

11-169/1  
1986

ISSN 0132-6112

3  
Азәрбајчан ССР Елмләр Академијасы  
Академия наук Азербайджанской ССР

# ХƏБƏРЛƏР ИЗВЕСТИЯ

БИОЛОГИЈА  
ЕЛМЛƏРИ  
БИОЛОГИЧЕСКИЕ  
НАУКИ

3

1986

1986

## ПАМЯТКА ДЛЯ АВТОРА

ОБЩИЕ ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ НАУЧНЫХ СТАТЕЙ, ПОСТУПАЮЩИХ  
В РЕДКОЛЛЕГИЮ ЖУРНАЛА «ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК  
АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК»

Журнал принимает научные статьи, написанные на азербайджанском и русском языках.

1. Статья, напечатанная на машинке через два интервала на одной стороне стандартного листа при плотности печати не более 28 строк по 58—60 знаков в каждой строке. Объем экспериментальных итоговых работ не должен превышать 10 стр., в обзорных — не более 20 стр. включая таблицы, рисунки и список литературы;

— в начале статьи указывается УДК (слева);

— после фамилий авторов дается название статьи, ниже — название учреждения, где выполнена работа;

— экспериментальные статьи должны излагаться по следующему плану: а) аннотация; б) введение; в) материал и методика; г) результаты и обсуждение;

— при описании методики эксперимента с использованием животных необходимо указывать тип применявшегося обезбоживания, способ эвтаназии, вид, линию и количество подопытных особей;

— иллюстрации (рисунки, фото) представляются в 1 экз. На обороте иллюстрации указываются мягким карандашом фамилия и инициалы автора, сокращенное название статьи и порядковый номер, верх и низ иллюстрации (в случае необходимости); на отдельном листе список рисунков или иллюстраций с названиями (в 2-х экз.);

— цитируемая литература приводится общим списком, где помещаются только упомянутые в тексте статьи авторов в алфавитном порядке. В начале списка необходимо привести литературу на азербайджанском или русском языке, а затем на иностранных языках. После порядкового номера (в тексте статьи он ставится в скобках независимо от последовательности цитирования) следует давать фамилию и инициалы авторов, для книг — полное название книги, место и год издания; для журнальных статей — полное название журнала, год издания, номер тома, номер выпуска, страницы;

— статья должна быть подписана всеми авторами. В конце статьи необходимо указать полностью фамилию, имя, отчество авторов, домашний и служебный адреса, телефоны.

2. Резюме на азербайджанском языке (если статья излагается на русском) или на русском языке (если статья излагается на азербайджанском) — в 2-х экз., на отдельных листках.

3. Резюме на английском языке — в 2-х экз., на отдельных листках.

4. К статье и краткому сообщению необходимо приложить реферат на русском (в 2-х экз., не более 1000 знаков), оформленный следующим образом: УДК, раздел биологии, инициалы и фамилия авторов, название журнала. В конце реферата следует указать количество таблиц, рисунков, библиографии. После реферата слева в скобках нужно указать научное учреждение, в котором выполнена работа. Реферат должен быть подписан автором(ами).

5. Акт экспертизы и авторская справка — в 1 экз.

6. Решение Ученого совета организации о рекомендации статьи к опубликованию

7. Направление научного учреждения с описью прилагаемых документов.

Э

ӘӘӘ

Х Ә Б Ә Р Л Ә Р И

И З В Е С Т И Я

АКАДЕМИИ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР

БИОЛОГИЈА ЕЛМЛӘРИ СЕРИЈАСЫ

\*

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

3



1986

УДК 581.132.

Э. Г. КАЗИБЕКОВА, Д. А. АЛИЕВ

### АКТИВНОСТЬ ХЛОРОПЛАСТОВ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫХ ОТНОШЕНИЯХ ГЕНОТИПОВ ПШЕНИЦЫ

*АзНИИ земледелия МСХ АзССР*

Исследована фотохимическая активность хлоропластов и интенсивность фотосинтеза в связи с морфофизиологическими особенностями генотипов, по которым установлено наличие положительной корреляции между изучаемыми показателями при удалении или затенении органа, вызывающих изменения функциональной активности растения. Исходя из этого, показатель фотохимической активности хлоропластов может быть введен в селекционные работы как один из тестов при создании сортов, сбалансированных в отношении фотосинтеза и репродуктивных процессов.

В интенсификации хозяйственно-продукционного процесса, существенным звеном которого считается транспорт ассимилятов и запасание веществ, одним из главных приемов является достижение предельно возможной высокой фотосинтетической активности на фенотипическом уровне. Обратная связь этих жизненных процессов с активностью хлоропластов, обобщенная в обзорах [1—3], с одной стороны, и возможность селекционно-генетических преобразований растений по фотосинтетическим признакам, с другой [4—8], позволяют рассматривать активность хлоропласта как показатель функциональной активности фотосинтетического аппарата и как фактор фотосинтетической продуктивности, интегрирующие эндогенную регуляцию фотосинтетической функции в системе целого растения с организацией управления донорно-акцепторными отношениями в направлении повышения хозяйственной продуктивности.

