 1953.
1. Seferian V., Stepanov E., Suloris V. Polinospodarstvo (ПСФ), 35, 7, 593, 1989.

Поступило 25.IV 1990 г.

Биол. журн. Армении, № 4, (44), 1991

УДК 612.826.4

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭФФЕКТОВ РАЗДРАЖЕНИЯ СРЕДНЕГО ЦЕНТРА И РЕТИКУЛЯРНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА НА АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ СОМАТОСЕНСОРНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ У КОШЕК

А. А. АИРАПЕТЯН

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

В опытах на бодрствующих кошках показано, что 80 и 84% нейронов заднекрестцевидной области коры реагирует на стимуляцию среднего центра и ретикулярного ядра таламуса со скрытыми периодами 0,9—30 и 2,0—40 мс соответственно. Реактивность нейронов переднекрестцевидной зоны выражена слабее: 77 и 38%. Синхронизирующее влияние среднего центра значительно превышает таковое ретикулярного ядра. Стимуляция последнего преимущественно оказывает угнетающее влияние. Показатели параллельно зарегистрированных потенциалов поля в целом совпадают с результатами микроэлектрофизиологических исследований. После коркового введения раствора пероксидазы хрена окрашенные клетки обнаруживаются только в среднем центре.

Զանգղալացիան կառուցիկ մոտ փորձերում ցուցեց 80 և 84% նյարդային կենտրոնների ակտիվությունը, որ կենտրոնների 0,9—30 և 2,0—40 մս համապատասխանաբար արժեքներով։ Վերաբերյալ ակտիվության արտահայտմանը կենտրոնների 77 և 38% արժեքներով։ Սինխրոնիզացիոն ազդեցությունը միջին կենտրոնի ակտիվությանը ակտիվորեն արժեքներով ավելի քան արտահայտվում է ակտիվությանը ակտիվորեն արժեքներով։ Սինխրոնիզացիոն ազդեցությունը ակտիվորեն արժեքներով ավելի քան արտահայտվում է ակտիվությանը ակտիվորեն արժեքներով։ Սինխրոնիզացիոն ազդեցությունը ակտիվորեն արժեքներով ավելի քան արտահայտվում է ակտիվությանը ակտիվորեն արժեքներով։

զրգոսմներին 0,9—30 մվրկ. և 2—40 մվրկ. տոտանումներ բնեցող զուգտնի շրջաններով, նույն հատվածի առաջնային մարզի ներքոնների պատասխանելու ընդունակությունները ավելի **բարձր** ևն արտահայտված 77% և 38%: Ճանցանման կորիզի զրգոսմները առավելագույն թողնում են արգելակի: Եղծցումներ:

Ջուզանն զրառված դաշտային պատենցիալների ջուցանիչները, ընդհանուր գծերով, համընկնում են միկրոէլեկտրաֆիզիոլոգիական տվյալներին: Մոխարողի գերօրդի լուծային կեղևային ներարկումից հետո, ներկված ներքոններ հայտնարելի են միայն միջային կենտրոնական կորիզում:

Considerable responsiveness units of postcruciate units to the thalamic centrum medianum (80%) and reticular (84%) nuclei stimulations are shown in immobilized by D-tubocurarine cats. Latency oscillations were 0.9—30 ms and 2—40 ms. Responsiveness of precruciate neurons was comparatively low (77% and 38%). Predominancy of centrum medianum synchronizing effects (30%) comparing with the reticular stimulations (9%) was shown as well. Reticular influences had mostly (85%) depressive nature. Simultaneously recorded field potentials also had different duration and amplitude indexes and, on the whole, were parallel with the data obtained in unit activity records.

Кора больших полушарий—срединный центр—ретикулярное ядро.

Хотя проблемам таламо-корковых отношений посвящены многочисленные работы, все же многие вопросы, в частности, исследование нейрофизиологических и нейроанатомических особенностей участия различных таламических ядер в активации таламо-корковых микроциркуляторных кругов, до сих пор не сняты с повестки дня. Можно согласиться с утверждением Уайта [13] о том, что в настоящее время наши знания в указанной области находятся на таком уровне, что пока необходимо накопление возможно детализированных фактов для создания условий переоценки существующих теорий и разработки новых. Некоторые противоречивые сведения относительно нейрофизиологической и нейрохимической природы проекций несписифических структур таламуса [5, 7, 10, 11] делает такую переоценку крайне необходимой. Проблема приобретает большую значимость, если учесть существование разнотипных связей между таламусом и корой, а также в связи с переносом исследования физиологических механизмов феномена спрутинга в область таламо-корковых отношений [4].

Материал и методики. Опыты проведены на взрослых кошках в условиях искусственного дыхания, обезбоженных Д-тубокурарином. Хирургические процедуры проводили под эфирно-небуталовым наркозом, после чего в течение всего периода опытов края мышц орошали раствором новокаина. Проводили также другие процедуры (введение раствора глюкозы, нагревание и т. д.) для поддержания нормального функционального состояния животных.

Стимулирующие концентрические электроды вводили в срединный центр (F-7) и ретикулярное ядро (F-13) по координатам стереотаксического атласа Джаспера и Аймон-Марсена. Использовали одиночные, низкочастотные (3—12 Гц) и высокочастотные (до 100 Гц) раздражения. Длительности импульсов 0,1—0,5 мс; напряжение 3—5 В.

С помощью стеклянных микропипеток с кончиком около 1 мм регистрировали внеклеточную активность нейронов и потенциалы поля. Проведены также нейроанатомические исследования с помощью метода обратного аксонного транспорта пероксидазы хрена (типа Сигма-6), путем микроинъекции его раствора в соматосенсорную кору.

После каждого эксперимента локализацию раздражающих электродов и талла-мусе проверяли на гистологических срезах.

Результаты и обсуждение. а. Общие наблюдения. Нейроны заднекрестцевидной зоны соматосенсорной коры оказались почти одинаково ответоспособными в отношении стимуляции срединного центра (80%) и ретикулярного ядра (84%). Как показано в табл. 1, были

Таблица Статистически обобщенные результаты эффектов раздражения двух таламических неспецифических ядер на электрическую активность заднекрестцевидной области коры больших полушарий.

Характеристика электрической активности	Раздражаемые ядра таламуса	
	срединный центр	ретикулярное ядро
А. Реакция нейронов:		
1. Реактивность, %	40	84
2. Облегчение, %	7	35
3. Угнетение, %	43	65
4. Синхронизация, %	31	9
5. Стимулосвязанные вызванные ответы, %	45	38
6. Средние скрытые периоды, мсек	15.7 ± 1.1	15.0 ± 1.3
7. Средние продолжительности, мсек	5.1 ± 0.9	13.4 ± 1.1
8. Среднее количество разрядов ответ	2.7 ± 0.5	5.4 ± 0.6
Б. Потенциалы поля:		
1. Средние скрытые периоды, мсек	3.0 ± 0.4	7.9 ± 0.4
2. Средние продолжительности первичных отрицательных волн, мсек	15.5 ± 0.7	16.3 ± 1.9
3. Средние амплитуды первичных отрицательных волн, мкВ	220.0 ± 50.5	487.0 ± 47.0

обнаружены также значительные различия в зарегистрированных ответах. В целом, раздражение срединного центра вызывало больше стимулосвязанных ответов (45%), преимущественно облегчающих эффектов (57%), и заметную синхронизацию (30%) нейронной активности. Указанные показатели в отношении стимуляции ретикулярного ядра составляли соответственно 38, 35 и 9%.

Наблюдались также существенные различия в исследованных показателях потенциалов поля. Следует отметить полное соответствие между показателями средних количеств разрядов в ответе (табл. 1, 8), их продолжительностями (табл. 1, 7) и амплитудами первичных отрицательных волн потенциалов поля (табл. 1, Б-3).

б. Стимулосвязанные вызванные ответы. Гистограммы скрытых периодов нейронных реакций (рис. 1) не обнаруживают особых различий в показателях их средней длительности. Однако, если в ответ на стимуляцию срединного центра пик сравнительно коротких латенций размещается в диапазоне до 10 мс, то в условиях раздражения ретикулярного ядра он растягивается до 15 мс. Одновременно, как видно из данных табл. 1, одиночные стимуляции ретикулярного ядра отличались меньшей эффективностью и вдвое большей (2 мс) длительностью минимальных скрытых периодов. Наименьшая длительность скрытых периодов в ответ на раздражения срединного центра равнялась 0,9 мс (рис. 1).

На осциллограммах (рис. 2) показаны разные типы ответов на одиночные стимуляции срединного центра. Фрагмент 1 демонстрирует фазические ответы с постоянными скрытыми периодами и изменя-

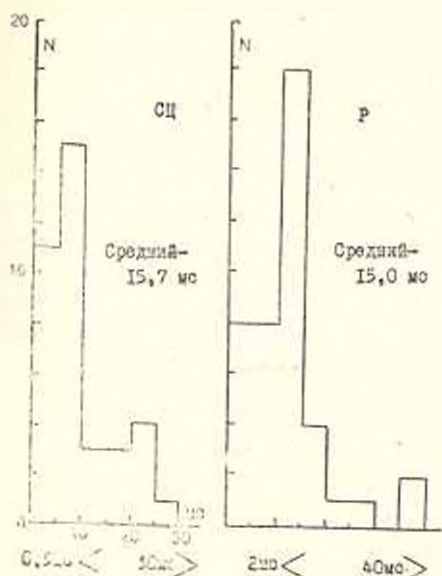


Рис. 1. Гистограмма скрытых периодов ответов нейронов заднекрестной области коры на раздражения срединного центра (СЦ) и ретикулярного ядра (РЯ) таламуса одиночными стимулами.

ющимся количеством разрядов в каждом ответе. На осциллограмме фрагмента 2 показан комплексный вызванный ответ, состоящий из первичного коротколатентного разряда и последующих трех групп разрядов, которые перемежаются периодами угнетения. Указанная последовательность нейронных реакций повторяется также синхронно регистрируемыми отрицательными волнами потенциалов поля. Аналогичная картина наблюдается во фрагменте 6 того же рисунка. В некоторых случаях (фрагмент 3) коротколатентная реакция нейронов (около 1 мс) быстро разрушается при переходе к низкочастотной стимуляции (8 Гц), таким образом указывая на возможную ортодромную природу этих ответов. Низкочастотное раздражение могло вызвать также хорошо выраженную реакцию вовлечения с одновременной нейронной активностью (5) или без нее (4).

Одиночные стимуляции ретикулярного ядра тоже вызвали нейронные реакции с непостоянными (рис. 3. А-1) и постоянными (А-2, Б. ВиГ) скрытыми периодами, сопровождающиеся отрицательными волнами потенциалов поля (Б-1 и 2). Передко, и особенно при нахождении кончика микроэлектрода в нижних слоях коры, регистрировались положительные отклонения луча (Г-1 и 2). На этих осциллограммах хорошо видно, что во всех случаях перехода к низкочастотным раздражениям (3 Гц) первичные отклонения луча (а), независимо от знака, дополняются второй волной того же знака (б). Одновременно заметно увеличивается количество разрядов нейронной активности. В отдельных случаях, как, например, на фрагменте В то-

го же рис. 3, при одиночных (1), даже повторных (2) раздражениях полностью отсутствовала видимая нейронная активность. Она появ-

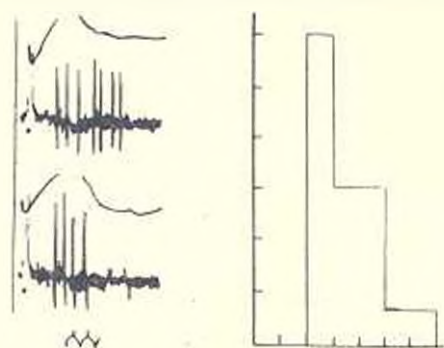
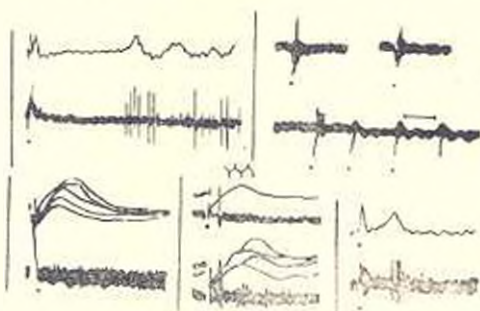


Рис. 2 Осциллографические записи 6 различных типов ответов нейронов коры на одиночные раздражения срединного центра



лялась только после перехода к низкочастотной стимуляции (3), совпадая во времени с появлением второй отрицательной волны потенциалов поля (б)

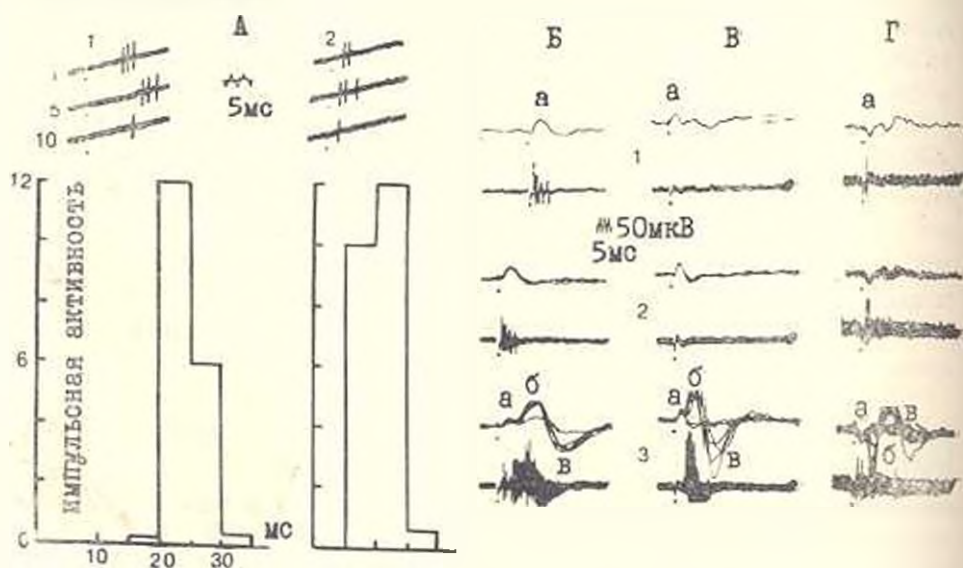


Рис. 3. Осциллографические записи различных типов ответов нейронов коры на одиночные раздражения ретикулярного ядра таламуса: А—нейронные ответы со стабильными (1) и нестабильными (2) скрытыми периодами; внизу—постстимульные гистограммы тех же ответов; Б, В и Г—ответы на одиночные (1), повторные (2) и низкочастотные (3 Гц) раздражения

д. *Эффекты увеличения частоты стимуляции.* Как видно на рис. 3, небольшое увеличение частоты раздражения (3) от 0.5 до 3 Гц вызывает выраженную активность нейронных разрядов, которая отсутствовала в условиях одиночной стимуляции (1 и 2).

Обзор всего экспериментального материала показывает важную роль изменения частоты стимуляции в реконструкции паттернов ответов и регуляции фазирования процессов активации и угнетения. Примеры приведены на осциллограммах рис. 4, где показаны транс-

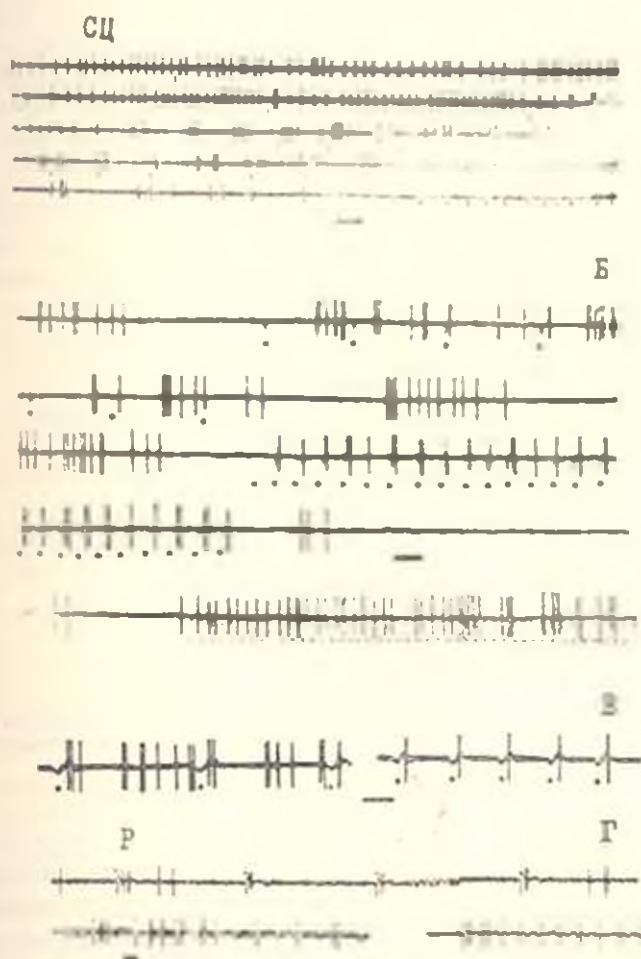


Рис. 4. Эффекты повышения частоты раздражения срединного центра и ретикулярного ядра таламуса на ответы нейронов заднеэкстремитальной области коры. Калибровка — 100 мсек

формации ответов четырех нейронов коры. Фоновая, почти ритмичная активность первого нейрона (А) остается почти без изменений и ответ на одиночные стимулы (1). Переход к стимуляции срединного центра частотой 6 Гц (2) приводит к появлению регулярно чередующихся периодов угнетения, фактически синхронизирующих непрерывную фоновую активность. Синхронизирующая роль таких вызванных периодов угнетения более наглядно видна на нейронах Б и В, где синхронные волны четко размежевываются фазами полного угнетения им-

нуальной активности (Б-2 и В-2). Дальнейшее увеличение частоты раздражения (Б-3, 30 Гц) нарушает указываемую синхронность. На последнем фрагменте рис. 4 показан пример полного угнетающего эффекта частотного раздражения ретикулярного ядра (2 и 3).

