

полученный нами результат может свидетельствовать о наличии в политенной хромосоме нековалентных линкеров, соединяющих конец в конец молекулы ДНК так, что гигантская молекула ДНК, идущая в хромосоме от теломеры до теломеры (Beermann, Pelling, 1965; Kavenoff, Zimm, 1973), представляет собой цепь из более коротких молекул, соединенных конец в конец через нековалентные линкеры (см. обзор: Стражевская, Стручков, 1977).

Л и т е р а т у р а

- Бреслер С. Е. 1966. Введение в молекулярную биологию. М.—Л. — Бутягин П. Ю. 1974. Механическая деструкция полимеров. В кн.: Энциклопедия полимеров. М., 2 : 215—219. — Журков С. Н., Орлов А. Н., Регель В. Р. 1965. Прочность твердых тел. В кн.: Физический энциклопедический словарь. М., 4 : 235—238. — Зайниев Г. А., Груздев А. Д. 1978. Получение и свойства растянутых политенных хромосом. II. Механизм растяжения. Цитология, 20, 1 : 34—44. — Зайниев Г. А., Груздев А. Д., Резник Н. А. 1977. Получение и свойства растянутых политенных хромосом. I. Метод. Цитология, 19, 7 : 739—745. — (Кикнадзе И. И., Власова И. Е., Шерудило А. И.) Kiknadze I. I., Vlasova I. E., Sherudilo A. I. 1975. Quantitative analysis of DNA content in the salivary gland chromosomes of *Chironomus thummi* at larval and prepupal stages. Cell. Differ., 3 : 323—334. — Слущер А. Н. 1974. Ориентированное состояние полимеров. В кн.: Энциклопедия полимеров. М., 2 : 515—528. — Стражевская Н. Б., Стручков В. А. 1977. Организация надмолекулярных комплексов ДНК хроматина эукариот и их роль в радиационном эффекте. Радиобиология, 17, 2 : 163—178. — Ферри Дж. 1963. Вязкоупругие свойства полимеров. М. — Beermann W., Pelling C. 1965. ³H-Thymidine-markierung einzelner Chromatiden in Riesenchromosomen. Chromosoma, 16 : 1—21. — Kavenoff R., Zimm B. H. 1973. Chromosome—sized DNA molecules from *Drosophila*. Chromosoma 41 : 1—27.

Поступила 17 VII 1979

MECHANICAL PROPERTIES OF POLYTENE CHROMOSOMES. II. TENSILE STRENGTH OF POLYTENE CHROMOSOME

G. A. Zainiev, I. E. Shilova, A. D. Gruzdev

Laboratory of General Cytology, Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR, Novosibirsk

S U M M A R Y

The tensile strength per salivary gland chromosome in fourth instar larvae of *Chironomus thummi* has been measured. The tensile strength lies in the range of 0.08—0.16 dynes. A force of $\sim 5 \cdot 10^{-5}$ dynes acts on each double-stranded DNA molecule of a polytene chromosome when it is stretched up to the point of breakage. This value is 10 fold smaller than the theoretical one. Possible causes of this force discrepancy are discussed.

Цитология, 22, 6, 1980

УДК 612.014 : 591.044.2

ПОПЕРЕЧНОЕ СМЕЩЕНИЕ АКСОНА КРАБА ПРИ ПОТЕНЦИАЛЕ ДЕЙСТВИЯ

С. В. Левин, К. А. Гольфанд

Лаборатория физиологии клетки, Институт цитологии АН СССР, Ленинград

Р Е З Ю М Е

Исследовали светопропускание во время потенциала действия на противоположных краях аксона краба. Обнаружены разнонаправленные изменения светопропускания, свидетельствующие о поперечном смещении всего исследуемого участка аксона. Поперечное смещение аксона связано с потенциалом действия и распространяется по аксону от места раздражения, несколько опережая потенциал действия.