Необходимым условием для поддержания хлоропластов в активном состоянии является своевременное удаление ассимилятов из фотосинтетического аппарата [1] — транспорт ассимилятов, определяющий фотосинтетическую функцию, в тесной зависимости от которого находится продуктивность растений. Продукты фотохимических реакций через синтез пластических веществ, белков и других метаболитов фотосинтеза оказывают влияние в конечном счете на продуктивность растений, формирование урожая и его качество. От того, как энергично идет отток ассимилятов, зависит активность фотосинтетического аппарата, обеспечивающая интенсивное использование метаболитов в образовании и выходе хозяйственной продукции.

Создание генотипов со сбалансированным отношением фотосинтеза и репродуктивных процессов предполагает как обязательное условие наличие сортов с высокой фотохимической активностью хлоропластов, имеющих обычно и более высокую интенсивность фотосинтеза. Имея в виду, что зависимость между накоплением ассимилятов и

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ: Дж. А. Алиев (главный редактор), В. Р. Волобуев, У. К. Алекперов, Г. Г. Гасанов (зам. гл. редактора), Н. А. Касумов, М. А. Мамедъяров, М. А. Мусаев, И. Д. Мустафаев (зам. гл. редактора), Э. М. Салаев, А. Н. Самедов (ответственный секретарь).

© Издательство «Элм», 1986 г.

скоростью фотосинтеза отрицательна [9, 10], а корреляция относительной скорости ростовых процессов с фотосинтетической активностью листьев положительна [11—14], т. е., иными словами, активность аттрагирующих центров определяет интенсивность фотосинтеза, скорость и направление транспорта ассимилятов, возможно, посредством изоляции при сокращении функции какого-либо органа или его части, необходимо менять распределение нагрузки и в конечном итоге говорить о степени ответственности той или иной части растения за урожай. Такая цель была поставлена нами при исследовании фотохимической активности хлоропластов для изучения фотохимической функции отдельных органов и растения в целом.

Использованы сорта озимой пшеницы, различные по своим морфофизиологическим параметрам: твердые остистые Шарк и Овначик и мягкая безостая Кавказ на опытном поле АзНИИ земледелия (Апшерон) при достаточном обеспечении почвы минеральным питанием и водой. Исследованы первый и второй (считая сверху) листья целого растения, растения с удаленным колосом и растения с затененным колосом; ости колоса целого растения и растения с удаленными 2, 3, 4-ми листьями, а также чешуи колоса целого растения и растения с удаленными 2, 3, 4-ми листьями.

Удаление и затенение органов проводили в фазе колошения—цветения растений, создавая тем самым условия как для усиления, так и для ослабления движения ассимилятов.

Хлоропласты выделялись по методу [15] в среде, содержащей 0,6 М сахарозы, 0,03 М трис-буфера и  $10^{-3}$  М хлористого магния при рН от 7,2 до 8. Среда для суспензирования гомогената хлоропластов содержала 0,6 М сахарозы, 0,5% альбумина и дистиллированной воды. Фотохимическая активность хлоропластов определялась полярографическим методом.

Для проведения фотохимической реакции пользовались средой выделения с добавлением  $5 \cdot 10^{-3}$  М феррицианида калия в качестве акцептора электронов. В реакционную камеру, объемом 8 мл вводили 0,8 мл суспензии хлоропластов и 7,2 мл реакционной среды. Реакция проводилась при 20°C и при интенсивности насыщения фотосинтеза светом 50000 лк. Длительность экспозиции — 5 мин. Хлорофилл в суспензии хлоропластов определяли на спектрофотометре СФ-4А. Содержание его вычисляли, используя коэффициенты Веттштейна. Фотохимическую активность выражали в расчете молекул выделенного кислорода на литр суспензии и в расчете молекул выделенного кислорода на единицу хлорофилла  $\mu$  моль  $O_2$ /мг хл. ч.

Интенсивность фотосинтеза определяли методами измерения  $CO_2$  газообмена с использованием инфракрасного газоанализатора URAS-2Т. Измерения проводили в открытой системе в токе воздуха при концентрации углекислоты 0,03 об.% и оптимальной температуре воздуха +25°C.

Была изготовлена специальная термостатируемая листовая камера-прищепка подключая которую к листьям пшеницы из различных вариантов и ярусов и сохраняя естественное расположение и ориентацию листа, проводили измерения фотосинтеза.