г. *Нейроанатомические данные.* После введения раствора пероксидазы хрена в заднекрестцевидную область коры окрасочные клетки обнаруживались только в срединном центре и имели диффузное распределение. В ретикулярном ядре такие единицы отсутствовали.

д. *Конвергирующие эффекты.* 16% реагирующих нейронов заднекрестцевидной зоны оказывались конвергентными к стимуляциям обоих ядер таламуса (рис. 5). Эти нейроны имели как однотипные (В), так

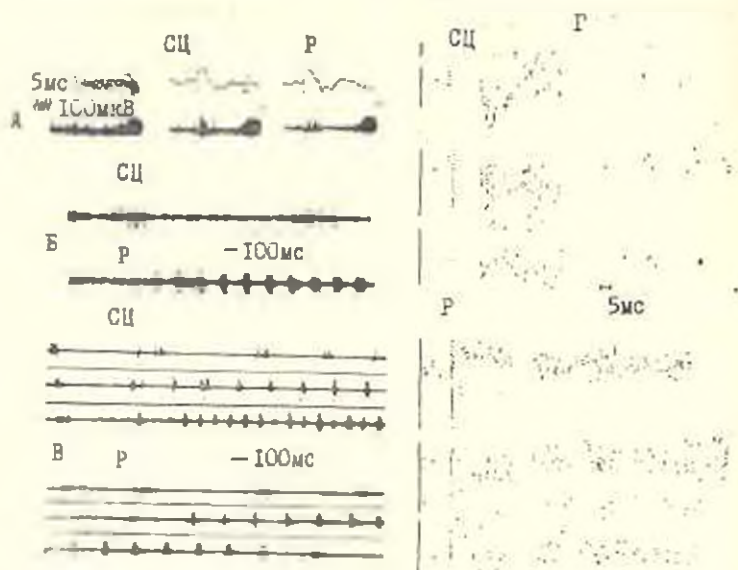


Рис. 5. Примеры конвергенции раздражения двух неспецифических таламических ядер (срединный центр—СЦ и ретикулярное ядро—РЯ) на нейронах коры больших полушарий.

и различные (Б) реакции. Одновременно с повышением частоты стимуляции количество конвергентных единиц увеличивалось. Их было значительно больше в переднекрестцевидной зоне (31%).

В табл. 2 приведены сравнительные данные о реакциях нейронов двух зон соматосенсорной коры на раздражения двух ядер таламуса.

Результаты проведенных электрофизиологических опытов указывают на существование прямых корковых проекций исследованных неспецифических таламических ядер. Количественные аспекты этих проекций нуждаются в дополнительных уточнениях, прежде всего в связи с некоторыми особенностями распределения неспецифических терминалей в корковых слоях, которые были описаны еще Лоренте де Нео и в дальнейшем подтверждены другими авторами [11, 13]. Обнаруженная нами высокая реактивность корковых единиц в значительной степени объясняется применением частотных стимуляций, по-видимому, из-за недостаточной мембранной деполаризации в условиях одиночных стимулов [9]. Доказано, что нередко кондициониру-

ющее раздражение неспецифических ядер может вызывать блокирующие эффекты, хотя в ответ на изолированное применение тех же одиночных стимулов не обнаруживаются видимые вызванные эффекты. Преобладавшие скрытых периодов порядка 5—15 мс (рис. 1) указывает на существование значительного количества неспецифических таламо-корковых связей полисинаптической природы. С другой стороны, это связано с возможной ролью внутриталамических тормозящих процессов, описанных многими авторами [6, 9].

Остается неясным вопрос о прямых корковых проекциях ретикулярного ядра. Некоторые авторы подтверждают существование довольно обширных таких проекций [2], что совпадает с нашими микроэлектрофизиологическими данными. С другой стороны, отсутствие окрашенных нейронов как в наших, так и в других нейроанатомических опытах [1, 3, 12] не подтверждает результаты электрофизиологических экспериментов.

Наши данные четко указывают на наличие различных уровней синхронизирующих эффектов в ответ на низкочастотную стимуляцию неспецифических ядер в обеих зонах крестцевидной извилины (табл. 2). Эти результаты одновременно дополняют наши знания о механиз-

Таблица 2. Статистически обобщенные результаты раздражения срединного центра (СЦ) и ретикулярного ядра (РЯ) таламуса на активность нейронов заднекрестцевидной и переднекрестцевидной областей коры

Характеристика ответа в нейронах	В заднекрестцевидной области на раздражения			
	СЦ	РЯ	СЦ	РЯ
1. Реактивность, %	80	64	77	38
2. Озвечение, %	57	35	77	50
3. Угнетение, %	43	65	23	50
4. Синхронизация, %	30	9	35	14
5. Количество стимулосвязанных ответов, %	45	38	58	21
6. Средние скрытые периоды, мсек	10.7	15	9.5	10.2
7. Среднее количество разрядов в ответ	2.7	5.4	2.4	3.5
8. Средние продолжительности ответов, мсек	5.1	13.4	5.5	2.0
9. Кинематические нейроны, %	16		31	

мах этой сложноорганизованной деятельности новыми количественными и качественными данными. В настоящее время трудно определить природу физиологических механизмов наблюдаемых процессов синхронизации нейронной активности. В общих чертах эти различия объясняются изменчивостью динамического баланса между возбуждающими и тормозящими процессами. Недавно в литературе было выдвинуто новое предположение о том, что в средних слоях коры существуют сети нейронов, которым свойственна «внутренняя вспышка». Благодаря уникальным свойствам мембран нейронов этих сетей и возбуждающим взаимодействиям между ними они могут инициировать и координировать синхронные ВНСП и ГНСП в радиусе всей локальной зоны популяции указанных сетей [14]. Поводом для на-

чала такой стимуляции вполне могут служить таламо-корковые импульсы.

Значение изменения частоты поступающей импульсации для функциональной активности таламических структур общепризнано. Несколько лет назад Чангом и др. [8] было показано, что небольшое повышение частоты стимуляции среднего центра (от 0,5 до 2 Гц) приводит к появлению в области крестцевидной извилины ВПСП, в то время как редкие стимулы (0,5 Гц) вызывали только ТПСП. Аналогичные трансформации отмечаются также в наших экспериментах (рис. 3 и 4). Они не являются следствием передвижения кончика микроэлектрода, как это указывается в некоторых работах. Появление новых компонентов потенциалов поля (рис. 3: В-3; В-3 и Г-3), по всей вероятности, свидетельствует об активации дополнительных нейронных элементов. Это, кстати, хорошо видно на нейрограммах тех же фрагментов, в особенности, на В-3. Конечно, как было сказано выше, следует отметить также значительную роль в этих процессах усиления мембранной бомбардировки после повторных и частотных стимуляций.

Наличие конвергентных нейронов указывает на существование взаимодействующих процессов между изученными ядрами. Механизмы этих процессов могут иметь как корковый, так и подкорковый генез.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрапетян А. А., Костянян Э. Г., Жирская Н. Д. Биол. журн. Армении, 35, 6, 166—172, 1982.
2. Воложин М. Я. Физиол. журн. (Киев), 26, 4, 165—173, 1980.
3. Костянян Э. Г., Татаросян Н. Г., Багдасарян Р. А. Нейрофизиология, 17, 250—254, 1985.
4. Саркисян Д. А., Сакинян К. В., Мецоян Н. А. Нейрофизиология, 22, 1, 549—558, 1990.
5. Серков Ф. Н., Козиков В. Н. Нейрофизиология таламуса, 260. Киев, 1980.
6. Andersen P., S. A. Andersen, T. Lomo. Nature, 211, 5051, 888—889, 1966.
7. Pecquet G., M. Faudon and F. Hery. Neuroscience, 37, 2, 293—300, 1989.
8. Chang H. H., S. K. Chen. IBRO News, 2/3, 7—8, 1982.
9. Pappas D. P. In: Structure and Function of Synapses. New York, Raven Press, 257—302, 1972.
10. Scheibel M. E., A. H. Scheibel. Exp. Neurol., 34, 2, 316—322, 1972.
11. Shosaku A., Y. Kayama J. Sumitomo. Brain Res., 31, 1, 57—63, 1984.
12. Strick P. L., Pand P. J., Morrison A. R. In: Cortico-thalamic projections and sensorimotor activities. New York, Raven Press, 115—124, 1972.
13. White E. L. Brain Res. Review, 1, 3, 275—311, 1979.
14. Yael Chagnac-Amitai and Barry W. Connors. J. Neurophysiol., 62, 5, 1149—1162, 1989.

Поступило 1 VIII 1990 г.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫЗВАННЫХ РЕАКЦИЙ НЕПРОНОВ ЗАДНЕГО ГИПОТАЛАМУСА ПРИ РАЗДРАЖЕНИИ ТАЗОВОГО НЕРВА, ЛИМБИЧЕСКОЙ И МОТОРНОЙ КОРЫ

К. Г. БАГДАСАРЯН, И. Н. АВЕТИСЯН, Р. В. САРУХАНИЯН

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

В условиях острого опыта на наркотизированных кошках показано, что кортикофугальные сигналы от лимбической и моторной коры конвергируют к большинству «висцеральных» нейронов гипоталамуса, реагирующих на раздражение тазового нерва. Установлено, что ЛК оказывает более выраженное, чем МК, угнетение тестируемых реакций нейронов на висцеральные стимулы, что свидетельствует о дифференцированном контроле со стороны исследуемых корковых зон над висцеральной афферентацией, восходящей к гипоталамусу.

Այս փորձի պայմաններում անդգայացած կատուների մոտ ցույց է տրված, որ երիզային և շարժողական կեղևներից կեղևախոշո ազդանշանները զուգամիտում են հիպոթալամուսի «ընդերային» բջիջների մեծամասնությանը, որոնք պոտաս-թանում են կոնրային նյարդի զրգոմանը:

Հաստատված է, որ երիզային կեղևը համեմատաբար ավելի արտահայտված քնկնող ազդեցություն ակն բջիջների ընդերային զրգոմից առաջացած անստալին պոտասիանների վրա քան շարժողական կեղևը, որը վկայում է դեպի հիպոթալամուսը զնացող ընդերային զգայաճուրի վրա հետազոտվող կեղևային շրջանների կողմից կատարվող վերահսկողության տարրերակից բնույթի մասին:

In acute experiments on anesthetized cats a high degree of convergence of corticofugal impulses from limbic and motor regions of cerebral cortex to the "visceral" hypothalamic neurons responding to the pelvic nerve stimulation was revealed. Comparative analysis showed that the limbic cortex evoked more prominent than motor cortex depression of hypothalamic neuronal test-reactions on visceral stimuli. This indicates the existence of differentiated cortical control on the visceral ascending flow to the hypothalamus.

Нейроны гипоталамуса—моторная кора—лимбическая кора—тазовый нерв.

Ранее было установлено, что среди различных структур гипоталамуса задний отдел играет ведущую роль как в восприятии сигналов, восходящих по афферентной системе тазового нерва [2, 3], так и в формировании эфферентных гипоталамо-вызванных парасимпатических разрядов тазового нерва [1]. Согласно современным представлениям, наряду со стволовыми и подкорковыми структурами в регуляции висцеральных тазовых рефлексов участвуют также передние отделы коры—МК и ЛК. В ряде исследований установлена связь указанных зон коры с задним гипоталамусом [9, 11, 12, 18]. Однако многие конкретные кортико-гипоталамические механизмы регуляции висцеральных функций остаются еще невыясненными: практически не изучены проблемы корковой регуляции афферентного звена гипоталамо-парасимпатической рефлекторной дуги тазового нерва; не выясне-

Сокращения: МК—моторная кора; ЛК—лимбическая кора.

ны особенности влияния указанных зон коры на активность вызванных раздражением тазового нерва «висцеральных» нейронов гипоталамуса; отсутствуют данные о функциональных взаимоотношениях, а именно о характере конвергенции и взаимодействия на нейронах гипоталамуса кортикофугальных и висцеральных сигналов.

В настоящей работе была предпринята попытка ответить на поставленные выше вопросы.

Материал и методика. Опыты выполнены на 25 кошках, наркотизированных смесью хлоралозы и нембутала (соответственно 55 и 5 мг/кг внутривенно), обезбоженных дитилином и находящихся на искусственном дыхании. МК и ЛК (поля 4 и 24—25) раздражали однократными прямоугольными импульсами длительностью 0,1—0,5 мс (частоту стимулов и их силу варьировали), при помощи биополярных электродов с диаметром кончиков 60 мкм и межэлектродным расстоянием 1,0 мм. Подробности раздражения тазового нерва, регистрации нейронов гипоталамуса, статистической обработки данных и морфологического контроля локализации электродов описаны ранее [2]. При исследовании реакций нейронов проводили идентификацию «висцерального» нейрона, т. е. определяли его способность реагировать на раздражение тазового нерва, определяли конвергентные свойства нейрона при стимуляции МК и ЛК, исследовали характер кортикофугальной активации (антидромный, моно-, олиго-, полисинантический) данного нейрона, исследовали динамику восстановления при варной одномодальной стимуляции и характер взаимодействия гетеромодальных сигналов в различных сочетаниях.

Результаты и обсуждение. Исследовали активность 187 нейронов заднего гипоталамуса. 85% ($n=159$) нейронов отвечали на раздражение тазового нерва. 78% ($n=124$) — на МК и 70% ($n=110$) — на ЛК ($P>0,05$). Были выделены три группы «висцеральных» нейронов с различными конвергентными свойствами: три-, би- и немодальные (рис. 1). Наиболее часто (58,5%, $n=93$) регистрировались тримодальные нейроны, отвечавшие на раздражение тазового нерва, МК и ЛК. Среди бимодальных (30,2%, $n=48$) преобладали нейроны, реагирующие на раздражение тазового нерва и МК (19,5, $n=31$). Немодальные «висцеральные» нейроны регистрировались в 11,3% ($n=18$). Большинство три- и бимодальных нейронов (соответственно 93,5%, $n=87$ и 95,8%, $n=46$) отвечали на разномодальные сигналы односторонней реакции (рис. 1, АБ). Разносторонние ответы (рис. 1 ВГ) наблюдались у 6 тримодальных и 2 бимодальных, отвечавших на раздражение тазового нерва и МК (рис. 1—диаграмма).

Количественные и качественные характеристики нейронных реакций заднего гипоталамуса при раздражении тазового нерва описаны нами ранее [2]. Раздражения МК и ЛК вызвали у 96,3% ($n=106$) и 98,9% ($n=97$) «висцеральных» нейронов реакцию начального возбуждения, у остальных 3,6 и 1,1% нейронов соответственно наблюдалась реакция начального торможения. Скрытые периоды реакций «висцеральных» нейронов гипоталамуса при раздражении МК и ЛК были почти одинаковы ($12,0\pm 0,3$ и $11,3\pm 0,3$ мс соответственно), однако гистограммный анализ (рис. 2) показал, что мода латентных периодов при раздражении МК смещена вправо (от 5 до 10 мс), а при раздражении ЛК — влево (до 5 мс).

При стимуляции МК и ЛК соответственно 110 и 97 «висцеральных» нейронов возбуждались ортодромно (рис. 2—гистограммы). Антидромные ответы наблюдались у 14 и 13 нейронов со скрытым периодом $5,6 \pm 0,7$ (от 1,6 до 11,7) и $5,8 \pm 0,8$ (от 1,8 до 13) мс при раздражении МК и ЛК соответственно.

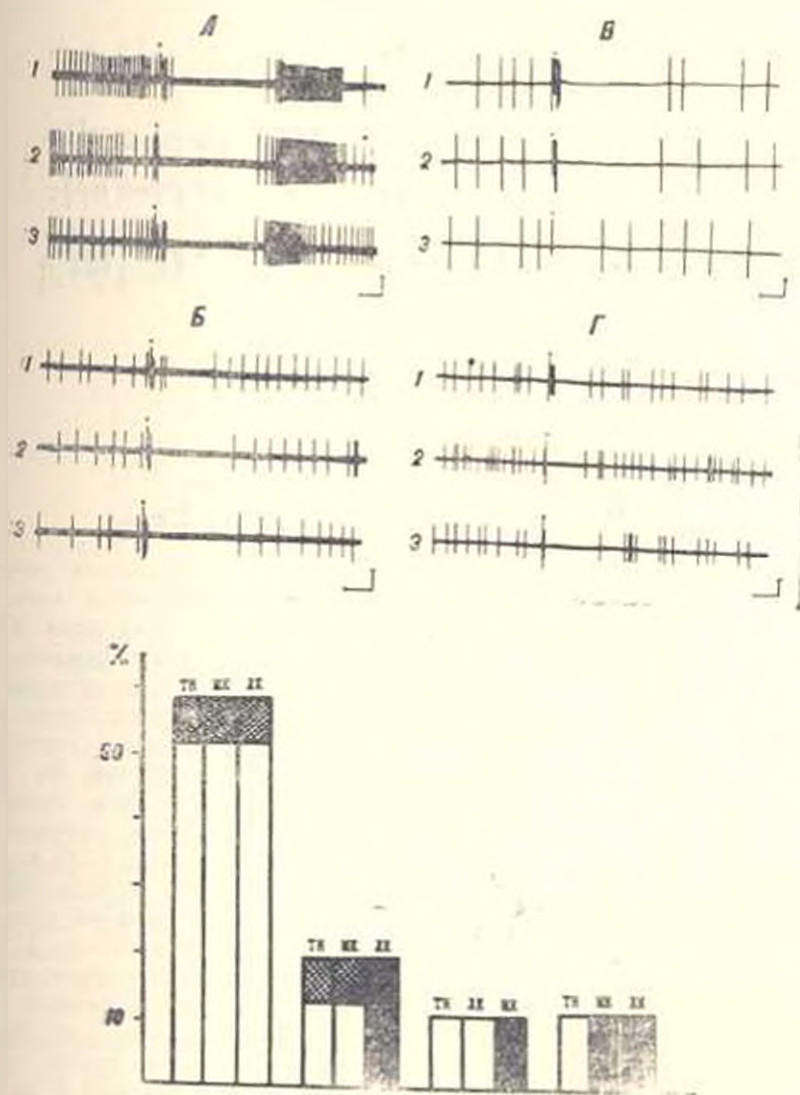


Рис. 1. Типы ответов тримодальных нейронов заднего гипоталамуса. А, Б—однонаправленных, В, Г—разнонаправленный тип ответов четырех нейронов при раздражении тазового нерва (1), моторной (2) и лимбической коры (3). Калибр: 200 мс, 500 мкВ. На диафрагме показаны количество (в %) три-, би- и мономодальных нейронов, отвечающих однонаправленными (светлые столбцы), разнонаправленными (штрихованные столбцы) реакциями или не реагирующими нейронами (темные столбцы) при одиночных раздражениях тазового нерва, моторной и лимбической коры.