Известно, что по первичному волокну вместе с потенциалом действия (ПД) распространяются структурные изменения, обнаруженные оптическими методами (см. обзоры: Cohen, 1973; Левин, 1976). Изменения эти локализованы в периферической части аксона — в мембране и оболочке. В настоящей работе исследовали светопропускание на краях аксона краба *Carcinus maenas* при ПД.

Методика. Фотометрическая установка была собрана на базе микроскопа МБИ-8М. Источником света служила лампа накаливания. Полевая диафрагма в форме щели конденсором проецировалась на исследуемый участок аксона параллельно его

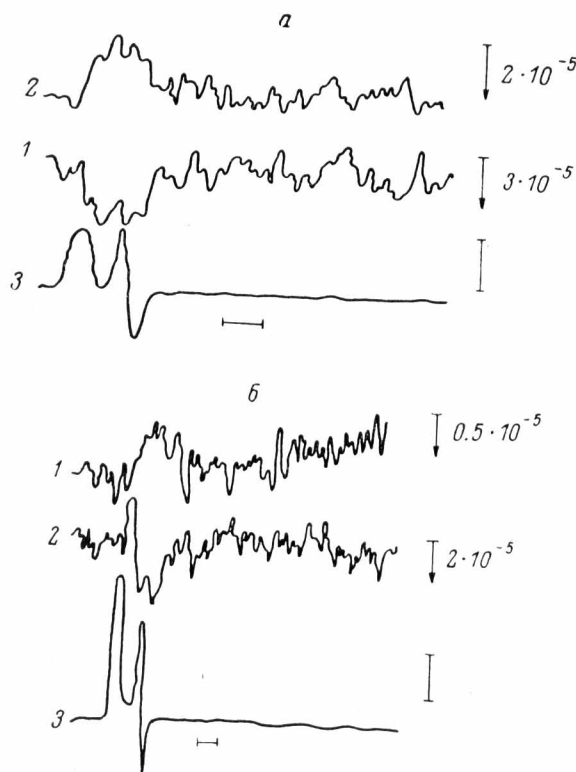


Рис. 1. Светопропускание на внешних краях аксона при потенциале действия, измеренное на двух одиночных аксонах (а, б).

1 — зонд расположен на левом краю аксона, 2 — зонд расположен на правом краю аксона, 3 — стимул и потенциал действия. Часть площади зонда расположена снаружи от оптически плотного края оболочки аксона. Фотометрия в области раздражения. Здесь и на следующих рисунках направление вертикальной стрелки указывает направление усиления светопропускания, а длина стрелки — величину изменения светопропускания в расчете на один спайк, приведенную справа от стрелки. Масштаб по вертикали, характеризующий потенциал действия — 10 мВ. Масштаб по горизонтали на всех рисунках — 2 мс.

длинной оси. Постоянная составляющая фототока регистрировалась катодным вольтметром, а переменная после усиления подавалась на анализатор электрических сигналов типа ART-1000 (фирма SAIP, Франция), работающий в режиме выделения сигнала из шума. Результаты переписывали с анализатора на самописец Н-17 или Н-306.

Аксон закреплялся в двух щипчиках-электродах. В области третьего электрода (заземленная морская вода в плоском капилляре, образованном двумя стеклами) проводили наблюдение и фотометрию участка аксона. Обычно фотометрическая щель располагалась либо вблизи раздражаемого конца аксона, в области раздражения, либо в 3—5 мм от нее — в области отведения второй фазы ПД.