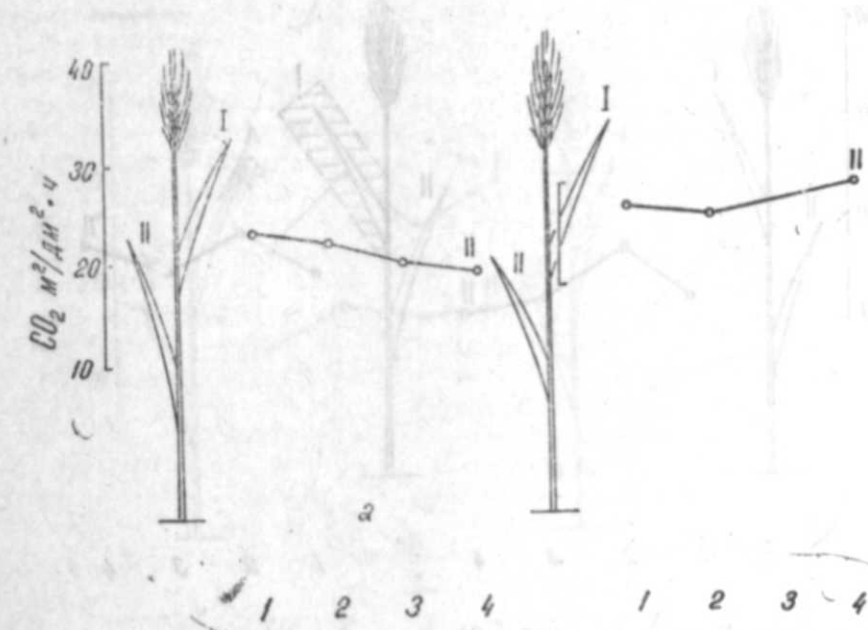
Таблица 1

Фотохимическая активность хлоропластов из разных органов пшеницы сорта Шарк ( $\mu$  моль  $O_2$ /мг хл. ч)

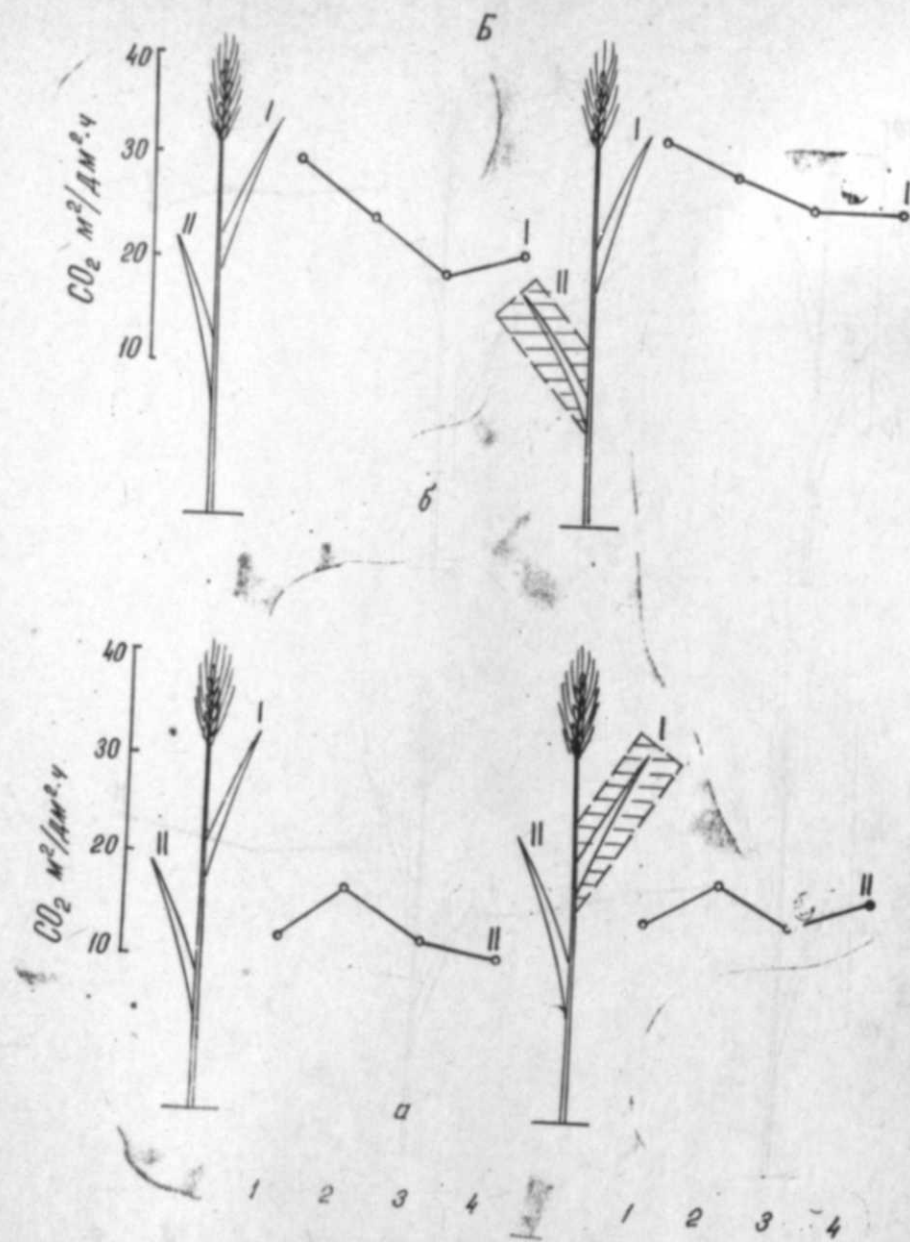
Дата и фаза определения (май—июнь)	Целое растение		Растение с удаленным колосом		Растение с затененным колосом		Ости колоса целого растения с удаленными 2, 3, 4 листьями
	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист	
Молочная спелость							
24	7,0	47,8	67,8	127,3	105,4	110,8	
26	100,9	67,0	66,0	80,5	83,8	93,0	
27	85,0	60,7	60,0	67,8	67,0	73,9	
30							
Налив зерна							
3							107,5
6							122,1
7							84,5
							50,5