Олиго-, моносимпатические реакции «висцеральных» нейронов (из-за отсутствия четких критериев различия мы предпочли объединять их в одну группу) регистрировались реже, чем антидромные, и

почти в равной степени—7,2 и 5,5%—при стимуляции МК и ЛК со средним латентным периодами $7,5 \pm 1,1$ и $8,9 \pm 2,0$ мс. Антидромные и олигосинаптические ответы «висцеральных» нейронов при раздражении МК и ЛК представлены на рис. 2, А—Г.

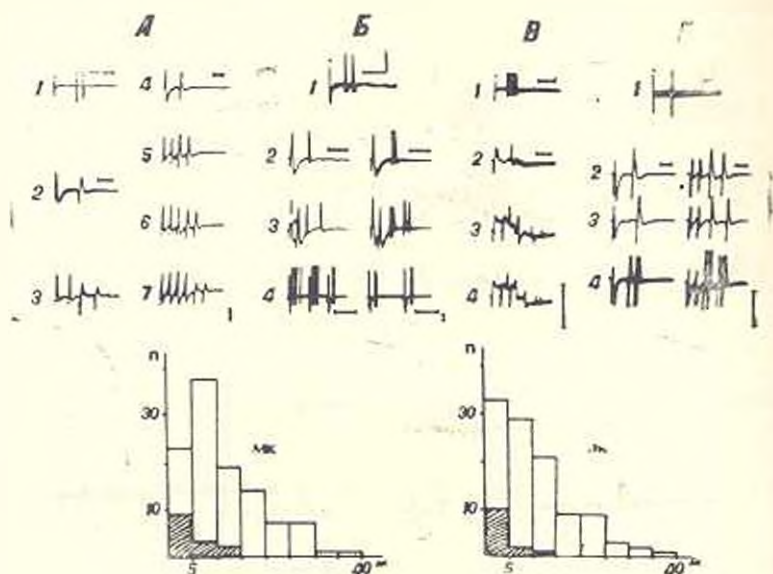


Рис. 2. Антидромные и олигосинаптические ответы «висцеральных» нейронов заднего гипоталамуса при раздражении моторной и лимбической коры. А-Г: 1—ответы четырех молчащих нейронов на раздражение вагусного нерва. Калибровка: 30 мс, 300 мкВ. А. 2, 3—пятикратная суперпозиция антидромного ответа нейрона при соответственно одиночном и парном (250 Гц) раздражении моторной коры; 4—7—вертикальная последовательная запись антидромного ответа этого же нейрона при (соответственно) одиночном, парном и ритмическом (250 Гц) раздражении моторной коры. Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. Б: 2—олигосинаптический ответ нейрона при раздражении моторной коры (однократный пробег и суперпозиция трех пробегов); 3—то же при парном раздражении с частотой 400 Гц; 4—при ритмическом раздражении с частотой 33 Гц и 22 Гц (суперпозиция пяти пробегов). Калибровка—5 мс (Б 2, 3), 30 мс (Б 4), 300 мкВ. В: 2—4—антидромные ответы нейрона при раздражении лимбической коры однократными, парными и ритмическими (300 Гц) стимулами (суперпозиция 3 пробегов). Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. Г: 2, 3—олигосинаптические ответы нейрона при одиночной и парной (с частотой 200 Гц) стимуляции лимбической коры; 4—то же при пятикратном наложении пробегов луча. Калибровка: 5 мс, 300 мкВ. На графиках: гистограммы распределения скрытых периодов ответов «висцеральных» нейронов заднего гипоталамуса на раздражение моторной и лимбической коры. По оси ординат—количество (n) нейронов, по оси абсцисс—длительность латентного периода (мс). Светлые столбцы—полисинаптические ответы, штрихованные столбцы—антидромные ответы кистей.

Известно, что метод парной одномодальной стимуляции позволяет определить рефрактерность нервных путей, проецирующихся к нейрону. Этот метод применялся нами в отношении полисинаптически активируемых нейронов гипоталамуса для сопоставления длительности периодов восстановления тест-ответов нейронов при парном раздражении МК и ЛК и косвенной оценки рефрактерности соответствующих кортико-гипоталамических проекций. Установлено, что после ответов нейронов на кондиционирующее раздражение в интервалах 20, 286

50, 100-мс преобладало угнетение тест-реакций независимо от мозальности раздражения (рис. 3—график). Пример угнетающего действия кондиционирующих стимулов представлен на рис. 3, А—В. Следует отметить, что процессы восстановления тест-реакций у данного нейрона при раздражении тазового нерва и ЛК имели нетипичную для

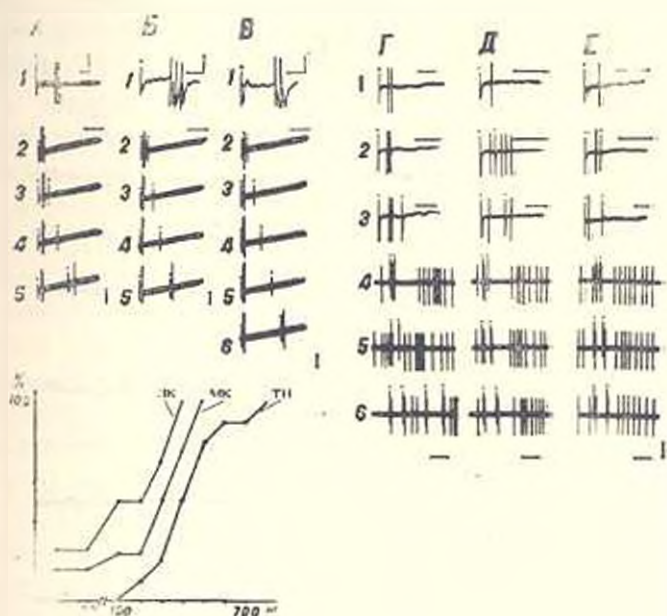


Рис. 3. Реакции нейронов гипоталамуса при парной одномазальной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры. А—В: 1—ответы тримазально-го нейрона на одиночные раздражения тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно; 2—5—то же при парной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно с межстимульными интервалами 50 (2); 100 (3); 200 (4); 300 (5) и 100 (В6) мс. Калибровка: 10 мс для 1; 200 мс для 2—6; 100 мкВ. Г—Е: 1—ответы другого нейрона при одиночной стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно; 2—6—то же при раздражении тазового нерва, моторной и лимбической коры парными стимулами с интервалами: 20 (2), 50 (3), 100 (4), 200 (5), 300 (6) и 300, 400 (Г6) мс. Калибровка: 250 мкВ, 40 мс для 1—3; 400 мс для 4, 5, 6. На графике—кривые зависимости количества восстановленных до исходной величины тест-реакций (% ось ординат) от величины интервала между стимулами (ось абсцисс).

тельность (сравнить с графиком). Интересно, что у нейрона, представленного на рис. 3, Г, Е, наряду с угнетением тест-реакций в интервалах 20—50 мс (Г, Е—2,3) при парных раздражениях тазового нерва и ЛК, в ответ на двоянную стимуляцию МК в этих же интервалах (Д—2,3) имело место раннее восстановление тест-разряда, а характерная картина угнетения тест-ответов наблюдалась лишь на 100 мс после кондиционирующего раздражения (рис. Д—4), что связано, по-видимому, с развитием фазы длительного позднего торможения. Сравнительный анализ показал, что почти во всех интервалах между парными стимулами вероятность угнетения тест-реакций проявляется в следующей последовательности: тазовый нерв—МК—ЛК (график, рис. 3). Таким образом, наибольшая, до 800 мс, длительность восста-

новления наблюдалась при парном раздражении тазового нерва, а наименьшая, до 400 мс.—ЛК.

Характер и особенности взаимодействия разномодальных сигналов на нейронах заднего гипоталамуса исследовали при раздражении тазового нерва, МК и ЛК околопороговой и надпороговой силой. В первом случае (5 нейронов) взаимодействие исследовалось по следующей схеме: регистрировались реакции нейрона при одиночных раздражениях тазового нерва, МК и ЛК надпороговой силой (рис. 4, А1—3;

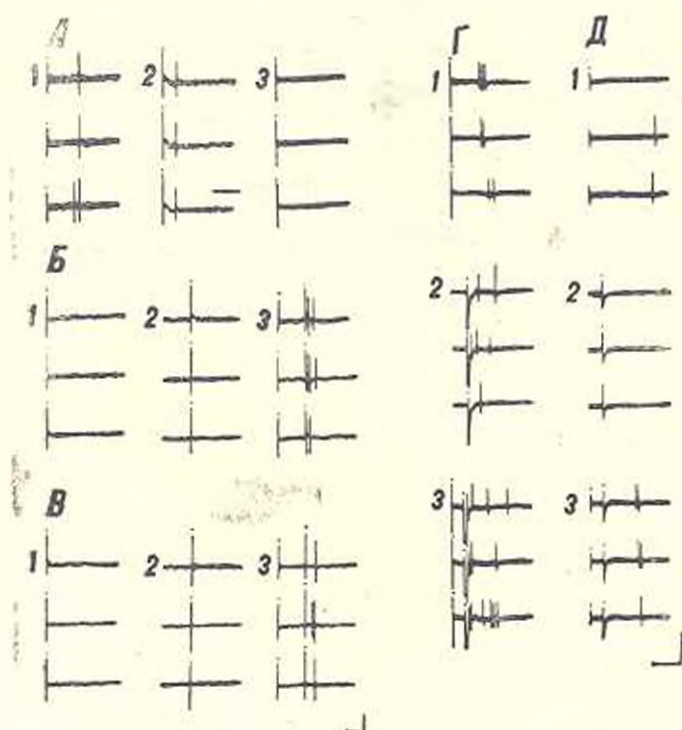


Рис. 4. Взаимодействие разномодальных импульсов на нейронах гипоталамуса при околопороговой стимуляции тазового нерва, моторной и лимбической коры. А: 1, 2—ответы молчащего нейрона при стимуляции тазового нерва и лимбической коры (соответственно) надпороговой силой 3—отведение от данного нейрона при стимуляции моторной коры максимальной силой (вызванная активность не наблюдается). Б: 1, 2—отведение от того же нейрона при контрольных подпороговых одиночных раздражениях тазового нерва и лимбической коры соответственно; 3—при сочетании их раздражения подпороговой силой с интервалом 30 мс. В: 1—отведение от того же нейрона при одиночном раздражении тазового нерва подпороговой силой, 2—при одиночном раздражении моторной коры максимальной силой; 3—ответ нейрона при сочетании данных стимулов (интервал 30 мс). Г: 1, 2—реакции другого нейрона при контрольном надпороговом раздражении тазового нерва и моторной коры (соответственно) и 3—при сочетании данных стимулов с интервалом 10 мс. Д: 1, 2—отведение от того же нейрона при соответственно пороговом раздражении тазового нерва и подпороговом—моторной коры; 3—при сочетании данных стимулов с интервалом 10 мс. Калибровка: 20 мс, 200 мкВ.

1 и 2); далее подбирался оптимальный интервал взаимодействия (требовалось приблизительное совпадение во времени реакций на кондиционирующий и тестирующий стимулы); далее интенсивность стиму-

до снижали до подпорогового или порогового уровней (рис. 4, Б—1, 2; Д—1, 2). Взаимодействие, вызванное подпороговыми или пороговыми стимулами, выражалось, как правило, в появлении вызванных разрядов (рис. 4, Б—3, Д—3) даже в том случае, когда кондиционирующий стимул подпороговой силы взаимодействовал с тестирующим стимулом максимальной силы, изолированное применение которого не вызывало реакций нейрона (рис. 4, А—3, В, 1—3).

Взаимодействие разномодальных сигналов надпороговой силы изучалось в четырех сочетаниях: при кондиционирующих раздражениях МК (11 нейронов) или ЛК (10 нейронов) и тестирующих—тазового нерва и, наоборот, при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующих раздражениях МК (9 нейронов) или ЛК (9 нейронов). Анализ особенностей взаимодействия при кондиционирующих раздражениях МК или ЛК показал, что независимо от раздражаемой корковой области в интервалах 10—100 мс происходит преимущественное угнетение «висцеральных» тест-реакций. Иногда (рис. 5, Б, В) торможение «висцерального» тест-ответа имело место во всех исследуемых интервалах, вплоть до 300—400 мс. Противоположные эффекты наблюдались у двух других нейронов, один из которых представлен на рис. 5 Е, Ж. Видно, что кондиционирующее раздражение МК и ЛК не вызывало изменений ответоспособности нейрона на висцеральные тест-стимулы ни при одном межстимульном интервале. Следует отметить, что на рис. 3 и 5 представлены ответы одних и тех же нейронов при тестировании парными одно- и разномодальными стимулами во всех сочетаниях. Сравнительный анализ кривых восстановления «висцеральных» тест-ответов (рис. 5—график) при кондиционирующих раздражениях МК и ЛК показал, что последняя оказывала достоверно более ($P < 0.05$) выраженное тормозящее влияние в интервалах 10—100 мс. При межстимульных интервалах выше 100 мс прослеживалось сходство в динамике восстановления «висцеральных» тест-реакций при кондиционирующих раздражениях МК и ЛК.

При обратном сочетании разномодальных стимулов кондиционирующее раздражение тазового нерва могло вызвать угнетение «корковых» тест-разрядов (рис. 5 Г, Д), которое выражалось либо в частичном (сравнить Г, 1, 2 с А, 2), либо в полном подавлении ответа на тестирующие стимулы (Д, 1, 2). В 2 случаях, один из которых представлен на рис. 5—З, Н, кондиционирующее раздражение тазового нерва не вызывало изменений ответоспособности нейронов на корковые стимулы ни при каком межстимульном интервале. Особенности взаимодействия разномодальных импульсов при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующем—МК и ЛК показаны на графике рис. 5. Видно, что наиболее выраженное угнетение «лимбических» тест-ответов имело место на 10 и 100 мс после кондиционирующего раздражения тазового нерва. Во всех интервалах угнетение

«моторных» тест-ответов выявлялось в сравнительно большей степени, чем «лимбических», хотя и не превышало 50 процентов.

Полное восстановление ответов нейронов на тест-стимуляцию ЛК и МК наблюдалось к 500 и 600 мс после кондиционирующего раздражения тазового нерва. Обобщая вышесказанное, можно предположить, что корковые кондиционирующие стимулы оказывают выражен-

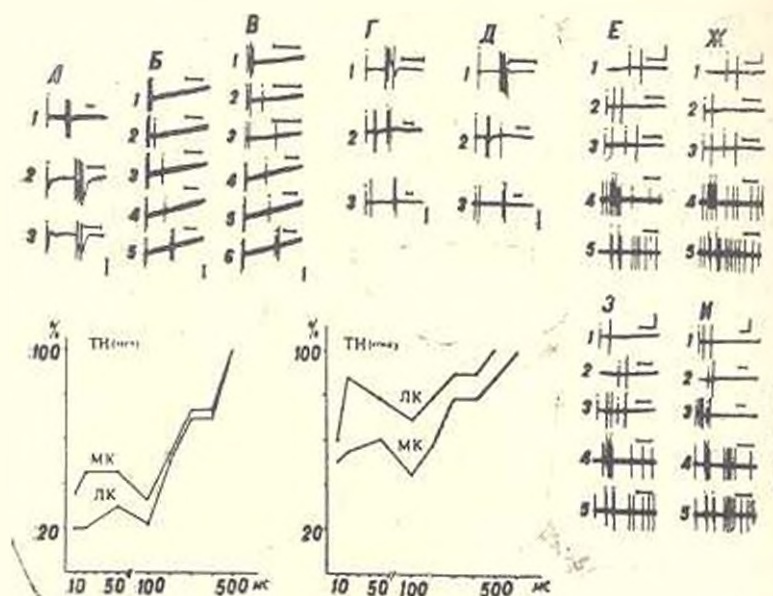


Рис. 5. Варианты взаимодействия на нейронах гипоталамуса разномодальных сигналов, вызванных раздражением тазового нерва, моторной и лимбической коры. А—Д. Е—Н—ответы двух нейронов (соответственно) при взаимодействии разномодальных импульсов. А: 1—3—ответы нейрона при одиночном раздражении тазового нерва, моторной и лимбической коры соответственно. Б, В. реакция нейрона при кондиционирующей стимуляции, соответственно, моторной и лимбической коры и тестирующей—тазового нерва в интервалах (1—5): 50, 100, 200, 300, 400 и 500 (ВБ) мс. Г: ответы этого же нейрона при кондиционирующем раздражении тазового нерва и тестирующей—моторной коры. Д—при тестирующем раздражении лимбической коры в интервалах (1—3): 50, 100, 200 мс соответственно. Калибровка: 10 мс для А; 200 мс для Б, В; 50 мс для Г, Д; 100 мкВ. Е—Н: ответы второго нейрона при кондиционирующем раздражении моторной коры (Е) или лимбической коры (Ж) и тестирующих—тазового нерва, а также при обратном сочетании стимулов. З—(конд.)—тазовый нерв (тест)—моторная кора; Н—(тест) лимбическая кора. 1—ответы нейрона на раздражение тазового нерва, 2—на раздражение моторной коры (Е, З) или лимбической коры (Ж, Н), 3—эффекты взаимодействия кондиционирующих и тестирующих стимулов в интервалах 50 мс; 4—100 мс; 5—200 мс. Калибровка: для 1, 2, 3—40 мс; 4, 5—400 мс; 250 мкВ. На графиках процентное соотношение угнетения (вверх по оси ординат) или облегчения (вниз по оси ординат) реакций нейронов гипоталамуса на тестирующие раздражения в различные интервалы времени (ось абсцисс) после кондиционирующего стимула.