Результаты и обсуждение. Обычно фотометрический зонд проецировался последовательно на противоположные края аксона. При этом зонд лишь частично захватывал край оптически плотной оболочки. Часть площади светового зонда находилась вне аксона. Оказалось, что изменения светопропускания при ПД на противоположных краях аксона имеют разные знаки. Результаты двух таких опытов приведены на рис. 1. При расположении зонда на левом краю аксона светопропускание увеличивается на $3 \cdot 10^{-5}$ в расчете на один спайк (рис. 1, а, кривая 1). При фотометрии

правого края аксона светопропускание уменьшается на такую же величину (рис. 1, *a*, кривая 2). Эти противоположно направленные изменения светопропускания на двух внешних краях аксона указывают на смещение всего аксона вправо. На другом аксоне

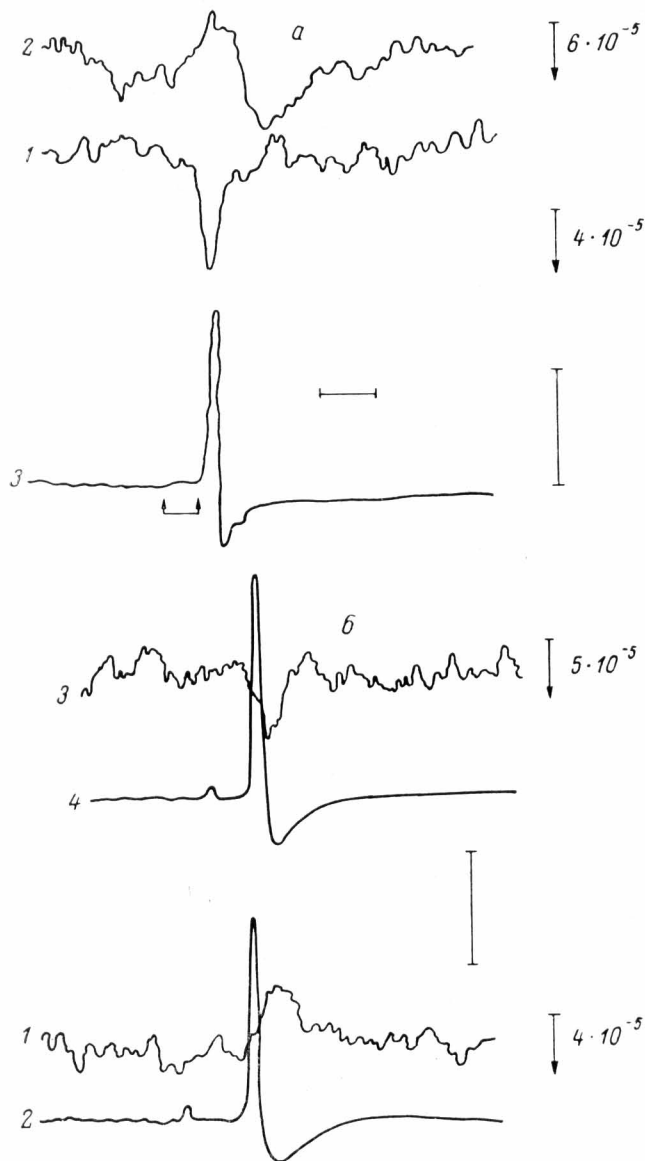


Рис. 2. Светопропускание при потенциале действия, измеренное при различном положении светового зонда относительно оптически плотной оболочки аксона.

a — часть площади светового зонда заполнена краем прозрачной аксоплазмы, часть — аксоплазматическим, внутренним краем оптически плотной оболочки аксона: 1 — зонд расположен на левом краю аксоплазмы, 2 — зонд расположен на правом краю аксоплазмы, 3 — стимул, обозначенный двумя стрелками, и потенциал действия. Фотометрии в месте раздражения. *б* — зонд последовательно располагается на двух краях одной оболочки аксона — аксоплазматическом и внешнем: 1 — зонд расположен на внешнем краю оболочки, частично захватывая область снаружи от аксона; 2 — потенциал действия; 3 — зонд расположен на внутреннем, аксоплазматическом краю оболочки, частично захватывая край прозрачной аксоплазмы; 4 — потенциал действия. Фотометрия в 4 мм от места раздражения. Масштаб по вертикали — 10 мВ.