Таблица 2  
 Фотохимическая активность хлоропластов из разных органов пшеницы сорта Кавказ ( $\mu$  моль  $O_2$ /мг хл.ч)

Дата и фаза определения (май—июнь)	Целое растение		Растение с удаленным колосом		Растение с затененным колосом		Целый колос растения	Целый колос растения с удаленными листьями
	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист	1-й лист	2-й лист		
Цветение								
16	24,3	20,9	40,3	38,3	34,3	19,5	7,9	10,3
17	45,0	40,6	47,5	44,3	36,7	34,3	11,3	16,6
22	82,8	54,3	82,3	73,9	66,6	66,0	10,4	13,2
Молочная спелость								
26	73,9	41,0	75,9	75,9	64,6	67,3	7,9	12,5
30								
Налив зерна								
3								
6								
7								



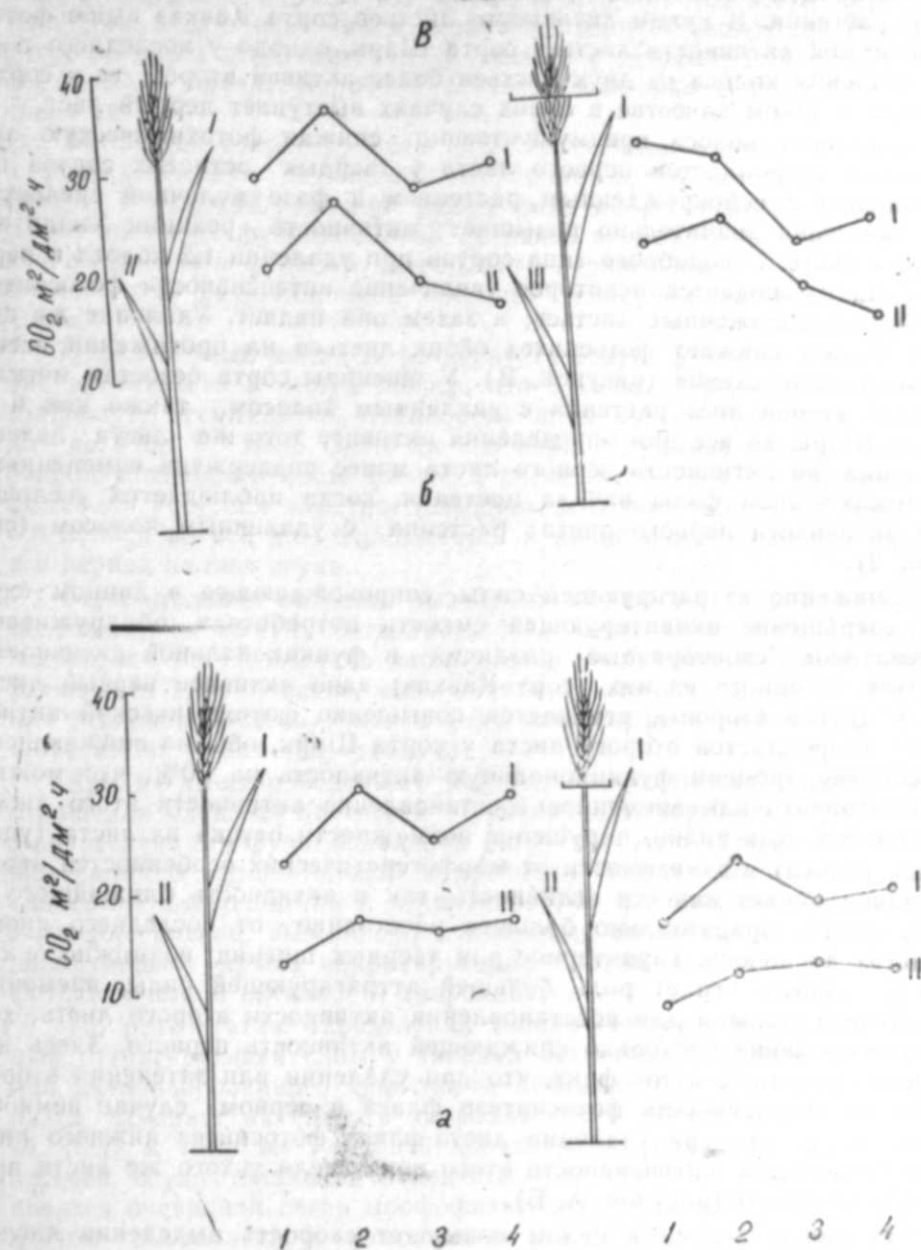
Сравнение фотохимической активности двух верхних листьев целого растения показывает, что первый из них у исследуемых генотипов большую скорость выделения кислорода изолированными хлоропластами (табл. 1, 2) и большую интенсивность фотосинтеза (рисунок). Но у целого растения сорта Шарк (см. табл. 1) наибольшая активность реакции Хилла этих двух листьев отмечена несколько поз-



же, чем у сорта Кавказ (см. табл. 2).