ное угнетающее влияние на реакции нейронов на висцеральные тест-стимулы в течение первых 100 мс. При обратной последовательности стимулов реакции нейронов на корковые тест-стимулы после конди-

циирующих «висцеральных» разрядов угнетаются в значительно меньшей степени.

Исследование конвергентных свойств «висцеральных» нейронов показало, что нейроны, имеющие кортикофугальные входы от обеих корковых зон, составляют наиболее многочисленную группу. Наряду с полисенсорными нейронами, имеются «висцеральные» нейроны с доминирующим входом от одного из корковых полей (бимодальные нейроны) и мономодальные, не связанные с указанными отделами коры, которые было бы правильно назвать «сомато-висцеральными», поскольку они не являются специализированными «висцеральными» нейронами и, как правило, реагируют на соматические афферентные сигналы [2, 5]. Полученные данные согласуются с результатами ряда исследований, свидетельствующих о наличии в гипоталамусе нейронов с различной конвергентной емкостью [5, 15]. По-видимому, «висцеральные» нейроны с различными конвергентными свойствами имеют определенную специализацию: часть их самостоятельно, без участия коры воспринимает афферентные висцеро-соматические сигналы, на других—осуществляются кортикофугальный контроль и объединение структур переднего мозга, благодаря чему они участвуют в формировании поведенческих реакций.

Одновременно наши данные показывают, что некоторые бимодальные нейроны имеют потенциальные связи с неэффективной корковой зоной, влияние которой выявляется при взаимодействии с дополнительным возбуждением (рис. 4, В). Подобные реакции описаны при исследовании подпороговых синаптических ответов моносенсорных нейронов МК и таламуса на стимулы разной модальности [8-10]. Тестирование дополнительным возбуждением в наших экспериментах дало эффект на двух из четырех исследованных бимодальных нейронах, однако не исключено, что часть других би- и, возможно, мономодальных нейронов также составляет резерв потенциально полисенсорных клеток. Таким образом, висцеральное исследование конвергентных свойств нейронов методом одиночных изолированных раздражений не всегда выявляет действительное соотношение клеток с различной конвергентной емкостью.

Наши данные показали, что МК и ЛК оказывают преимущественно возбуждающее влияние на реакции висцеральных нейронов заднего гипоталамуса. Об этом свидетельствуют как данные о преобладании ранних возбуждающих реакций по сравнению с соответствующими тормозными, так и данные об облегчающем влиянии парных разномодальных стимулов подпороговой величины. Ранее было установлено, что восходящие влияния гипоталамуса на нейроны сенсомоторной коры также имеют преимущественно возбуждающий характер [4]. Очевидно, «висцеральные» нейроны с афферентными входами от МК и ЛК являются звеньями нервных цепей, по которым ревербируют интегрированные гипоталамо-корковые сигналы.

Длительность и вариабельность скрытых периодов большинства нейронов заднего гипоталамуса связаны с полисинаптической активацией при раздражении МК и ЛК. В нейронные цепи, опосредующие

корковые влияния на гипоталамус, могут включаться различные подкорковые структуры. Однако, как показали наши исследования, небольшая группа «висцеральных» нейронов имеет прямые моно-, олиго- и полисинаптические входы от МК и ЛК. Прямые проекции данных корковых зон с ядрами заднего гипоталамуса описаны в ряде морфологических и электрофизиологических работ [9, 11, 12, 18]. Функциональная идентификация нейронов дает основание считать, что деятельность определенной группы «висцеральных» нейронов контролируется непосредственно с указанных зон коры. Известно также, что кортико-гипоталамические проекции от МК и ЛК являются нисходящим звеном нервных кругов с обратными нисходящими гипоталамическими проекциями [14, 17, 19, 20]. Полученные нами антидромные реакции функционально идентифицированных «висцеральных» нейронов при раздражении МК и ЛК свидетельствуют о возможности прямых влияний со стороны данных нейронов на указанные зоны коры. Благодаря двусторонней связи обеспечивается, очевидно, взаимозависимость «висцеральных» нейронов гипоталамуса с нейронами МК и ЛК в процессах регуляции висцеральных функций. Сравнительный анализ данных, полученных при парной одномодальной стимуляции МК и ЛК, выявил, что ЛК подавляет тест-ответы нейронов гипоталамуса более кратковременно, чем МК, что, по-видимому, связано со сравнительно большей скоростью проведения по лимбико-гипоталамическим путям и (или) с более короткой цепочкой синаптических переключений. Благодаря сравнительно меньшей по длительности рефрактерности лимбико-гипоталамических проекций обеспечивается, по-видимому, более быстрый возврат нейронов гипоталамуса в исходное состояние для восприятия повторного сигнала. Также неравноценна роль кортикофугальных сигналов от указанных зон коры при функциональных взаимоотношениях с висцеральными афферентными посылками. Анализ графиков показал, что ЛК оказывает наиболее выраженное угнетение тест-реакций нейронов гипоталамуса на кондиционирующие висцеральные стимулы. Эти данные противоречат бы предыдущим, если бы кортико-висцеральное взаимодействие осуществлялось только на уровне нейронов гипоталамуса, однако учитывая, что кортико-висцеральное взаимодействие может иметь место на различных прегипоталамических уровнях ЦНС, можно предположить, что ЛК осуществляет более тесный контроль, чем МК, над висцеральной афферентацией. Таким образом, наши данные в некоторой степени подтверждают и дополняют современные представления о том, что ЛК «отличается особыми функциональными свойствами — большой эффективностью и специфичностью своих влияний на многие вегетативные функции» [6].

Нами не обсуждаются механизмы угнетения или облегчения реакций нейронов при одно- и гетеромодальном раздражении, поскольку некачественное ответление не в состоянии дать исчерпывающий ответ на данный вопрос, как и на вопрос о том, является ли конвергенция результатом локального взаимодействия на нейронах гипоталамуса или следствием взаимодействия и интеграции на догипоталамическом

уровне. Эти проблемы рассматриваются в ряде исследований, проведенных на ядрах таламуса [7, 10] и коре [13, 16], однако в отношении гипоталамуса необходимы дальнейшие исследования внутриклеточными методами.

Полученные данные указывают также на то, что роль афферентных потоков центрального и периферического происхождения при их взаимодействии на нейронах гипоталамуса неоднозначна. В то время как при гетеромодальном тестировании надпороговой силой кортикофугальные сигналы блокируют большинство тест-реакций «висцеральных» нейронов, при обратном сочетании стимулов висцеральные сигналы не в состоянии подавить в той же степени «корковые» ответы нейронов. Преобладание несимметричного типа блокирования указывает на ведущую роль коры при взаимодействии с периферическими висцеральными сигналами.

Вышесказанное позволяет заключить, что МК и ЛК находятся в тесных функциональных взаимоотношениях с нейронами гипоталамуса и осуществляют кортикофугальный контроль над висцеральными афферентными системами гипоталамуса, однако из двух корковых зон ЛК обеспечена сравнительно более эффективными и оперативными механизмами регуляции. Не менее важными являются данные, свидетельствующие о том, что висцеральные афферентные послышки модулируют нисходящий корковый разряд от МК и ЛК. Это обеспечивает в конечном итоге координирующие механизмы кортикофугального контроля над афферентными системами гипоталамуса.

ЛИТЕРАТУРА

1. Багдасарян К. Г., Аветисян Н. Н., Бахлаваджян О. Г., Саруханян Р. В. Физiol. журн. СССР, 73, 6, 715—723, 1987.
2. Багдасарян К. Г., Бахлаваджян О. Г., Аветисян Н. Н. Физiol. журн. СССР, 71, 9, 1049—1057, 1985.
3. Бахлаваджян О. Г., Аветисян Н. Н., Багдасарян К. Г., Саруханян Р. В. Физiol. журн. СССР, 71, 1, 65—71, 1985.
4. Бахлаваджян О. Г., Мкртчян А. Г., Аветисян Э. Г. Нейрофизиология, 14, 3, 298—306, 1982.
5. Бахлаваджян О. Г., Багдасарян К. Г. Нейрофизиология, 8, 2, 276—282, 1976.
6. Беллер Н. И. Висцеральное поле лимбической коры. 160, Л., 1978.
7. Волошин М. Я., Прохоренко В. Ф. Нейрофизиология, 10, 5, 460—463, 1978.
8. Воронин Л. Л., Таненгольц Л. И. Организация межнейронных связей. 11—26, М., 1967.
9. Замирский Н. А. Лимбическая область большого мозга. 280, М., 1972.
10. Катаков В. Н., Каменков Л. М. Нейрофизиология, 10, 5, 478—485, 1978.
11. Казаков В. Н., Кривцов Н. Я. Нейрофизиология, 10, 1, 44—53, 1978.
12. Ловсин А. И. Архив анат., гист. и эмбр., вып. 1, 61, 1, 64—69, 1971.
13. Серков Ф. Н. Нейрофизиология, 16, 3, 394—403, 1984.
14. Anden N. E., Palmstén A. Acta physiol. scand., 67, 5, 313—326, 1966.
15. Dafny N., Feldman S. Brain Res., 2, 241—257, 1970.
16. Dibaer R., Rutledge L. T. Exp. Neuro., 12, 4, 39—369, 1965.
17. Luxe K., Hanberger H., Hübner T. Brain Res., 8, 1, 125—131, 1968.
18. Ito E., Markovitsch H. Y. Exp. Brain Res., 47, 1, 79—94, 1982.
19. Klein J., Kuypers H. G. Science, 187, 4177, 660—662, 1975.
20. Wolf G., Satin J. J. Comp. Neurol., 157, 2, 137—156, 1965.

Получено 25.11.1991 г.

УЧАСТИЕ ЭНТОПЕДУНКУЛЯРНОГО ЯДРА В ОБОРОНИТЕЛЬНОМ ПОВЕДЕНИИ КРЫС

Л. М. КАРАПЕТАН, Ж. С. САРКИСЯН, Л. С. ГАМБАРЯН, А. А. ГАРИБЯН

Институт зоологии АН Армении, Ереван

Показано, что при выключении энтопедункулярного ядра затрудняется процесс обучения активному избеганию электрического тока. Ранее выработанный навык не исчезает, но становится нестабильным, увеличивается латентный период и время двигательной реакции.

Ուսումնասիրվել է էնտոպեդունկուլյար կորիզի վերջ ապիտակ առնետների խոսափողական վարքագծում:

Փորձերի արդյունքները ցույց են տվել, որ էնտոպեդունկուլյար կորիզի վնասման ժամանակ դիվարանում է ակտիվ խոսափողական ռեակցիայի մշակումը էլեկտրական հոսանքից: Նախորդը մշակված փորձը չի անհետանում, բայց դառնում է անկայուն, երկարում է զադտնի շրջանը և շարժողական ռեակցիայի ակտիվությունը:

It has been established that the destruction of the nucleus entopeduncularis makes difficulties in the process of learning the active avoidance. The earlier habit of training does not disappear but becomes not stable, latency and the time of the motor reaction are prolonged.

Энтопедункулярное ядро—оборонительный рефлекс.

Ранее нами было показано, что ЭЯ принимает активное участие в процессах формирования и осуществления условного пищевого поведения животных, разрушение его приводит к изменению как положительных, так и отрицательных рефлексов [4,5]. Имеющиеся в литературе скудные данные о физиологии ЭЯ [10, 11], а также результаты наших исследований в основном свидетельствуют о принадлежности этой структуры к системе, обеспечивающей пищевое поведение, и остается невыясненным ее участие в оборонительном поведении животных. И если учесть, что разные мотивации рассматриваются не как самостоятельная проблема, а как составная часть целостной системной организации целенаправленных поведенческих актов [8], то наше предположение о возможной роли ЭЯ в адаптивном поведении животных было бы неполным без данных об участии его в оборонительном поведении. В связи с этим представляло интерес изучение влияния ЭЯ на оборонительные реакции.

Материал и методика. Опыты проводили на 20 белых крысах в специальной камере для выработки оборонительного рефлекса. Камера имела электрический пол, через который пропускали ток напорной силы. На одном из участков камеры помещали педаль. Крыса нажатием на педаль выключала ток и избегала раздражения. Крышка камеры размером 40 x 50 см была сделана из оргстекла для наблюдений. В начале опыта животное помещали в стартовый отсек размером 15 см, который отделялся от основного отсека прозрачной подвижной перегородкой. Одновременно с подачей тока открывалась шторка и животное подбегало к педали. После выработки четкой реакции на безусловный раздражитель в работу включался условный раз-

Сокращение: ЭЯ—энтопедункулярное ядро

дражитель (обычный звонок). Теперь на действие звонка и тока крыса подбегала и нажимала на педаль. Через ряд сочетаний (10—15 проб) действие тока исключается и крыса на изолированное действие условного сигнала нажимала на педаль. Каждый раз перед подачей условного сигнала крысу перечемзали в стартовый отсек. Иногда с целью напоминания крысу подвергали действию тока. В эксперименте учитывали скорость выработки рефлекса, латентный период (с момента открытия шторки стартового отсека до выхода из нее), время пробежки (с момента выхода из стартового отсека до выключения тока), процент правильной реакции.

У животных первой группы выработку рефлекса производили до повреждения ЭЯ, у крыс второй группы предварительно разрушали ЭЯ с одной стороны, затем выработывали рефлекс. Повреждение производили электролитически (2—3 мА, 25—30 сек) по стереотаксическим координатам ($F_{\Gamma}=5,8$; $L=2,3$; $H=7,8$) атласа мозга Де-Гроута [9].

После выработки условного рефлекса у всех животных производили угашение приобретенной реакции, т. е. на протяжении нескольких дней (25—50 проб) действовали только звонком, полностью исключая действие тока. Наблюдалось постепенное угашение выработанной реакции. По достижении определенного фона угашения начинали восстановление оборонительной реакции.

У животных первой питактной группы после повреждения ЭЯ проверяли сохранность условной оборонительной реакции, затем производили угашение с последующим восстановлением его.

По завершении опытов всех оперированных крыс забивали, извлекали и фиксировали мозг в 10%-ном растворе формалина. Готовили сериальные препараты и определяли степень разрушения изучаемого ядра. В опыте учитывались животные, у которых удалось достичь полного или частичного разрушения ЭЯ.

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что условные оборонительные рефлексы у интактных животных появляются в среднем на 11 сочетании и закрепляются на 27 сочетании (рис. 2Б). Латентный период реакции при этом равняется $0,6 \pm 0,3$ сек, а время двигательной реакции достигает $1,7 \pm 0,4$ сек (рис. 1). После достижения критерия

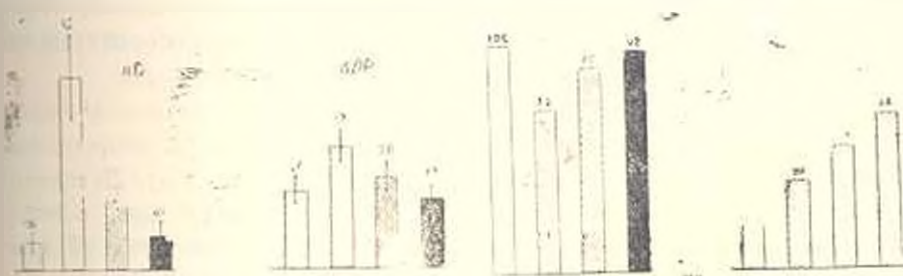


Рис. 1.

Рис. 2.

1. Условные двигательные оборонительные рефлексы у интактных и оперированных крыс. ЛП—латентный период, ВТР—время двигательной реакции. Белые столбики—интактные животные; заштрихованные в полоску—обученные крысы после операции; заштрихованные в квадратик—предварительно оперированные крысы; зачерненные столбики—люжбооперированные.

Рис. 2. А—процент правильной реакции; Б—количество проб, необходимых для появления и закрепления условной оборонительной реакции. Условные обозначения те же.

обученности (крыса в течение 2—3 опытных дней на все 5 предъявляемых проб четко нажатием на педаль выключает ток после подачи условного раздражителя) начинается процесс выработки угашения рефлексов. На протяжении 10 опытных дней животным предъявляли ус-

ловный раздражитель, без единого подкрепления током. Первое угашение при этом появляется в среднем на 8 неподкреплении (рис. 3), а закрепление его наблюдается в среднем на 45 неподкреплении. В процессе угашения возрастает латентный период реакции (2,2 сек). По достижении определенного уровня угашения в течение 3—5 дней восстанавливается оборонительная реакция.

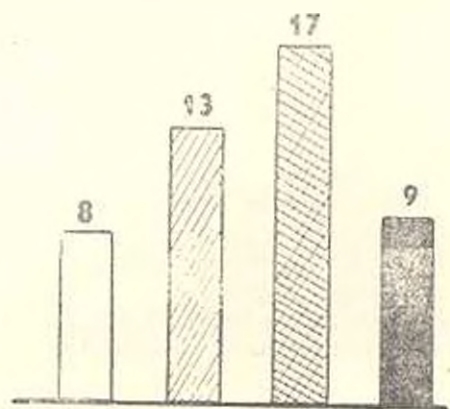


Рис. 3. Появление угашения условного оборонительного рефлекса. Условные обозначения те же.

У этих животных после операции наблюдается несколько иная картина. Выработанный рефлекс сохраняется, но процент правильных ответов достигает 72 (рис. 2 А). Латентный период при этом равняется $4,2 \pm 1,05$ сек, а время двигательной реакции увеличивается до $2,7 \pm 0,4$ в среднем (рис. 1). В процессе угашения также наблюдаются различия. Так, первое угашение появляется в среднем на 13 неподкреплении (рис. 3), а закрепляется оно в среднем на 32 неподкреплении. После достижения определенного фона процесса угашения оборонительная реакция восстанавливается.