также наблюдаются противоположно направленные изменения светопропускания при ПД: на левом краю светопропускание уменьшается (рис. 1, *б*, кривая 1), а на правом — увеличивается (рис. 1, *б*, кривая 2). Это указывает на смещение всего аксона влево.

Во второй серии опытов световой зонд располагался так, что часть его площади проецировалась на прозрачную аксоплазму, примыкающую к внутреннему, аксо-

плазматическому краю оболочки аксона. В этом случае знаки изменений светопропускания на противоположных краях при ПД были противоположными (рис. 2, а).

В третьей серии опытов исследовали изменение светопропускания при ПД на одном и том же крае аксона при последовательном перемещении светового зонда с наружного

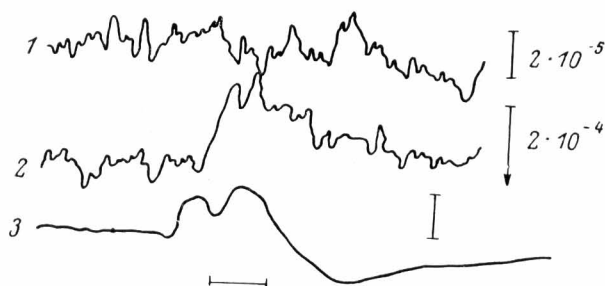


Рис. 3. Светопропускание на краю аксона при потенциале действия при двух различных ориентациях аксона относительно его длинной оси.

1 — светопропускание при исходном положении аксона, 2 — светопропускание после поворота аксона на 70° вокруг его длинной оси, 3 — стимул и потенциал действия. Фотометрия в области раздражения. Масштаб по вертикали — 0.5 мВ.

края оболочки на внутренний, аксоплазматический ее край. И в этом случае мы ожидали получить противоположно направленные изменения светопропускания при ПД. Так и оказалось (рис. 2, б).

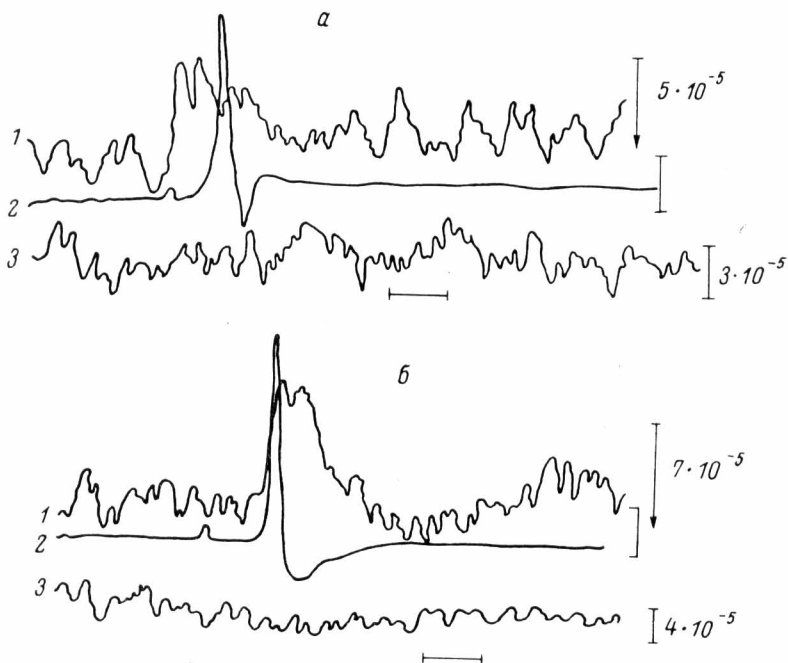


Рис. 4. Светопропускание на внешнем краю аксона при потенциале действия и подпороговом раздражении.