У растения сорта Шарк с удаленным колосом скорость выделения кислорода хлоропластами второго листа увеличивается, причем максимальная активность реакции Хилла гораздо больше максимума первого листа у целого растения, а снижение фотохимической активности хлоропластов первого листа начинается раньше снижения активности второго.

У сорта Кавказ при удаленном колосе активность хлоропластов



Изменения интенсивности фотосинтеза в зависимости от затенения и удаления листьев колоса:

A — удаление: а — первого, б — второго листа; Б — затенение: а — первого, б — второго листа; В — удаление: а — целого колоса, б — 1/2 колоса; I, II — проведения операции, через день, через 3 и 5 дней, соответственно

второго листа, уменьшаясь относительно верхнего яруса, дает гораздо высокий показатель в сравнении со вторым листом неповрежденного растения. В целом активность листьев сорта Кавказ выше фотохимической активности листьев сорта Шарк, однако у последнего после удаления колоса из двух листьев более активен второй, то у сорта Кавказ в таком качестве в обоих случаях выступает первый лист.

Удаление колоса преимущественно снижая фотохимическую активность хлоропластов первого листа у твердых остистых сортов по сравнению с неповрежденным растением в фазе молочной спелости, одновременно значительно повышает активность реакции Хилла во втором листе. У подобного типа сортов при удалении 1/2 колоса в первые дни наблюдается некоторое увеличение интенсивности фотосинтеза близрасположенных листьев, а затем она падает. Удаление же целого колоса снижает фотосинтез обоих листьев на протяжении всего времени определения (рисунок, В). У пшеницы сорта безостая мягкая Кавказ второй лист растения с удаленным колосом, также как и у сорта Шарк, во все дни определения активнее того же листа целого растения, но активность первого листа менее подвержена изменениям, за исключением фазы начала цветения, когда наблюдается увеличение активности первого листа растения с удаленным колосом (см. табл. 2).

Снижение аттрагирующей силы, сопровождающее в данном случае сокращение акцептирующей емкости потребителя, обнаруживает у генотипов своеобразные различия в функциональной активности листьев. У одного из них (сорт Кавказ) явно активнее первый лист, но, с другой стороны, отмечается повышение фотохимической активности хлоропластов второго листа у сорта Шарк, обычно снижающего к данному времени функциональную активность на 70%, что можно рассматривать как временное восстановление активности этого листа у генотипа. Как видно, нарушение возможности оттока из листа (удаление колоса) в зависимости от морфогенетических особенностей неоднозначно меняет как его активность, так и активность ближайшего к нему листа. Сравнительно большее расстояние от последнего листа (флага) до колоса, характерное для твердых пшениц, возможно, в какой-то степени играет роль большей аттрагирующей силы, временно создающей условия для восстановления активности второго листа, хотя одновременно несколько снижает активность первого. Здесь же уместно отметить, и тот факт, что при удалении или затенении второго листа интенсивность фотосинтеза флага в первом случае немного выше, тогда как при удалении листа-флага фотосинтез нижнего листа гораздо выше интенсивности этого показателя у того же листа при затенении флага (рисунок, А, Б).

Затенение колоса в целом повышает скорость выделения кислорода хлоропластами листьев у сорта Шарк (см. табл. 1) по сравнению с листьями как целого растения, так и растения с удаленным колосом. У этой твердой пшеницы фотохимическая активность хлоропластов второго листа выше активности первого с наибольшими величинами в начале молочной спелости. В противоположность подобным изменениям при затенении колоса у сорта безостая мягкая Кавказ преобладает снижение активности реакции Хилла в хлоропластах листьев 1-го яруса, за исключением одного определения в начале цве-

тения, когда наблюдается заметное увеличение фотохимической активности первого листа. Что касается второго листа, то при общей тенденции к снижению его активности, скорость выделения кислорода хлоропластами этого листа в сравнении с целым растением в конце цветения — начале молочной спелости довольно существенно увеличивается.

Активация аттрагирующей силы затенением заметно стимулирует и фотохимическую активность хлоропластов, и интенсивность фотосинтеза с видимой разницей между фенотипами, в частности, у сорта Шарк опять же функционально активнее второй лист, а у сорта Кавказ повышенная функция хлоропласта первого листа в фазе цветения сменяется в фазе молочной спелости усилением активности второго листа.

Определенный вклад в фотосинтетическую функцию целого растения вносят ости и чешуи колоса, что в свою очередь сказывается на транспорте ассимилятов. Активность остей колоса (см. табл. 1) достигает до  $116,1 \mu$  моль  $O_2$ /мг хл.ч в период налива зерна, что даже больше активности листа-флага, а после этого идет на снижение. Дефолиация растения заметно повышает фотохимическую активность остей колоса во все дни определений: в конце фазы молочной спелости и в период налива зерна.

Максимальная скорость выделения кислорода хлоропластами, выделенными из чешуй, составляет  $11,3 \mu$  моль  $O_2$ /мг хл.ч. Здесь, так же как и в остях, сначала наблюдается увеличение, а затем снижение активности хлоропластов, хотя и не столь резкое, и такое же влияние удаления листьев (имея в виду качественный эффект) на изменение реакции Хилла (см. табл. 2).