У предварительно оперированных крыс появление рефлекса наблюдалось на 20 пробе в среднем. Для закрепления условной оборонительной реакции потребовалось 34 пробы в среднем (рис. 2 Б). Латентный период при этом равнялся $1,5 \pm 0,26$ сек, а время двигательной реакции $2,02 \pm 0,34$ сек (рис. 1), процент правильных ответов достигал 90 (рис. 2 А).

Первое угашение реакции у этих животных наблюдалось в среднем в течение 17 неподкреплений (рис. 3), а закрепление на 41 неподкреплении.

Результаты исследований показали, что при выключении ЭЯ затрудняется процесс обучения активному избеганию электрического тока. Ранее выработанный навык не исчезает, но становится нестойким, увеличивается латентный период и время двигательной реакции.

Результаты, полученные в опытах с угашением оборонительного рефлекса, показали, что первое угашение у ранее обученных и оперированных крыс появляется несколько позже, чем до операции, однако оно закрепляется после применения меньшего количества неподкреплений. Последнее можно объяснить тем, что хроническое угашение

рассматривается как процесс отрицательного обучения, а повреждение ЭЯ приводит к нарушению его. Почти такие же закономерности прослеживаются и у предварительно оперированных крыс.

Анализируя результаты, полученные нами при использовании обонятельных и пищевых методик [4, 5], также учитывая литературные данные [1, 2, 3, 6], можно заключить, что в приспособительных навыках грызунов при формировании и осуществлении целенаправленного поведения значительное место занимают базальные ядра, в том числе и ЭЯ.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батусев Л. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. М., 1973.
2. Ван-Бинн. Автореф. канд. дисс., 1959.
3. Казирян Г. М., Геворкян К. Н., Локян Ц. А. XXVIII Соединение по проблемам ВПД, Ленинград, октябрь 1989.
4. Карипетян Л. М., Саркисян Ж. С., Саялян С. Г. Биолог. журн. Армении, 42, 2, 1989.
5. Карипетян Л. М. Биолог. журн. Армении, 42, 8, 1989.
6. Локян Ц. А., Казирян Г. М., Геворкян К. Н., Гамбарян Л. С. Биолог. журн. Армении, 40, 5, 1987.
7. Саркисян Ж. С., Гамбарян Л. С. Паллидум. Ереван, 1984.
8. Судикова К. В. Общая теория функциональных систем, 224. М., 1984.
9. De-Griol J. The lat forebrain stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.
10. Levine M. S., Schwartzbaum J. B. J. Comp. and Physiol. Psychol., 47, 3, 615—635 1973.
11. Aldsky T. A., Buchsald A. A., Hull C. P., Levine M. S. Electroencephalogr. and clin. Neurophysiol., 39, 1, 79—84, 1975.

Поступило 11.III 1991 г.

Биолог. журн. Армении, № 4(44).1991

УДК 581.1.032

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ОСНОВНЫХ ДОМИНАНТОВ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

И. И. КОЧАРЯН

Институт ботаники АН Армении, Ереван

На растениях сем. *Chenopodiaceae* с различным типом первичного фотосинтетического метаболизма отмечена зависимость водного баланса от жизненных форм и типа метаболизма.

Ուսումնասիրվում է *Chenopodiaceae* ընտանիքի էնկուլտացիոնների ջրային տնօրինման ռեժիմը տարբեր տեսակների մետաբոլիզմով: Նշվում է երանջ ջրային հաշվետվող կախվածությունը կենսական ձևից և մետաբոլիզմի տիպից:

The water regime of *Chenopodiaceae* plants of the primary photosynthetic metabolism of various kinds was studied. The water balance dependence of living forms and types of metabolism was marked.

С₂-галофиты—С₄ НАД.МЭ и НАДФ.МЭ растения—показатели водного баланса

Проблеме устойчивости растений к крайним засушливым условиям всегда уделялось большое внимание. Имеются обширные сведения о комплексных структурных и физиологических признаков, обеспечиваю-

них жизнедеятельность растений при низком уровне водообеспеченности [1, 5, 6, 9, 11, 15, 19].

Состояние водообеспеченности оценивается по водному дефициту, чаще реальному и реже критическому [3, 8]. Фактором, контролирующим водный обмен растений засушливых и засоленных территорий, является осморегуляция. Накопление солей растениями увеличивает осмотическое давление тканей, что сокращает транспирацию [13, 21]. Приспособленность растений к аридным условиям существования в значительной мере определяется пластичностью их водного режима. На примере полыней Казахстана Свешниковой [9] продемонстрирована согласованность типа водного режима с условиями среды. Современные воззрения на изучение водного режима с позиций биохимической и физиологической устойчивости растений к засухе и засолению рассматриваются в одной из сводок [17].

В настоящей работе представлены результаты изучения водного режима растений с различным типом первичного фотосинтетического метаболизма и роли последнего в организации их водного баланса.

Материал и методики. Исследования проводили на 15 видах растений сем. *Сложноцветные*, произрастающих в солончаковой полупустыне Эмиздинского района, так как в нем можно наблюдать весь экологический ряд галофитов до галофитов-прелюбителей различных засоленных форм с разной структурой корневых систем и различающихся типом фотосинтетического метаболизма (C_3 -растения, C_4 -растения с НАД·МЭ и НАДФ·МЭ структурно-функциональными формами). Показатели водного режима — удержание воды в органах ассимиляции, интенсивность транспирации, реальный и критический дефицит воды — определяли в полевых лабораторных условиях [4, 12]. Осмотическое давление определяли коллоидно-осмотическим методом [18], ионы Na^+ , K^+ — на ионном фотометре «Сатурн», хлор — сжиганием навески по Шенгелеру [10], содержание золь — сжиганием пробы по разности навески.

Результаты и обсуждение. Важную роль в водном балансе растений играет транспирация, так как может служить показателем уровня их водоснабжения [2, 7, 9]. C_4 -растения НАДФ·МЭ формы декарбоксилирования (*Bassia hyssopifolia* Pall., *Salsola iberica* (Sennen et Pau) Botsch, *Seidlitzia florida* (Bieb.) Bunge) оказались более требовательными к водоснабжению и характеризовались повышенной интенсивностью транспирации (табл.), что коррелирует с высоким содержанием воды в их ассимиляционных органах (82—88%). В пределах группы растений с НАД·МЭ формой декарбоксилирования отмечены различные уровни интенсивности транспирации. Наименьшая интенсивность транспирации при достаточной водообеспеченности наблюдалась у многолетника роза *Salsola* — *S. dendroides* Pall. и однолетника *S. iberica* Bieb. Видимо, регуляция водного баланса этих видов достигается за счет снижения этого показателя. Интенсивность транспирации у C_3 -многолетников — *Kalidium caspicum* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pav.) Bieb., *Halostachis caspica* (Bieb.) C. A. Mey ниже чем у однолетника *Salsicornia herbacea* L.

Таким образом, интенсивность транспирации как один из показателей экономного расхода воды у C_4 -растений находится на разных уровнях. Самыми экономными по расходу воды являются однолетники.

ки НАД-МЭ типа, отличающиеся низкой оводненностью тканей (табл.). Исключение составляют два вида рода *Suaeda* (*S. altissima* L., *S. confusa* Hjin), что связано с их приуроченностью к местам меньшего засоления. Интересно отметить, что C_4 -суккулентные растения имеют величины транскрипции, близкие к таковым C_3 -растений, что обусловлено высоким накоплением солей в тканях.

Оводненность органов ассимиляции изучаемых растений различна, от 67 до 89% (табл.). Наибольшие колебания этого показателя отмечались у однолетников независимо от типа фотосинтетического метаболизма. Максимальной оводненностью характеризовались однолетники, имеющие поверхностно расположенную корневую систему и растущие на увлажненных солончаках (*Suaeda altissima*, *Salicornia herbacea*, *Bieneria cycloptera* Willd.).

Водоносная ткань эволюционно более древних родов *Suaeda* и *Bieneria* меньше защищена обкладкой и мезофиллом, по сравнению с более молодыми родами и видами сем. *Chenopodiaceae*, поэтому они нуждаются в хорошем водоснабжении и отличаются высокой оводненностью тканей. Однолетники родов *Bassia*, *Salsola* (*B. hysteroptifolia*, *S. nitra*, *S. crassa*, *S. vermiculata*) также имеют повышенное содержание воды (до 80% в ассимиляционных органах) благодаря защищенности структуры водоносных тканей, которая поддерживает регулируемость их водного баланса.

Водный режим многолетних растений характеризуется средним уровнем оводненности листьев (57–71%). Среди них *Salsola dendroides* и *Halocnemum strobilaceum*, имеющие более глубокую корневую систему, отличаются повышенным содержанием воды (80%). Многолетники *Kalidium caspicum*, *Halostachis caspica*, относящиеся к C_3 -растениям, по оводненности органов ассимиляции мало отличаются от C_4 -многолетника *Salsola dendroides* (табл.).

Представление о водном балансе растения дает и такой показатель, как водный дефицит. Сравнение сублетального (критического) дефицита с реальным показало, что последний не достигает критических величин (табл.), что свидетельствует о водном режиме этой территории, обеспечивающем жизнедеятельность изучаемых растений. Состояние водообеспеченности и степень отрегулированности водного баланса растений оценивается по потенциалу сухости—отношению реального дефицита к сублетальному [14]. Для большинства изученных видов этот показатель находится в пределах 0,73 (*Salsola nitra*)—0,91 (*Bieneria cycloptera*), меньшая величина у *Halocnemum strobilaceum*—0,5 (табл.). Из этих данных следует, что *Halocnemum str.* не испытывает таких недостатков в водоснабжении, как виды с высокими величинами этого показателя.

Относительно мало различающиеся отношения реального дефицита к критическому (потенциал сухости) у исследуемых видов отражают состояние водного баланса, приспособленного к засушливым и засоленным условиям обитания. Некоторые колебания свидетельствуют о различном уровне этой приспособленности. У C_4 -однолетника *Bieneria cycloptera* величина потенциала сухости велика (0,9), что

Показатели водного режима и ионный состав солей галофитов Араратской равнины

Растения	% H ₂ O (от сырой массы)	Интенсив- ность транспи- рации, мг г·час	РД КД	Осмотиче- ское давле- ние	Зола, %	H ₂ O зола	Na м экв 100 г сух. массы	K м экв 100 г сух. массы	Na ⁺ K ⁺	Cl ⁻ м экв 100 г сух. массы
Аспиратные (ИД.мэ)										
<i>Suaeda altissima</i>	73.78	199	0.77	52	32.5	2.27	0.41	0.048	8.54	0.11
<i>S. confusa</i>	76	180	0.8	41.3	40	1.9	0.46	0.045	10.0	0.3
<i>Salsola crassa</i>	67	80	0.76	85.7	35.7	1.87	0.7	0.067	10.1	0.3
<i>S. nitaria</i>	73	141	0.73	38.41	22.4	3.26	0.33	0.051	6.47	0.07
<i>S. dendroides</i>	80	60 II	0.78	55.5	35.6	2.21	0.63	0.08	10.86	0.2
<i>Atriplex tatarica</i>	81	126	0.83	44.3	21.11	3.84	0.28	0.076	3.68	0.11
<i>Petrosimonia brachata</i>	76	117	0.85	72	31	2.45	0.4	0.046	8.12	0.27
Млатные (II АИФ.мэ)										
<i>Bassia hyssopifolia</i>	58	149	0.78	30	22	4	0.41	0.16	2.6	0.13
<i>Salsola lberica</i>	82	163	0.85	35	23.3	3.76	0.02	0.2	0.1	0.08
<i>Seidlitzia florida</i>	86	151	0.8	34.5	30	2.86	0.264	0.155	1.7	0.15
Сз-голофыны										
<i>Kalidium caspicum</i>	76	165	0.8	72	41	1.85	0.63	0.33	19.09	0.35
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	80	106.9	0.5	79.9	46.4	1.72	0.70	0.03	23.33	0.41
<i>Halostachys caspica</i>	71.3	108.44	0.715	70	35.2	2.02	0.97	0.07	12.76	0.27
<i>Salicornia herbacea</i>	91	136.3	0.93		30.3	3	0.41	0.054	7.59	0.09
<i>Bienertia cycloptera</i>	89.6	85.65	0.9		34.3	2.6				

является показателем неблагополучия в жизненных процессах, протекающих, возможно, на грани летальности. Наоборот, у большинства C_4 -суккулентных видов это отношение значительно меньше (табл.), что свидетельствует об их высокой приспособленности к настоящим условиям обитания. Что касается многолетних форм C_3 - и C_4 -суккулентных растений, то и по этому показателю они существенно не различаются.

Водоснабжение на солончаках гарантируется отлаженной системой осморегуляции. Анализ данных по осмотическому давлению показал, что эта величина значительно колеблется: от 30 до 85 бар (табл.). Максимум отмечен у *Salsola crassa* и *Halimolobos sibirica* — 79,9. Значительно ниже показатели у других видов рода *Salsola*. При этом величина осмотического давления четко коррелирует с солеустойчивостью, общим содержанием золы и отдельных ионов в ней с оводненностью тканей.

Сильное засоление почв солончаковой полупустыни затрудняет поступление воды в растения. Определение содержания воды и общей зольности, проведенное на большом наборе галофитов, показало, что чем меньше воды приходится на единицу содержания золы, тем растение устойчивее к засолению (табл.). Это отношение имеет информативное значение для определения степени суккулентности: чем ниже коэффициент, тем выше степень суккулентности. C_3 -растения и C_4 -растения НАД-МЭ формы, произрастающие в местах с высоким засолением, отличаются более высоким содержанием зольных элементов и солеустойчивостью. Среди C_3 -галофитов исключение составляет *Salicornia herbacea*, у которой высокая солеустойчивость (возможно, и потребность к засолению) сочетается с требовательностью к увлажненным местообитаниям, откуда и высокий показатель коэффициента [3].

Коэффициент отношения оводненности к золе у видов НАДФ-МЭ форм значительно выше, чем у НАД-МЭ растений и C_3 -галофитов, что подтверждает факт большей потребности в водоснабжении НАДФ-МЭ растений и их меньшую устойчивость к засолению.

Среди C_4 -растений самые высокие величины осмотического давления отмечаются у НАД-МЭ форм как у значительно более солеустойчивых по сравнению с НАДФ-МЭ растениями. Эта величина определяется в первую очередь накоплением ионов Na^+ , K^+ и Cl^- в золе растений. У видов с максимальным осмотическим давлением около 70% золы составляет сумма ионов натрия и хлора (табл.), и их характерной особенностью является преобладание ионов Na^+ над K^+ (в 3—10 раз). В отличие от растений НАД-МЭ формы у растений НАДФ-МЭ типа осмотическое давление низкое (22—30 бар), а содержание золы, как правило, составляет не более 30% от сухой массы. В золе растений этой группы количество Na^+ и Cl^- значительно меньше (не более 40% от общей массы ее), чем в золе растений НАД-МЭ типа, и намного (в 2,5—3 раза) выше содержание ионов K^+ , в результате чего меньше отношение Na^+/K^+ (табл.). По содержанию калия C_3 - и C_4 -НАД-МЭ растения существенно различаются. Отношение Na^+/K^+ у всех групп растений и, тем более, у галофитов, что именно натрий являет-

ся преобладающим катионом в создании высокого осмотического давления.

Сравнительный анализ количественного соотношения ионов Na^+ и K^+ в золе растений, принадлежащих к двум основным структурно-функциональным типам и произрастающих в различных регионах, а также сопоставление наших данных с литературными [16, 20] выявили высокую стабильность указанного отношения. Во всех случаях у растений НАДФ·МЭ форм оно значительно, в 8–10 раз ниже, чем у растений НАД·МЭ типа. Исходя из этого, мы считаем, что отношение Na^+/K^+ у C_4 -растений может явиться тестом для установления их принадлежности к одной из этих групп.

Полученные данные по водному балансу, зольности и содержанию ионов, являющихся основными регуляторами осмотического потенциала, приводят к заключению, что C_4 -синдром в сравнении с C_3 имеет значительные преимущества в аридных условиях при недостатке воды и повышенном засолении.

Рассмотрение данных по отдельным показателям водного режима солончаков исследуемого района позволило выявить значительную специфику растений, отличающихся степенью солеустойчивости. Основными факторами здесь являются жизненная форма растений с разным развитием корневой системы и тип первичного фотосинтетического метаболизма. При этом первостепенное значение имеет жизненная форма. У многолетних растений, меньше зависящих от колебания водоснабжения, разница в показателях водного баланса (общая оводненность тканей, интенсивность транспирации, потенциальная сухость, осмотическое давление) между C_3 - и C_4 -типами растений менее существенна, чем у однолетних. Тип фотосинтеза для водного баланса имеет первостепенное значение только для однолетних растений. C_3 —однолетние растения представлены в исследуемом районе всего несколькими видами. Регуляцию своего водного баланса они осуществляют за счет большого накопления солей. У C_4 -однолетних суккулентных растений в тех же условиях произрастания регуляция водного баланса протекает успешнее, чем у C_3 -растений. При этом выявлены различия между растениями НАДФ·МЭ и НАД·МЭ форм декарбоксилирования. Растения НАДФ·МЭ типа требовательны к условиям увлажнения, отличаются высокой оводненностью тканей, повышенной интенсивностью транспирации и, соответственно, относительно низкими величинами осмотического давления и общей зольности.

У растений НАД·МЭ форм водный баланс в значительной мере поддерживается осморегуляцией. Оводненность тканей и интенсивность транспирации у них ниже, чем у видов НАДФ·МЭ типа, а осмотическое давление и общее накопление ионов значительно выше.

Представленный материал показывает преимущества C_4 -растений в экономной организации водного баланса в условиях засоления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бибракская Н. И., Завидская И. Г. Экология, 1985.
2. Гельбова А. А., Конькова Л. Д. В кн.: Физиология засухоустойчивости растений, 280–286, М., 1971.