а — фотометрия в области раздражения: 1 — светопропускание при потенциале действия, 2 — потенциал действия, 3 — светопропускание при подпороговом стимуле, равном 95% от величины порога. б — фотометрия в месте, отстоящем на 4 мм от области раздражения: 1 — светопропускание при потенциале действия; 2 — потенциал действия; 3 — светопропускание при подпороговом стимуле, равном 90% от величины порога. Масштаб по вертикали — 10 мВ.

В применяемой нами методике регистрации поперечных смещений аксона, основанной на изменении степени перекрытия щелевого зонда оптически плотной оболочкой аксона, могут регистрироваться только горизонтальные смещения волокна. Если же аксон движется по вертикали, его перемещения не изменят интенсивности проходящего света через краевую зону волокна. Очевидно, величина регистрируемого изменения светопропускания при ПД на краях аксона (и соответственно движения

волокна) должна меняться при повороте волокна относительно его продольной оси. Результаты одного из таких опытов приведены на рис. 3. При фотометрии края аксона в начальном его положении не наблюдается изменений светопропускания во время ПД (кривая 1). После поворота аксона вокруг его длинной оси на 70° регистрируется уменьшение светопропускания на $2 \cdot 10^{-4}$.

Приведенные данные указывают на то, что при ПД аксон перемещается в радиальном, поперечном направлении.

При подпороговом раздражении (силой, равной $0.9-0.95$ порога) движения не происходит. Это видно на рис. 4, а (кривая 3) и 4, б (кривая 3).

Из кривых, приведенных на рис. 1, 2, а, 3 и 4, а, где регистрировалось светопропускание в месте раздражения, видно, что оптические изменения начинаются на $0.5-1$ мс раньше, чем ПД. Если же фотометрия происходит в $3-5$ мм от места раздражения, светопропускание начинает изменяться вместе с началом ПД (рис. 2, б и 4, б). В этом месте ПД отводится в виде второй фазы, которая отставлена от начала оптического ответа на $0.5-1$ мс. Эти данные говорят, по-видимому, о том, что начало поперечного смещения аксона несколько опережает ПД. Увеличение «латентного периода» оптического ответа при удалении места фотометрии от места раздражения (рис. 4, а, б) указывает на то, что поперечное смещение аксона распространяется от места раздражения.

Величина радиального смещения аксона была оценена по порядку величины путем замеров изменений светопропускания при заданном смещении края аксона относительно светового зонда. Оказалось, что перемещение в зонде оболочки аксона на ~ 1 мкм изменяет светопропускание на 10^{-2} . Можно предположить, что изменения светопропускания, равные $\pm 10^{-4}$, соответствуют перемещению края аксона примерно на 10 нм.

Таким образом, на краях аксона при ПД происходят обратимые изменения светопропускания. Эти изменения отражают радиальное смещение всего исследуемого участка аксона. Они распространяются вдоль по аксону, причем начало смещения несколько опережает спайк.

Можно предположить, что это радиальное движение является механической компонентой нервного импульса, распространяющегося по нервному волокну.

Л и т е р а т у р а

- Левин С. В. 1976. Структурные изменения клеточных мембран. Л. — Cohen L. B. 1973. Changes in neuron structure during action potential propagation and synaptic transmission. *Physiol. Rev.*, 53 : 373—418.

Поступила 13 XII 1979

REVERSIBLE DISPLACEMENT OF CRAB AXON AT THE ACTION POTENTIAL

S. V. Levin, K. A. Gelfand

Laboratory of Cell Physiology, Institute of Cytology of the Academy of Sciences of the USSR,
Leningrad

S U M M A R Y

A study has been made of the light transmission on the opposite edges of a single axon of the crab *Carcinus maenas* at the action potential. Changes in the light transmission on the opposite edges of the axon and those of the axon sheath are of opposite signs. The results obtained indicate that at the action potential a particular axon region being examined ($0.1-0.2$ mm long) moves in one of radial directions. The transversal shift of the excited region spreads along the axon, starting from the site of stimulation. The displacement of the axon starts prior to the action potential.