Анализ вышеприведенного действия искусственного изменения соотношения площади листьев и аттрагирующих органов в совокупности с определениями функциональной нагрузки этих частей растения выявил наличие положительной корреляции между фотохимической активностью хлоропластов и интенсивностью фотосинтеза. Удаление или затенение органа, вызывающее изменения интенсивности фотосинтеза, обнаруживает прямо коррелирующие с этим показателем изменения фотохимической активности хлоропластов.

По результатам определений можно говорить и о наличии большей аттрагирующей силы у твердой остистой пшеницы, что с позиции активизированного транспорта ассимилятов соответствующим образом изменяет активность хлоропластов и интенсивность фотосинтеза. Если к тому же добавить характерные различия в параметрах листьев, осуществляющих первичные фотохимические реакции, то становится очевидной связь морфофизиологических особенностей с транспортом ассимилятов, и зависимость от нее активность той или иной части растения. Здесь возможны варианты временного депонирования ассимилятов, тоже, вероятно, связанные с морфологическим фенотипом растения.

Таким образом, деятельность листьев и их взаимоотношения с колосом проявляются через сложную сеть характерных для генотипа свойств, и каждое из них в какой-либо заданный момент может быть определяющим. Возможно, поэтому у исследуемых генотипов в одном случае активен первый лист, а в другом — второй; аналогичное от-

носится и к колосу — параметры этой акцептирующей емкости довольно многообразны. Каждая часть растения несет свою долю ответственности за урожай, степень которой определяется присущей органу функциональной активностью, в частности, интенсивностью фотосинтеза и фотохимической активностью хлоропластов, находящихся в положительной между собой корреляции.

#### Литература

1. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. — М.: Наука, 1976.
2. Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. — М.: Наука, 1981, с. 196.
3. Neales T. F., Incoll L. D. — Bot. Rev., 1968, 34, p. 107—125.
4. Быков О. Д., Зеленский М. И. — В сб. Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 294—310.
5. Cooper J. P. Photosynthesis and productivity — *Yuzhishiolgia yuzayirijir u Cambridge—London—New York—Melburn: Cambridge Univ. press, 1975.*
6. Heath O. V. S. The Physiological Aspects of Photosynthesis — London, 1969.
7. Ничиноров А. А. — В сб. Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972, с. 548.
8. Wareing P. F., Cooper J. P. Potential Crop-Production. — London: Heineman Educ. Books, 1971.
9. Austin R. B. — Ann. Bot., 1972, 36, p. 475.
10. Pitman M. C., Austral J., Lütige U., Lauchill A., Ball E. — Austral J. Plant Physiol., 1975, 2, p. 101.
11. Moss D. V. — Crop Sci., 1962, 2, p. 366.
12. King R. V., Werdlaw J., Evans L. — Planta, 1967, 77, 261.
13. Humphreys E., Thorne C. — Ann. Bot., 1964, 28, 391.
14. Thorne I. H., Koller H. R. — Plant Physiol., 1974, 54, 201.
15. Могилева Г. А., Зеленский М. И. В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973.

Е. Н. Гаамбаева, Ч. Э. Элиев

#### ДОНОР—АКСЕПТОР НИСБЭТИ МУХТЭЛИФ ОЛАН БУГДА КЕНОТИПЛЭРИНДЭ ХЛОРОПЛАСТЛАРЫН ФЭАЛЛЫ

Магалада бугда кенотипларинда морфофизиоложи хусусийетлерле олагадар оларга хлоропластларин фотокимйови фэаллыгы во фотосинтезин интенсивлиги тэдиги едилмиш во өрэнли аламетлер арасында мүсбат кореллясиянын мөвчуд олдугу кестарилмишдир. Биткиларин функционал фэаллыгынын дэжишдирилмесинэ мүхтэлиф органларин-ярпаг во сунбуллэрин гаранлыгда сахланымасы во ја кэселиб биткидэн аярламасы саясында наил олунмушдур.

Алмиш нэтичалара асаан хлоропластларин фэаллыгынын селексиясы ишларинда фотосинтез во репродуктив органларин нисбатини тараалашдырмагда истифада етмэк үчүн төвсия едилди.

УДК 575.24:639.16:577.15

Г. К. РАГИМОВА, А. А. АЛИЕВ, У. К. АЛЕКПЕРОВ

#### АНТИМУТАГЕННЫЙ ЭФФЕКТ МАННИТА В КЛЕТКАХ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ КОРЕШКОВ СЕМЯН ЛУКА-БАТУНА ПРИ ИНДУКЦИИ АБЕРАЦИЙ ХРОМОСОМ ХИМИЧЕСКИМ И ФИЗИЧЕСКИМ МУТАГЕНАМИ

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР

Исследовалась цитогенетическая активность маннита шестнатомного спирта алифатического ряда. Результаты анализа показали, что испытываемое соединение обладает способностью модифицировать уровень индуцированных аберраций хромосом, причем оптимально эффективным во всех вариантах опыта оказался 0,001%-ный его раствор. В качестве индукторов применялись: ионизирующее излучение, N-метил-N-нитрозомочевина, N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидин и 4-нитрохинолин-1-оксид.