3. Горышина Т. К., Самсонова Л. И. Бот. журн., 51, 5, 670—677, 1966.
4. Сидина А. А., Сидина А. А., Цельникер Ю. Я. Бот. журн., 35, 2, 171—185, 1959.
5. Козликов Д. И. Биологические исследования, 58—71, Элиста, 1973.
6. Мирза-миллов Е. А. Бот. журн., 47, 9, 1339—1342, 1962.
7. Никольская Н. И. Бот. журн., 53, 10, 1390—1399, 1968.
8. Савишников В. М., Бобровская Н. И. Проблемы освоения пустынь, 5, 30—36, 1970.
9. Савишников В. М. Доминанты казахстанских степей, 192, Л., 1979.
10. Хлорнавариг. технические условия ТУ 6-01-515-76, опыты испытаний, Ереван, 1976.
11. Abd el-Rohm A. A. et al. Flora, 163, 1—2, 143—155, 1974.
12. Čatsky J. Biol. Plantarum, 4, 306—314, 1962.
13. Crafts A. S. In: Water deficits and plant growth, 85—133, N. V., London, 1963.
14. Hoffer K. et al. Forschungsdienst, 12, 50—61, 1941.
15. Kozłowski T. F. Plant Propdg. Society. Annual Meeting, 123—129, 1970.
16. Preston Ch., Critchley Ch. Austr. J. Plant Physiol., 11, 4, 491—498, 1965.
17. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney etc., 639, 1981.
18. Walter H. Die Hydratur der Pflanzen und ihre phy. olog. u. ökologische Bedeutung, 174, Jena, 1931.
19. Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, 1, 539, Jena, 1962.
20. Winter. Oecologia, 25, 125—143, 1976.
21. Zimmermann U. Rev. Plant. Physiol., 29, 121—148, 1978.

Получило 3.V 1990 г.

Бiolог. журн. Армении, №1.(44).1991

УДК 616.98:579.834.114

ПОПЫТКА ОБНАРУЖЕНИЯ *BORRELIA BURGDORFERI* У ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ АРМЕНИИ

С. ГИГЕН, Э. С. АРУТЮНЯН*, Г. А. КУТАРМАНЯК, Г. ЛОНЕ

Медицинский институт (г. Рен), Франция.

*Институт зоологии АН Армении, Ереван

Фауна Армении—клещи иксодовые—бактерии *B. relia burgdorferi*.

Клещевой спирохетоз (болезнь Лайма), проявляющийся в ряде клинических симптомов (дерматологических, неврологических и артралгических), известен давно, но их общий источник выявлен лишь недавно [24]. Он распространен в Северной Америке и во всей Палеарктической области [9, 10, 22].

Заболевание вызывается бактерией *B. burgdorferi*, имеющей геликоидальную структуру и принадлежащей к порядку *Spirochaetales*; главным переносчиком ее являются клещи из подсемейства *Ixodinae* [14]. Естественным резервуаром *B. burgdorferi*, кроме клещей, служат их дикие хозяева среди млекопитающих [7, 12]. Роль домашних животных как резервуара болезни или случайных хозяев изучена недостаточно [13]. Человек также может стать случайным переносчиком, если он укушен зараженным клещом.

Нами была предпринята попытка выявления спирохет, вызывающих болезнь Лайма, у клещей, собранных в Армении методом кожной иммунофлуоресценции.

Материал и методика. Были исследованы 40 клещей 4 видов, доставленных жителями в паразитологическую лабораторию города Реня (Франция).

Rhipicephalus bursa Capesitini et Fanzago, 187 (25 особей: 14 сытые самки, 3—невыкормленные и 8 самцов). Клещи выявлены на коровах (7 особей, 17.6.88) в окрестностях монастыря Гехард; 18 особей из с. Караундж (Горисский район) обнаружены 21.6.88, на коровах (16 особей) и баранах (2 особи).

Phlebotomus kaiseri Arthur, 1957, 12 особей; 10 самок и 2 нимфы, все сытые. Обнаружены на барсучке в окр. с. Цак-Кар (Мартунинский район), 17.6.88.

Dermacentor pictus (Hermann, 1804). Две сытые самки обнаружены на баранах: одна в Цак-Каре, 17.6.88, другая—в с. Карзахпор (Варденисский район), 18.6.88.

Hyalomma marginatum Koch, 1841. Одна сытая самка, найденная на корове в окр. с. Караундж, 21.6.88.

Диссекция—распластывание. Живые клещи были вскрыты под биноклярной лупой. Сегмент пищеварительного тракта извлекали из его срединной части, разрезали и распластывали мозкообразно на иммунофлуоресцентных пластинках (*Dynatech* 16 мозков на каждой пластинке). Тонкие препараты высушивали от 24 до 48 ч, на воздухе, закрывая их от пыли, затем использовали для иммунофлуоресцентной ре-

ахши. В методике косвенной иммунофлуоресценции применялась двойная реакция: путем контактирования вытяжки из пищевода клещей с антиспирохетными иммуноглобулинами человека; выявления наличия их фиксации с помощью смеси антиглобулинов человека, меченных флуоресцином.

Для реакции на косвенную иммунофлуоресценцию использовали человеческую вытяжку (серум), богатую антиспирохетными иммуноглобулинами (положительная реакция при 1/2048 косвенной иммунофлуоресценции), разбавленную на 1/32 в тампоне РВС (рН 7,35) 20 мл этой вытяжки откладывали на каждый мазок в инкубаторе при 37°. Пластинки затем отмывали в тампоне РВС, высушивали на воздухе, затем каждую сторону пластинки покрывали 20-миллиметровым слоем поливинилентной смеси антиглобулинов человека (IgG, А. М. производства Института Пастера) вместе с изотиоцианатом флуоресцина. Пластинки повторно инкубировали при 37° в течение 30 мин, затем промывали в тампоне РВС, высушивали и заключали в тампонируемый глицерин. Чтение проводили с объективом 40 флуоресцирующего микроскопа.

Результаты и обсуждение. Ни у одного из 40 исследованных клещей спирохет не обнаружено.

В Европе единственным известным переносчиком *B. burgdorferi* является *Ixodes ricinus* (L., 1758). Степень заражения им обычно колеблется от 5 до 40% [3—5, 11, 19, 20, 25]. Этот клещ известен и в Армении [2]. Очень вероятно, что в СССР [1] и в Японии [15] переносчиком может быть *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930, так как им он является в Китае [9], но этот вид в Армении не обнаружен.

В США известны 3 переносчика этой бактерии, все таксономически очень близкие к *I. ricinus*, а именно *Ixodes dammini* Spielman, Clifford, Piesman et Corvix, 1979 на восточном побережье, с интенсивностью поражения от 10 до 65% в штате Нью-Йорк [17], *Ixodes pacificus* Conley et Krls, 1943 на западном побережье, с низкой интенсивностью поражения (менее 2% [8]) и *Ixodes scapularis* Say, 1821 в Северной Каролине, с интенсивностью поражения менее 1%, так что его эпидемиологическое значение, по-видимому, очень незначительное [17].

В США найдены также другие *Ixodidae*, зараженные *B. burgdorferi*. Так, 3,5% *Amblyoma americanum* (L., 1758) были заражены в Северной Каролине и 5—15% в зависимости от стадии клеща — в Нью-Джерси [23]. Следовательно, эти клещи должны являться главными переносчиками в этих двух штатах.

Вторичными переносчиками этого заболевания можно считать также других *Ixodidae*, среди которых зараженность составляет менее 1%: в штате Коннектикут — *Haemaphysalis leporispalustris* (Packard, 1869), *Dermacentor variabilis* (Say, 1821) [6] и *D. albipictus* Packard, 1869 [17]; в Техасе — *D. variabilis*, *D. parumapertus* Neumann, 1901 и *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) [21]; в Калифорнии *D. occidentalis* Marx, 1892 [16].

Бактерии *B. burgdorferi* были выделены также из кровососущих насекомых (3 вида комаров, 3 вида блох и 8 видов мошек) [18], которые могут служить второстепенными переносчиками этого заболевания.

Учитывая вышесказанное, мы сочли необходимым продолжить эти исследования, охватив несколько других видов клещей, собран-

ных в Армении. Полученные пока на скромном материале результаты касались клещей, которые неизвестны как переносчики *B. burgdorferi*. Поэтому они не позволяют отрицать существование *B. burgdorferi* в Армении даже у этих видов клещей.

Дальнейшие исследования, в том числе климатические, должны быть углублены и направлены на сборы достаточного количества не только *Ixoides ricinus*, но также других *Ixodidae* для получения окончательного ответа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коренберг Э. И., Щербаков С. В., Ключеников В. И., Мед. паразитол., 2, 71—73, 1987.
2. Огиножонян А. М. Труды Армянской противочумной станции. I, 383—389, 1960.
3. Ackermann R., Katatski J., Boitsen H. P., Steere A. C., Gredzicki R. L., Hartung S. et Runne U. Proceed. of the 1st Intern. Symposium on Lyme disease Yale JI of Biol. n Med. ed., New Haven, U S A., 123—130, 1984.
4. Aeschlimann A., Chamer E., Gieson F. et Jeannet J. P. Zbl. Bakt. Hyg., A263, 450—458, 1986.
5. Anderson J. F., Dohy J. M., Countermanceh A., Hyde F. W. et Johnson R. C. Med. Mal. Infect., 16, 171—175, 1986.
6. Anderson J. F. et Magnarelli L. A. Proceed. of the 1st Intern. Symposium on Lyme disease Yale JI of Biol. n Med. ed., New Haven, U S A., 17—191, 1984.
7. Boster E. M., Coleman J. C., Fenach J. C., Massey D. L., Harrahan J. P., Burgdorfer W. et Barbour A. G. Science, 221, 322—322, 1983.
8. Burgdorfer W., Lane R. S., Barbour A. G., Gredzicki R. A. et Anderson J. R. Am. J. Trop. Med. Hyg., 31, 925—930, 1985.
9. Cheng X., Ai M. D., Yu X. Wen, Jong G., Zhang et Suo S. Wang. International Conference on Lyme disease and related disorders—New York, 14—16 September 1987 (Abstracts)
10. Dekonenko E. J., Steere A. C., Bernadi V. P. et Kravchuk L. N. I. Infect. Dis., 159, 748—753, 1988.
11. Dohy J. M., Imbert-Humeurt, Jeanne B. et Cheurlier S. Bull. Soc. fr. Parasit., 7, 111—125, 1989.
12. Donahue J. G., Plesman J. et Spielman A. Am. J. Trop. Med. Hyg., 36, 92—96, 1987.
13. Euzehy J. P. Ass. Anc. Inst. Pasteur, 31, 7—21, 1984.
14. Johnson R. C., Schmid G. P., Hyde F. W., Stetgerzall A. G. et Brenner D. J. Int. J. Syst. Bact., 31, 490—497, 1981.
15. Kamahata M., Baba S., Iguchi K., Yamaguchi N. et Russell H. H. Infect. Dis., 151, 854, 1987.
16. Lane R. S. et Lucote P. E. Ann. N. Y. Acad. Sci., 534, 192—203, 1988.
17. Magnarelli L. A., Anderson J. F., Apperson C. S., Fish D., Johnson P. C. et Chappel W. A. J. Wildl. Dis., 22, 178—189, 1986.
18. Magnarelli L. A., Anderson J. F. et Barbour A. G. J. Infect. Dis., 151, 355—358, 1986.
19. Mehl R., Sandven P. et Braathen L. R. Tidsskr. nor. Laegeforen., 107, 1612—1614, 1987.
20. Padda A., Burger I., Stanek G. et Wawalka G. Zbl. Bakt. Hyg., A263, 79—81, 1986.
21. Ruwling J. A. Zbl. Bakt. Hyg., A263, 483—487, 1986.
22. Schmid G. P. Reviews of Infectious Diseases, 7, 41—59, 1985.
23. Schulze T., Bowen G. S., Boster E. M., Lukas M. F., Purdin W. H., Altman R. Ormiston B. G. et Schisler J. K. Science, 224, 601—603, 1984.

24. Steere A. C., Malawista S. E., Bartenhagen N. H., Spieler P. N., Newmann J. H., Rahn D. W., Hutchinson G. J., Green J., Snyderman D. R. et Taylor E. New Haven, U. S. A. Yale JI, of Biol. Med. ed., 3 - 11, 1984.
25. Stiernsiedt G. Scand. J. Infect. Dis., 45, 70, 1985.

Поступило 7.XII 1990 г.

Бiolог. журн. Армении. № 4, (44), 1991

УДК 595.752-591.37

К ВОПРОСУ О МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ КОКЦИД РОДА *PORPHYROPHORA* (НОМОПТЕРА, СОССИНЕА)

Р. И. САРКИСОВ, Л. И. МКРТЧЯН

Институт зоологии АН Армении, Ереван

Кошенили — межвидовая гибридизация

Отсутствие в природе межвидовых гибридов рода *Porphyrophora* может быть объяснено либо удаленностью ареала видов (географическая изоляция), либо несовпадением циклов развития (экологическая изоляция), либо генетическими, этологическими, механическими и другими механизмами изоляции [1].

Первые два механизма в принципе устранимы, чего нельзя сказать об остальных. Лишь проведение спаривания позволит ответить на вопрос о возможности получения гибридов между теми или иными видами или выявить непосредственные причины, препятствующие межвидовой гибридизации.

В начале августа 1989 года на французском побережье Средиземноморья в районе г. Марселя были собраны и любезно предоставлены нам Доменик Кордон инцистированные самки *Porphyrophora crithmi*, за что приносим ей глубокую благодарность. Для проведения межвидовой гибридизации этого вида с араратской кошенилью, взрослые особи которой начинают выходить из яиц лишь с начала сентября, т. е. месяцем позже, пришлось ускорить развитие последней путем разведения ее в условиях закрытого грунта [2]. Это позволило нам иметь взрослых самок и самцов араратской кошенили *P. hamelii* к началу августа. Таким образом, были устранены два естественных барьера (географическая и экологическая изоляция) для спаривания представителей этих двух видов.

Материал и методика Спаривание особей обоих видов кошенили проводили в лабораторных условиях в одном направлении (♀ *P. crithmi* × ♂ *P. hamelii*). Реципрокное скрещивание не осуществлялось из-за отсутствия живых самцов вида, полученного из Франции.

Под наблюдением находилось 35 спаренных и более 40 виргинных самок. Несколько самок после спаривания были вскрыты на предмет обнаружения спермиев их половых путях.

Измерение длины и ширины яиц проводили под микроскопом МБС-1 с использованием окуляр-микрометра.

Для сравнительного изучения отрожденных личинок готовили тотальные препараты.

Результаты и обсуждение. До проведения спаривания были изучены в сравнительном аспекте с араратской копенилью некоторые особенности биологии *P. crithmi* (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые особенности *P. crithmi* и *P. hamelii*

Вид кошениль	Зимовка	Сроки выхода личинки из яиц самок	Среднее число яиц в кладке	Размер яиц, мм		Партено- генез	Число личинок в усиках	
				длина	ширина		♀	♂
<i>P. crithmi</i>	в фазе личинки	август	449	0.52	0.20	есть	7	9
<i>P. hamelii</i>	в фазе яйца	сентябрь	824	0.55	0.2	отсутствует	11—12	13

Обнаружены определенные различия между этими видами по всем приведенным показателям.

Проведение (в августе) межвидового скрещивания показало, что нет специфических этологических и механических барьеров, препятствующих копуляции самок *P. crithmi* с самцами *P. hamelii*. Длительность копуляции составляла 30—50 сек, т. е. она несколько продолжительнее, чем при внутривидовом спаривании *P. hamelii* (10—30 сек). В половых путях всех вскрытых после спаривания самок были обнаружены сперматозоиды, что свидетельствует о произошедшем оплодотворении. Спаренные самки на следующий день приступили к формированию яйцевого мешка, а на 3—6 день к откладке яиц. Среднее число яиц в кладке составляло 449 при длине их 0,52 мм и ширине 0,25 мм (табл. 1).

Через 1,5—2 месяца после начала откладки яиц во всех кладках началось отрождение личинок. Процент отрождения был высок и составлял 98,2. Вылупившиеся из яиц личинки, не выползая из яйцевого мешка, вступили в диапаузу. Содержание при комнатной температуре (17—20°) приводит их спустя месяц к гибели. Хранение же при температуре 10° позволяет продлить жизнь личинок до четырех месяцев.

Совершенно иная картина наблюдалась у виргинских самок. Сроки начала формирования яйцевого мешка были сильно растянуты и варьировали от 2 до 15 дней. Отдельные самки вообще не формировали его и, не отложив яиц, погибали. Виргинские самки значительно уступали оплодотворенным по таким показателям, как плодовитость и отрождаемость личинок (табл. 2).

Таблица 2. Показатели плодовитости самок и отрождаемости личинок

Группа самок	Число самок	Среднее число яиц в кладке	Процент отрожденных личинок
Оплодотворенные	1	449	98.2
Виргинские	9	116	34.0

Отрождение личинок из яиц виргинных самок свидетельствует о наличии партеногенеза у этого вида. Более высокая плодовитость осемененных самок и большой процент отрождения личинок может свидетельствовать о том, что скрещивание либо приводит к получению межвидовых гибридов, либо имеет место лишь стимулирующее влияние спаривания и осеменения и, возможно, явление гиногенеза. К сожалению, не были выявлены отличительные особенности между личинками каждого из родительских видов и личинками, полученными от их скрещивания. Отсутствие возможности довести полученных «гибридных» личинок до имаго также не позволяет однозначно судить об их происхождении.

В дальнейшем, при проведении подобных работ следует подбирать такие виды этого рода, которые отличаются друг от друга на стадии отродившихся личинок и кормовые растения которых имеются в республике. Это позволит при гибридном наследовании отличительных признаков у личинок уже на этой стадии говорить об их смешанном происхождении. Выращивание же таких личинок в экспериментальных условиях (закрытый грунт) позволит более широко судить о характере наследования признаков родительских видов и о плодовитости полученных гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Майр Э. Популяция, виды и эволюция. 460, М., 1974.
2. Саркисов Р. Н., Мкртчян Л. П., Захарян В. А., Хачоян А. С. Биолог. журн. Армении, 37, 8, 684—687, 1984.

Поступило 21.V 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 4(44), 1991

УДК 595.764

ЛИЧИНКА ПЛАСТИНЧАТОУСКОГО ЖУКА *PHARAONUS CAUCASICUS* REITT. (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

М. Ю. КАЛАШНИ, А. Р. СУКНАСЯН

Институт зоологии АН Армении, Ереван

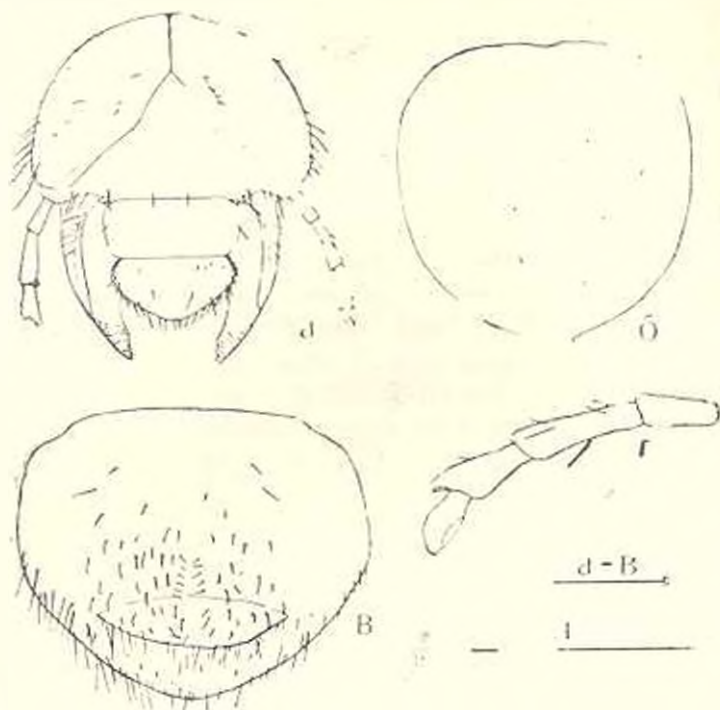
Фауна Армении—личинки—*Pharaonus caucasicus*.

К настоящему времени описаны личинки большинства родов трибы *Rutelini* фауны СССР [1—3]. Одним из исключений является род *Pharaonus* Blanch., насчитывающий в СССР 3 вида (всего в роде 6 видов). В настоящем сообщении приводятся описания личинки эндемика долины р. Аракс *Ph. caucasicus* Reitt.

Материал. Армения, Горованские пески близ пос. Веди, в песке под кустами джугуна (*Calligonum*) на глубине 5—15 см. 21.04. 1988 г., 5 экз.

Описание личинки. Тело довольно стройное, С-образно изогнутое, в негустых светлых волосках и с обычными складочными шипиками на брюшных тергитах. Голова буровато-желтая, блестящая, пе-

редние углы лба и вершины мандибул зачернены, часто затемнены также передний край лба, передняя половина паличника и верхней губы, а также боковые килы мандибул. Ширина головы наибольшая (рис. а) спереди, немного позади основания антенн. Эпикраниальный шов почти втрое короче лба, лобные швы слабовыступающие, со-



Phytomyia caucasicus Reitt., личинка. а—головная капсула; б—пальпика анального тергита; в—анальный стернит; г—усик. Длина масштабных линеек соответствует 1 мм.

стоят каждый из двух очень слабо выгнутых наружу дуг, соединенных за серединой более резко выгнутой внутрь дугой. Лоб с парой щетинок у середины переднего края, парой—за основными углами паличника и 3 щетинками за основанием мандибул; имеется также нечеткий поперечный ряд щетинок приблизительно у середины лба. Темя с парой косых рядов из 5 щетинок, расположенных в нечеткой бороздке вдоль задней части лобных и вершины эпикраниального шва, с короткими щетинками в задней части и с группой очень длинных генальных щетинок. Паличник почти прямоугольный со слабо-выпуклыми боками, с 2 парами щетинок—у середины и у боковых краев. Верхняя губа поперечно сердцевидная, с краевой каймой щетинок и ресничек, с парой длинных щетинок у середины и неровным рядом коротких щетинок вдоль основного края. Мандибулы с четким продольным килем, отделяющим плоскую верхнюю поверхность от слабоогнутой боковой, эта последняя с еще одним коротким нерезким продольным килем и с несколькими недлинными щетинками. Усики (рис., г) длинные и тонкие, их 1-й членик более чем в 1,6 раза короче 2-го, приблизительно равен 3-му (измеренному без оттянутого воршевого угла) и слегка длиннее 4-го. 1-е (грудное) дыхальце приблизительно равно последнему (8-му брюшному). эти дыхальца са-

мые крупные, самое маленькое дыхальце—I-е брюшное, далее дыхальца увеличиваются спереди назад. Анальный тергит с почти округлой спереди слегка выемчатой площадкой, отграниченной четкой бороздкой, концы которой сзади сближены и коротко отогнуты кзади (рис., б), площадка в немногочисленных коротких щетинках, бока тергита в довольно густых длинных светлых волосках. Анальный стернит (рис., в) в вершинной половине с полем толстых крючковидных щетинок, на задней части стернита внутри этого поля имеется два слабо расходящихся кзади ряда тонких игловидных шилок (по 6 в ряду), вершина стернита в густых длинных волосках и немногочисленных коротких щетинках. Коротки с парой длинных толстых щетинок, передние и средние длинные, едва изогнутые, равномерно суженные дистально, задние короче, в основной 1/2 почти цилиндрические, дистально резко сужены. Длина личинок—17—19 мм, длина головной капсулы—1,62—1,66, ширина—2,45—2,55.

Описываемая личинка наиболее близка к личинкам родов *Anomala* Sam., *Popillia* Serv. и *Trigonocnemis* Kt. От личинок *Anomala* отличается гладкими покровами головы, сильносближенными концами бороздки анального тергита и меньшим количеством шилок в рядах анального стернита (у личинок *Anomala* их не менее 8 в ряду); от *Popillia*—формой площадки анального тергита, которая равномерно закруглена спереди, концы ограничивающей ее бороздки не отогнуты назад; от *Trigonocnemis*—гладкой головной капсулой, округлой (а не овальной) площадкой анального тергита, строением рядов анального стернита (у *Trigonocnemis* эти ряды образованы 4 длинными щетинками каждый, концы щетинок из обоих рядов перекрещиваются).

ЛИТЕРАТУРА

1. Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков. М.—Л., 1—342, 1952.
2. Медведев С. И., Сибирова-Огульбиht Р. Зоол. журн., 52, 8, 1255—1257, 1973.
3. Пыжов Г. В. Пластинчатоусые жуки (*Coleoptera, scarabaeidae*) Казхстана и Средней Азии. 1—232, Алма-Ата, 1987.

Поступило 8.I 1991 г.

Биол. журн. Армении, № 4.(44).1991

УДК 632.21.42:581.4:582.734.6

ОСОБЕННОСТИ ГАЛЛООБРАЗОВАНИЯ, ВЫЗЫВАЕМОГО НА ЛИСТЬЯХ

Г. Г. ОГАНЕЗОВА, А. Р. ПОГОСОВА

Институт ботаники АН Армении

Растения *Prunus divaricata*—клетки—галлы.

Галлообразующие клещи и числе других видов растений повреждают и *Prunus divaricata*. Весной самки зимних форм после перезимовки в почках растения быстро распространяются по листьям. Первые клещи в чашеобразных углублениях растущих листьев на Араратской

равнине отмечены в последних числах марта (вегетационный сезон 1976 года). На поперечных срезах зараженного листа заметных структурных изменений в этот период не обнаружено. Первые галлы образуются в начале апреля. Мы не наблюдали стадий развития галла. Вероятно, это подтверждает сообщение Вестфал [4], которая для клещей *Phytoptus padi*, вредителя *Prunus padus*, отмечала образование галлов за 8-часовой период. Самки-основательницы, способствуя интенсивному делению клеток растущих тканей листа, формируют галл, макроморфологические параметры которого после достижения определенных размеров в течение вегетационного периода не меняются.

Весной ткань внутри галла однородная. Это интенсивно делящаяся раневая меристема. Следует отметить, что процессы гиперплазии и дедифференциации не затрагивают проводящие ткани листа, они продолжают развиваться, обеспечивая контакт пораженного участка с остальной поверхностью и предотвращая его некроз.

В дальнейшем, при появлении следующих поколений клещей число особей в каждом галле увеличивается, в течение вегетационного периода оно может возрасти в тысячу и более раз. Но динамика деления ткани галла снижается. Внутренняя поверхность его с конца весны и до конца вегетационного периода представлена 2—3 слоями делящейся ткани, тогда как более глубокие, периферические ее слои перестают делиться. Клетки этих слоев разрастаются, в их стенках откладываются пигменты, идет процесс суберинизации, т. е. клетки стареют.

Таким образом, для всех поколений клещей *Eriophyes armeniacus* за исключением первого поколения самок-основательниц колоний, характерен такой тип жизнедеятельности, при котором лишь поддерживается деление поверхностных слоев ткани галла, тогда как зимние самки вызывают развитие мощного массива делящейся меристемы, образование новой среды обитания для всех последующих поколений клещей одного года вегетации.

При сравнении жизнедеятельности этих видов клещей и клещей-паразитов семян *Trisetac kirghisorum* I выявляется чрезвычайно интересная закономерность. Зимние формы *Trisetacus kirghisorum* вызывают деформацию микропиле семязачатка у можжевельника, обеспечивая его вытягивание. Это в свою очередь создает возможность контакта пораженного семени (у зараженных клещем семязачатков можжевельника формируются семенная кожура, хотя зародыш и эндосперм отсутствуют, поэтому мы считаем возможным употреблять термин «семя», хотя это не совсем корректно) с внешней средой и миграции новых поколений клещей через год после заражения. В норме чешуйки шишки можжевельника плотно прижаты и раскрываются только после полного созревания семян. Таким образом, без выстулающего из-под чешуи микропиле миграция и расселение клещей было бы невозможным (время созревания семян можжевельника около 2 лет). Летние поколения *Trisetacus kirghisorum* питаются тканью листа, являющейся источником пищи для всех поколений клещей, отрожденных в нуцеллуса, которая трансформируется в раневую ткань и является источником пищи для всех поколений клещей, отрожденных в

полости семени. Зимние самки заметных изменений ткани кутикулы не вызывают.

Сравнение этих двух видов клещей показывает, что в обоих случаях поведение зимних форм приводит к изменению в морфологии пораженных органов растений, тогда как все последующие поколения, появляющиеся внутри пораженного органа, уже не вызывают их.

Поведение галлообразующего клеща *Eriophyes armentacus* следует оценить как более специализированное. Его зимние самки формируют новую среду обитания—галлы, тогда как клещ *Trisetacus kirghisorum* использует для этого естественную полость—семязачаток, несколько деформируя его микрониле. Наши наблюдения подтверждают точку зрения тех исследователей, которые считают клещей-вредителей семян примитивнее клещей галлообразователей [2]. По мнению Шевченко [3], клещи настолько малы, что мельчайшие особенности растений-хозяев имеют для них значение, поскольку могут служить экологической пищей. В нашем же примере различия между поражаемыми растениями и поражаемыми органами колоссальные, что дает нам право говорить о глубоких эволюционных преобразованиях, в данном случае специализации у изученных видов клещей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Погосова А. Р., Осанезова Г. Г. Тез. докл. 6 Всесоюзн. совещ. по проблемам теоретической и прикладной акарологии, Ашхабад, апрель, 98—99, Л., 1990.
2. Шевченко В. Г. Исследования по эволюционной морфологии беспозвоночных, 153—183, Л., 1970.
3. Шевченко В. Г. Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1—52, Л., 1976.
4. Westphal E. Marcellia, 40, 1—4, 151—157, 1977.

Поступило 20 II 1991 г.

Биол. журн. Армении, № 4 (44), 1991

УДК 591.5+597.6/9

О ПИТАНИИ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ ПОЛЕВКАМИ

Л. С. МЕЛКУМЯН

Армянский педагогический институт им. Х. Абовяна, Ереван

Лягушка озерная—полевки обыкновенная—адаптация иуда.

Питание озерной лягушки равнинных и среднегорных популяций Армении было исследовано ранее и весьма подробно [3]. Поэтому мы не ставили специальной задачи изучать рацион питания популяций озерной лягушки. Однако неоднократное нахождение в желудках высокогорных озерных лягушек обыкновенных полевок (*Microtus arva-*

(ис) побудило нас подойти к этому вопросу с точки зрения экологической адаптации вида к высокогорным условиям.

Материал и методы. Материал собран в 1984–1986 гг. в пределах Армении. Работу проводили на двух высокогорных стационарах: начало течения реки Аргичи Мартунинского района (2500 м над ур. м.) и с. Горанк Сисианского района (2400 м над ур. м.). После вскрытия желудков лягушек. Всего было исследовано 137 особей (57 самок и 80 самцов) из двух популяций.

Результаты и обсуждение. Результаты исследования приведены в таблице, из которой видно, что и в пищевом рационе высокогорных популяций озерной лягушки обыкновенные полевки играют весьма значительную роль. Видно также, что в желудках самок озерной лягушки полевки встречаются более чем у 50% особей, а у самцов это встречается редко.

Наличие полевек в желудках высокогорных популяций озерной лягушки

Популяция, выс. над ур. м.	Пол	Число особей с полевками в желудках	
Аргичинская, 2400	самки	43	23
	самцы	58	2
Горанкская, 2400	самки	12	8
	самцы	21	

Из двух очень крупных самок (I. = 129; 125 мм масса тела соответственно—301; 280 г) в желудках было обнаружено по две полевки. Масса свежепроглоченных полевек варьировала в пределах 25–31 г. Наряду с полевками в желудках высокогорных озерных лягушек встречались также головастики, мелкие лягушки, а у двух самок в желудках были обнаружены молодые обыкновенные ужи (*Natrix natrix*).

Употребление в пищу озерной лягушкой полевек, мелких птиц, ящериц, змей—явление не редкое и было описано ранее [4–6]. У этого вида сильно выражен каннибализм [5]. Однако обнаруженные нами факты о применении в пищу полевек отмечены только у высокогорных популяций озерной лягушки в пределах Армении.

Необходимо также отметить, что при изучении массы линейных размеров тела особей из предгорных, горных и высокогорных популяций озерной лягушки нами ранее была выявлена корреляция указанных показателей (особенно у самок) с высотой местообитаний [1].

Изучение [2] пропорций тела лягушек из указанных популяций показало, что в условиях высокогорья у озерной лягушки закономерно увеличивается (особенно у самок) ширина морды, что можно объяснить поеданием крупной добычи.

Таким образом, можно заключить, что переход из равнины в высокогорье сопровождается качественным изменением пищи, т. е. особи высокогорных популяций озерной лягушки (особенно самки) переходят на более крупную и калорийную пищу, что и вызывает соответственно увеличение размера и особенно массы тела. Качествен-

ное изменение пищи у высокогорных популяций озерной лягушки, на наш взгляд, является существенным фактором приспособления указанных популяций к условиям высокогорья. В условиях короткого периода активности (90—100 дней) преимущество получили те особи, которые питались более калорийной пищей. Такие особи смогли быстро накопить энергетические ресурсы, которые необходимы как для размножения, так и для продолжительных зимовок. Увеличение ширины морды у высокогорных популяций озерной лягушки косвенно подтверждает наши выводы о питании высокогорной популяции озерной лягушки крупной пищей—полевками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Медкумян Л. С., Писанец Е. М. Вестник зоологии, 54—59, К., 1987.
2. Медкумян Л. С. Вопросы герпетологии, 160—161, К., 1989.
3. Паланян С. Б. Изв. АН АрмССР, биол. и с/х наука, 39—48, 1952.
4. Пикулик М. М. Земноводные Белоруссии, М., 1985, с. 190.
5. Писаренко С. С. Каннибализм у бесхвостых земноводных, М., 1987, с. 23.
6. Терентьева П. В. Лягушка, 335, 1961.

СЕМЕЙСТВО FABACEAE КАК ИСТОЧНИК ПРИРОДНЫХ КРАСИТЕЛЕЙ

А. А. МУРАДЯН

Институт ботаники АН Армении, Ереван

Основным источником природных красителей являются растения. К богатым красильными веществами растениям относятся представители семейства *Fabaceae*.

Настоящая работа представляет собой обзор по красительным растениям этого семейства, включающий сведения о распространении, красящих веществах, красящих свойствах и применении 72 видов, относящихся к 38 родам. На территории СССР произрастает 40 видов, относящихся к 22 видам (*Alhagi* Gagneb., *Amorpha* L., *Anthyllis* L., *Genista* L., *Glycyrriza* L., *Halimodendron* Fisch. ex DC., *Lathyrus* L., *Lotus* L., *Melilotus* L., *Ononis* L., *Robinia* L., *Sophora* L., *Trifolium* L., *Trigonella* L., *Vicia* L., *Ammodendron* Fisch., *Ammothamnus* Bunge, *Caragana* Lam., *Chamaecytisus* Link., *Spartium* L., *Sarothamnus* Wimm., *Vexibia* Rafin.), из них 22 вида, принадлежащие 15 родам (первые в списке) произрастают в Армении.

Красящими свойствами обладают в основном наземные части растений (листья, стебли, соцветия, древесина, кора), что обусловлено главным образом наличием в них флавоноидов и танинов, некоторые содержат индиго.

Большинство из них окрашивает шерсть и шелк в желтый, коричневый, зеленый цвета и их оттенки. Некоторые находят применение в ковроделии, из них следует отметить дрок закавказский (*Genista transcaucasica* Schischk.), который является излюбленным красителем в Нагорном Карабахе для получения светоустойчивой желтой краски по алюминиевой протраве с применением особых способов обработки шерсти.

Большое практическое значение имеют красители тропического происхождения. К наиболее важным относятся—индигофера красильная (*Indigofera tinctoria* L.) одно из самых древних красильных растений, дающее индиго и с этой целью культивируемое, и другие виды индигоферы, краситель «красное дерево»—древесина различных видов цезальпинии (бразильское красное дерево) (*Caesalpinia* L.), древесина бафии блестящей (африканское красное дерево) (*Baphia nitida* Aizel), краситель «санда»—древесина различных видов санда-

лового дерева (*Pterocarpus* L.), камнеловое дерево (*Haematoxylum campechianum* L.), виды акации (*Acacia* Mill.) и другие.