Одним из перспективных направлений в проблеме предотвращения накопления генетического груза у природных популяций при спонтанном мутировании и индукции средовыми агентами является поиск природных и синтетических антимутагенов.

В статье приводятся результаты исследования маннита как модификатора мутационного процесса при индукции аберраций хромосом агентами, различающимися механизмом образования первичных повреждений ДНК. Предпочтительность выбора маннита—шестнатомного спирта алифатического ряда, полученного из растительного сырья в лаборатории технологии ароматических веществ СКТБ КПМС с ОП при ИНФХ АН Азербайджанской ССР, для испытания в качестве модификатора мутационного процесса, — обусловлена наличием у него антиокислительных свойств. Пополнение арсенала антимутагенов, выявление их оптимальных концентраций, дифференциация по степени универсальности или специфичности к каждому конкретному мутагену или их комплексу позволит разработать рекомендации и способы их практического применения.

Воздушно-сухие семена лука-батун (Allium fistulosum L.) с низким спонтанным фоном естественного мутирования обрабатывали 4-нитрохинолин-1-оксидом (4-НХО) в концентрациях от  $2,5 \cdot 10^{-4}$  М до  $2,5 \cdot 10^{-8}$  М с интервалом в один порядок: кратковременно (4ч) и пролонгированно в течение 65 ч. В первом случае после 4-часовой обработки химическим канцерогеном и получасовой отмывки от него семена до фиксации проращивали в термостате на воде; во втором случае семена замачивали в растворах 4-НХО различных концентраций и проращивали в течение 65 ч до момента фиксации.

После выявления мутагенной концентрации химического канцерогена семена в течение 4-х ч замачивали в растворах: 4-НХО ( $2,5 \cdot 10^{-6}$  М); N-метил-N-нитрозомочевины (НММ; 0,02%) и N-метил-

N<sup>1</sup>-нитро-N-нитрозогуанидина (НГ; 4 мМ), а также подвергали воздействию ионизирующего излучения ( $\gamma$ -лучи; 10 Гр), после чего инкубировали до фиксации в 0,1; 0,01 и 0,001%-ных растворах маннита. Контролям служили семена, проращиваемые на воде и растворах маннита. Через 65 ч корешки фиксировали в смеси абсолютного спирта с ледяной уксусной кислотой (3:1). Структурные перестройки анализировали по стандартной методике [1], митотическую активность регистрировали путем подсчета 3000 клеток в каждом варианте. Достоверность полученных результатов определяли с использованием критерия Стьюдента.

В экспериментах, результаты которых приводятся в статье наряду с классическими супермутагенами, генетическая токсичность которых показана на растительных тест-системах — ионизирующего излучения и алкилирующих соединений — НММ и НГ, испытывался химический мутаген «УФ-типа». В силу образования УФ-лучами специфических повреждений ДНК значительный интерес представляет изучение этого агента как мутагена в комбинации с модификаторами мутационного процесса на растительных тест-объектах. Однако слабая проницающая способность УФ-лучей сужает круг объектов, пригодных для генетических исследований; поэтому в настоящей работе нами использован 4-НХО — химический канцероген, который в отношении репарации, репликации, способности индуцировать мутации и гибель клеток имитирует действие ультрафиолетового излучения [2]. Мутагенная активность 4-НХО, как и других химических мутагенов «УФ-типа» — N-ацето-N-ацетил-1-аминофлуорена и 7-бромметилбенз(а)антрацена, довольно подробно изучена на вирусах, грибах, бактериях, дрожжах, культивируемых клетках животных и человека. Однако в доступной нам литературе подобных работ на растительных объектах не обнаружено. В то же время установлено, что 4-НХО в концентрациях более 0,001 мМ приводит к внеплановому синтезу ДНК на ранних стадиях развития пыльцы петунии [3].

Для выявления степени генетической токсичности 4-НХО на семенах высших растений был испытан широкий спектр концентраций его растворов — от  $2,5 \cdot 10^{-8}$  до  $2,5 \cdot 10^{-5}$  (табл. 1). Установлено, что клетки апикальной меристемы корешков семян проявляют селективную чувствительность к различным концентрациям и продолжительности воздействия 4-НХО. Так, проронгированная обработка высокими дозами полностью ингибирует всхожесть семян. Промежуточная концентрация ( $2,5 \cdot 10^{-6}$  М) не обладает таким действием, однако в апикальной меристеме корешков, зафиксированных на 65 ч проращивания, преобладали клетки, находящиеся в интерфазе и профазе митотического цикла. Степень генетической токсичности проронгированной обработки 4-НХО удалось зарегистрировать при использовании концентраций его растворов в пределах  $2,5 \cdot 10^{-6}$ — $2,5 \cdot 10^{-8}$ . Кратковременная 4-часовая обработка высокими концентрациями растворов 4-НХО значительно ингибировала выживаемость семян и вызывала полный профазный блок. Промежуточная концентрация значительно ингибировала митотическую активность и лишь дозы ниже  $2,5 \cdot 10^{-7}$  позволили собрать материал для цитогенетического анализа, причем с уменьшением концентраций проявлялось дозозависимое снижение уровня генетических повреждений.