22 с., библиогр. 48 назв.

Полный текст статьи депонирован в ВИНТИ.

Поступило 13.XI 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 4.(44) 1991

УДК 631.569:633.86:635.9 582.669

ВЫРАЩИВАНИЕ КАЛАНХОЭ И ГВОЗДИКИ В УСЛОВИЯХ ОТКРЫТОЙ ГИДРОПОНИКИ НА АРАРАТСКОЙ РАВНИНЕ

М. Д. ДАДАЯНОВА, И. З. АСТВАЦАТРЯН

Институт агрохимических проблем и гидропоники АН Армении, п. Норатюх

В условиях открытой гидропоники на Араратской равнине исследована взаимосвязь длительности вегетации, развития и продуктивности культур, различающихся по своим биологическим особенностям—растение умеренного климата ремонтантная гвоздика и тропическое лекарственное растение каланхоэ перистое. Решающим фактором для успешной адаптации этих растений, их приживаемости и активного роста является температура. Холодоустойчивую ремонтантную гвоздику можно высаживать с наступлением первых безморозных дней, посадку же каланхоэ производят только после достижения устойчивого повышения температуры воздуха выше $+6^{\circ}\text{C}$.

В связи с этим посадка проводилась в три срока: для укорененных черенков гвоздики—в марте, апреле, мае, для неукорененных черенков каланхоэ—в третьей декаде апреля, первой и второй декадах мая.

Наблюдения показали, что слишком ранняя посадка приводит к повреждению гвоздики, задержка же высадки снижает приживаемость, на 15—20 дней отдалает цветение. Уменьшаются биометрические показатели и урожайность цветущих растений гвоздики, ухудшается качество срезки.

Аналогичная картина наблюдается у каланхоэ, у которого урожай лекарственного сырья (зеленая масса) при посадке в конце апреля на 26% выше, чем при посадке в середине мая, различий в содержании биологически активных веществ по вариантам не обнаружено.

Следовательно, первая половина апреля для гвоздики и конец апреля для каланхоэ являются наиболее оптимальными сроками, обеспечивающими необходимую продолжительность вегетации для формирования крупных, высокопродуктивных растений в благоприятных естественных условиях температуры и влажности.

9 с., илл., библиогр. 10 назв.

Полный текст статьи деп. в ВИНТИ, № 2121—В90 от 20.IV 1990 г.

Поступило 8.IX 1989 г.

AIDS CONTROLLING SYSTEM

D. B. DAVIDIAN

Institute of Mechanics, Academy of Sciences
Armenian Republic, Yerevan, USSR

Characteristics of lymphatic system which may affect AIDS virus has been analysed.

It is observed that AIDS virus infection is determined by low cancer "thletic ability of the organism. It is assumed that rehabilitation of cancerolitic ability of organism by ordinary methods will cease the disease and eliminate the infection.

Key words — Cancer, AIDS.

Անալիզ է նկատվվում մարման լիմֆատիկ համակարգերի առանձնահատկությունները, որոնք կարող են ազդել AIDS վիրուսի ակտիվացման վրա:

Լիմֆատիկ համակարգի վարակվածությունը որոշվում է օրգանիզմի ծանր, կանցերոզիտիկ հատկությամբ:

Նկատվում է, որ հայտնի մեթոդներով օրգանիզմի կանցերոզիտիկ հատկության վերականգնումը կզաղարկեն հիվանդությունը և կվերացնեն վարակվածությունը:

Анализовались особенности лимфатической системы, которые могут влиять на активацию вируса HIV.

Обнаружено, что инфицируемость HIV определяется иной канцеролитической способностью организма.

Предполагается, что восстановление канцеролитической способности организма известными способами прекратит заболевание и ликвидирует инфицируемость.

In connection with the spreading of the virus, a question rises concerning the principles of the latent period of the illness and the reasons of turning the infection into obvious forms immunodeficit (this is what it is called nowadays) and accompanying its secondary infections and the sarcoma of Kaposha [2, 6, 7, 9, 11].

Today the question of the primary basis of the virus reproduction is very important in a healthy organism. Certain peculiarities of the infection show that their basis can be the absorptive cells and the microflora of the intestine and the genitals. Unfortunately, the question about the microflora, their direct and feed-back connections with the organism and between themselves is weakly developed.

It is known that the microflora of the intestine, the lymphocytes, the blood serum various tissues have cancerolitic properties. The cause of these properties is not known. They reduce in patients with cancer. They are reduced in case of other diseases as well and at an advanced age but to a lesser extent [8, 10]. For a long time this phenomenon has not been used for diagnostic and prophylactic purposes. Nowadays these properties of lymphocytes and bacteria are used for an early diagnosis of the malignant neoplasms [3, 8].

When maturing the absorptive cells in the divided epithelia, a recharge of their basolateral membrane from a negative into a positive sta-

te takes place [5]; that is apical membrane spreads all over the cell. Then they are lized by the parietal microflora. This is their symbiotic function. But since the cancerous cells also have a positively charged membrane and originate from the absorptive epithelial cells which are able to reproduce in the lymphocyte system when they get into this system, the ability towards lizis of cancerous cells of normal microflora remains. And this very factor determines their cancerolithicity. This property is manifested only for the malignant cells [8, 10]. For the non-malignant cells the picture is different. Here the absorption occurs from the apical side and not from the basolateral one. In that case for the non-malignant tumours (outward growth) the flow of disturbances must follow from the inside of the connective tissue and the lymphatic system.

What is the function of the cancerolithicity of the lymphatic system? Doesn't it mean for transforming not only the products of the absorption but also the lizis of the absorptive cells which stop existing in the endothelial barriers and other cells? Do not the representatives of the cancerolithic microflora of the intestine interfere in these processes as well, which are often observed in the inner environment of the organism?

"The respiratory explosion" of the small lymphocytes preceding their activation points to a recharge. Transition from a glycolysis to breathing is one of the signs of the membrane recharge [5]. In non-organic colloids in the same solution only the mycelia of one sign can exist. The cells in the lymphatic system, symbionts and so on can be charged differently. They must be spatially demarcated (parital and the cavital microflora, regular elements of blood, the structure of tissues, rosetteformation and so on), and a difference of potentials must appear like, for example, the transmembrane difference of the potentials in epithelia. If there are no active lymphocytes — a sign of a cancerous process according to Govallo B. I. [3], there won't be any demarcation which is observed by the author or a difference of potentials or cancerolithicity. In normal conditions in follicles large lymphocytes are surrounded with smaller ones. The demarcation of differently charged cells (a peculiar symbiosis) and the bacteria (peaceful or antagonistic) is of paramount importance as it determines the structure of the biological systems and the correct functioning of the absorption and the secretory structures and the inner medium of the organism.

As has been established on the gnolobionts, the normal microflora accelerates the exchange of cells of the absorptive epithelia, increases the activity of the hydrolitic and absorptive systems; produces biologically important substances; controls the maturing of the central and lymphoid organs; keeps a high bactericidal, cancerolithical, inflammatory capability of the blood serum and the tissues, the phagocytary activity of the macrophags and lymphocytes, water-salt interexchange, interchange of gases, metabolism of various substances and so on [10, 12]. "The abnormal microflora", on the contrary, may be an activator of neoplasms and so on.

The intoxication of the lymphatic system by the substances of the external media puts it out of action. Most probably the helpers are put out of action first of all, because it is they that are affected by the AIDS virus. In a precancerous process a clearing up of the functions the cells of the lymphatic system of which continue to perform is of particular interest. The intoxication puts out the action of active cells as well. The latter washed clean off the blood plasma, resume their activity [4], thus stating the intersystemic distortions.

The organism cannot yet, by an unknown reason, decrease the tension of intoxication, though the reason is, perhaps, simple and to clear it up there are enough facts today. The lymphatic system is put out of action, but the patients with cancer rarely have infectious diseases and other diseases either disappear or deaden. Doesn't the tumour take the function of the lymphatic system to destroy the infection and the substances of the external media globally without preliminary sensibilization, thus prolonging the life of the organism?

Thus, the traditional notions about destroying the cancerous cells by cytostatics is incorrect. As to the restoration of the lymphatic system to fight against the cancerous cells, which we have been ineffectively trying to do for a long time. It is not clear yet whether it is possible to realize it generally. The lymphatic system is not meant for this. It can do this function if it is restored, but for this purpose it is necessary to abolish the endogene intoxication. Abolishing the conditions of the tumour existence will lead to its lysis and restoration of the lymphatic system and correspondingly performing functions which are not finally known to us yet. It is obvious that a high cancerolytic activity of the intestine and the lymphatic system is a pledge of effective absorption and use of food, which must be received, perhaps, from the sources having a high cancerolytic factor as well. In this respect the organisms having been subjected to a radiation exposure are of particular attention, because this exposure results in the disappearance of the cancerolytic microflora. It is not clear why they, being negatively charged lose their properties at low radiation exposure.

The AIDS is preceded by a virus infection through blood, intestine or genitals further infecting various systems but not catastrophically reproducing in the lymphatic system (maybe in certain cells, at certain periods of their vital functions). Such a state can keep for many years, reducing the cancerolytic capability of the parietal microflora (environment, nutrition, narcotics, irradiation and so on), and it is already low with the masses of people, animals [8] and perhaps in the plants as well the precancerous state comes, a disturbance of integumentary and other functions of epithelia, intoxication of the lymphatic system, origine of discomfort and various diseases and later on forming a direct channel from the external medium into the lymphatic system a basis for the origin of tumour. So there is the case of at least a transplantational immunodeficit (it is not yet known to what extent, but it can be stated already [8], at the same time finding out if infection is always possible) and

only then the illness starts. The viruses find a new basis for reproduction in the macrophages, helpers leucosis cells, glia and so on, provoking serious diseases and very often the consequences in the form of sarcoma of Kaposha [7] will appear later on.

A question rises: why does the illness very often end with a sarcoma of Kaposha? Doesn't this mean that epithelial malignant cells are affected by the virus as well and tumours will not originate and the disappeared helpers will disturb the correct functioning of endothelia of the veins and the lymphatic system and as a result—sarcoma of Kaposha, destruction of veins. All this may cause difficulties in determining the test of malignancy, because in case of the affected external barriers, malignant tumours alleviating the intoxication will not originate. The lysis of the cancerous cells will be determined by the virus. The illness is taking a very serious course, because all the barriers are in fact affected. Perhaps among the affected cells are those which have stopped existing to the epithelia, certain representatives of symbionts of the digestive tract microflora, pneumocytes, which then into virulent forms.

To kill the virus means to destroy its membrane at the least. But the membrane belongs to the leucosis cell which we have not yet learned to destroy. And is it really necessary to do so? Restoration of a high cancerolytic index with the parietal microflora, for example, by the eliches of bacteria by Karapetians, in combination with a special diet, activating the systems which control the cancerolyticity of microflora and then transfers it into the inner medium, that is the use of epithelia of restoring actions prevent the outbreak of the illness, and taking into account the famous fact of self-healing liquates the virus in organism. The destruction of the virus because of its changeability by traditional ways, as it is known, is delayed (like the case with the virus of the grippe). The preliminary affection of the leucosis cells, helpers (already transformed, their radioresistancy must be decreased) puts the question of their peculiarities. Of course these peculiarities exist taking into account their specific functional prescription. It is not known yet whether this is connected with the charged state, hence the biochemical composition, or it is connected with the environment where they live. All this raises a general question concerning the affection by the viruses of certain phenotypes of cells of different systems depending on their functional state (type of differentiation in favour of positively charged state or of negative charged state). Probably there must exist one type of viruses activated in the precancerous state of the organism causing a wide range of illnesses. One of them is the virus of the AIDS. Another type of viruses is activated at high (medium?) cancerolytic index of organism. For example, the virus of hepatitis B [1].

It is established that the virus does not attack malignant cells HeLa and ascyte Erlich carcinoma, a fact that contradicts to the statement of author concerning principles of malignant cells in the first turn [6]. What is the reason of that?

Simultaneously, independence and interconnection of functioning and damage of cell and humoral immunity causes on appearance of various types of pathologies and tumour cells.

An analysis has shown that two lipid-protein monolayers of plasmatic membranes may be charged completely or pie by pie in different ways and have individually their receptors for different effects.

For neoplasms:

1. Both monolayers are positively charged [5] — sarcoma 45 and others (apical membrane of enterocytes, antenna of rod without influence of light, antenna of cone at the light influence, disenergization of mitochondria and so on);

2. The internal layer is negatively charged (internal medium of the cell is "normal" and the virus does not inhabit), external layer is positively charged — the second type of malignant tumour cells — Hela, ascy-c Erlich carcinoma, etc. (human erythrocyte);

3. Internal layer is positively charged, the external is negatively charged — the non malignant tumours.

4. Both monolayers are negatively charged — highly differentiated tumour cells, but tumours were not identified (axon, antenna of cone without influence of light, antenna of rod after light influence, enerhization of mitochondria). Hence one may conclude that there exist maximum and minimum of oncolyticity for both types of immunity. Outside of them — tumours. Out of norm — different diseases. Today arises urgent need to elaborate methods cell phenotypes and their organelles. All above mentioned types of cells are detected experimentally in tumours.

Thus, a unibiological principles of existence of two interconnected systems having separate genetic maintainance in norm and in pathology is being revealed with their own intracellular messengers and effectors (cAMP, cGMP, ATP, etc.), electrolytes, ER, metabolism type (respiration, glycolysis), intracellular effectors etc.

A principle is observed in neonatal period. Positively charged state of membrane outside monolayer converts into negatively charged one and a new conformation of antigen complexes are formed (return to embryonal antigens in cancer, multistageness of decoding of antigens — macrophages, helpers, effectors through recharges, complete readiness to eliminate transformed cells). Similar phenomena occur when acetylcholinesterase appears on postsynaptic membrane in the case of its recharging to positively charged state.

One can suggest that in the fixed state antigens of general complex of histocompatibility and symbiont bacteria of first seeding are found. Hence the duration of maintenance of translocational immunity and definite profile of symbionts through feedback connections with lymphatic system.

While there exists an opportunity to introduce tolerancy against different bacterial antigens, even to pathogenic ones (healthy carrierity) for antigens of tissue compatibility it is succeeded only in the embryonal state for the time being. In postnatal period in pure look of symbionts it cannot be successful [12]. Is there any possibility to unfix cell immunity and introduce new antigens? It could be shown by thorough study of formation of cell immunity.

So, the nature provided us with a chance to restore the healthy state of epithelium and then the whole organism through food allowance and contamination of healthy symbionts.

The cancerolytic parietal microflora composes a united system with T-lymphocytes, thymus (a representative of epithelium in blood producing system) and external monolayer of cell membranes. Freund E. and Kaminer G. (1933) have discovered the cancerolyticity of intestine microflora Karapetians have extracted pure cultures of that bacteria [8], which facilitated their further investigations.

B-lymphocytes are connected with cavital microflora of intestine and internal monolayer of cell plasmatic membranes through lymphoid channels leading to intestine. The cavital microflora in normal state must possess with lytic properties against non-malignant tumour cells and must undergo variability in lythic properties allowing to carry out diagnostics of humoral status of organism also.

It is necessary to use not only cancerolytic bacteria but healthy ones from the cavital microflora also for treatment and prophylaxis of malignant tumours such as sarcoma 45. These bacteria must be extracted and thus a healthy symbiosis in the intestine may be established. The efficiency of the treatment and prophylaxis (high cancerolyticity of internal medium of the organism would not tolerate infection by HIV etc) of AIDS would be higher if B-system would be restored. There exists a probability of its damage because multifacial AIDS is very often accompanied by tuberculosis. Tuberculosis without AIDS is characterised by an average cancerolytic ability indicating that B-system is damaged.

The problem of not T- and not B-lymphocytes remains uncertain. Do they have connections with the microflora of gastro-intestinal tract and other ones? And what kind of connections exist between various symbionts and the organism?

ЛИТЕРАТУРА

1. Блюгер А. Ф. Дать прогрессу или расплата за ошибки медицины? Гипотезы. Прогнозы. Вып. 22. Знание, М., 1989.
2. Галло Роберт К. Вирус синдрома приобретенного иммунного дефицита. В мире науки, 3, 1987, 27—37.
3. Готтлоб В. Н., Григорьева М. П., Костина Г. А., Ефимцева Н. Н., Барановская В. Т. Снижение содержания малых лимфоцитов в крови больных со злокачественными костными опухолями. Вопросы онкологии, 1987, 33, 9, 15—20.
4. Говилло В. Н. Рак и иммунитет. Здоров'я, Киев, 1987.
5. Давидян Д. Б. К физико-химическим, структурным и системным основам ракового состояния клетки и опухолеобразования. Деп. ВИНИТИИ, 5729—В86 от 12.8.1986, Реферат «Биолог. журн. Армения», 39, № 9, 1986.
6. Давидян Д. Б. О системе определяющей латентный период заболевания СПИД. Деп. ВИНИТИИ, 6958—В88 от 31.10.1988, Реферат «Биолог. журн. Армения», 41, № 8, 1988.
7. Калимкрян А. А., Акимов В. Г., Казанцева И. А. Саркома Капоши. Новосибирск, Наука, 1986.

8. Карапетян А. О. Биологический антагонизм некоторых кишечных штаммов бактерий с опухолевыми клетками. Автореферат канд. дисс., М., 1987.
9. Лоренс Джеффри. Иммунная система при синдроме приобретенного иммунного дефицита. В мире науки. № 2, 1986.
10. Олейник С. А., Панчина М. В. Биология канцерализа. Ленин, «Высшая школа», 1978.
11. Тищенко Л. Д., Гагаев Г. К., Сомов А. Б. СПИД. М., 1989.
12. Чихава О. В., Горская Е. М., Рубин С. З. Микробиологические и иммунологические основы гистобиологии. М., Медицина, 1982.