Таблица 1

Степень цитогенетической токсичности различных концентраций и времени обработки 4-нитрохиолин-1-оксидом (4-НХО) семян лука-батун

Варианты опыта	Анафазы		Аберрации		Спектр структурных перестроек, абс. число			Делящиеся клетки		
	$M \pm m$	n	анафазы	на 1 клетку	хроматидные	хромосомные	другие	$M \pm m$	n	
Контроль	1112	41	45	4,04	1,09	27	13	5	453	14,21 ± 0,62
4-НХО 65 ч	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$2,5 \cdot 10^{-3}$ — $2,5 \cdot 10^{-6}$ М	Полное ингибирование выживаемости семян									
$2,5 \cdot 10^{-5}$ М	1016	108	136	13,38	1,26	41	79	16	214	7,13 ± 0,47
$2,5 \cdot 10^{-6}$ М	1059	91	105	9,91	1,15	41	58	6	268	8,93 ± 0,52
$2,5 \cdot 10^{-7}$ М	1022	67	81	7,92	1,20	36	37	8	312	10,40 ± 0,55
$2,5 \cdot 10^{-8}$ М	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4-НХО 4 ч, $2,5 \cdot 10^{-3}$ М	Полный профазный блок и значительное ингибирование выживаемости									
$2,5 \cdot 10^{-4}$ М + вода	1015	82	94	9,26	1,15	31	53	10	241	8,03 ± 0,50
$2,5 \cdot 10^{-5}$ М + вода	1112	77	80	7,19	1,04	43	30	7	298	9,93 ± 0,55
$2,5 \cdot 10^{-6}$ М + вода	1087	56	61	5,61	1,09	33	21	7	333	11,10 ± 0,58
$2,5 \cdot 10^{-7}$ М + вода	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
$2,5 \cdot 10^{-8}$ М + вода	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание: В таблицах: +, ++, +++ — различия значимы при  $P < 0,05, 0,01, 0,001$ , соответственно.  
\* — отстающие хромосомы, пульверизованные анафазы.

Дифференциальный анализ спектра структурных перестроек при воздействии различных концентраций 4-НХО показал, что высокие мутагенные его дозы значительно увеличивают количество изменений хромосомного типа. Снижение концентраций изменяет соотношение перестроек хроматидного и хромосомного типов в сторону уменьшения доли последних. Самые низкие испытанные дозы мутагена сглаживают разницу в соотношении, а кратковременная обработка низкими концентрациями растворов 4-НХО приводит к идентичному в контроле преобладанию доли перестроек хроматидного типа над хромосомными. При оценке уровня клеточной пролиферации обнаружена обратная корреляция между увеличением концентрации 4-НХО и количеством делящихся клеток, т. е. происходит изменение митотического индекса от интерфазного блока при высоких концентрациях агента до статистически значимого увеличения уровня клеточной пролиферации при низкой его дозе.

Таким образом, сопоставление результатов анализа уровня аберраций хромосом, количества изменений на 100 изученных анафазах и одну измененную клетку, а также уровня клеточной пролиферации у контрольных семян и обработанных 4-НХО установило у химического канцерогена специфического действия генетическую токсичность в клетках апикальной меристемы корешков семян высшего растения. Последнее позволило провести его испытание, наряду с другими мутагенами, в двухфакторных экспериментах с модификатором мутационного процесса. Испытывалась концентрация химического канцерогена  $2,5 \cdot 10^{-6} M$ , которая при кратковременном воздействии двукратно увеличивала уровень спонтанного мутирования в клетках апикальной меристемы семян, а также статистически значимо ( $P < 0,001$ ) ингибировала клеточную пролиферацию.

В табл. 2 приведены результаты анализа степени модификации маннитом спонтанной мутабельности и индуцированной мутагенами, различающимися механизмом образования первичных повреждений ДНК, где показано, что применяемые концентрации модификатора не влияют на изменение уровня естественного мутирования, видимо, в силу того, что в эксперимент были задействованы свежие семена с низким спонтанным фоном. При этом обнаружено, что 0,1%-ный раствор маннита с низкой степенью значимости ( $P < 0,5$ ) достоверно увеличивал процент аберраций в основном за счет увеличения в спектре доли перестроек хромосомного типа и отстающих хромосом. При воздействии испытуемыми концентрациями маннита митотический индекс изменялся незначительно, в пределах ошибки анализа.

Постмутагенная обработка маннитом в концентрациях 0,1—0,001% обнаружила неоднозначный дозозависимый эффект модификатора, однако достоверность различий во всех случаях была положительной и статистически значимой ( $P < 0,001$ ). При этом испытанные дозы маннита поддерживали клеточную пролиферацию на уровне, равном контрольному. Дальнейшее последовательное снижение концентраций растворов маннита проявляло в сравнении с дозой 0,001% отрицательный модифирующий эффект. Комбинированная постмутагенная обработка маннитом значительно уменьшала количество перестроек хромосомного и хроматидного типов, однако, соотношение их в спектре было таким же, как и в варианте с мутагеном, т. е. преобладала доля перестроек хромосомного типа.

Таблица 2

Степень цитогенетической токсичности химических и физического мутагенов и модификация спонтанной и индуцированной мутабельности маннитом (Мн I—0,1%; Мн II—0,01%; Мн III—0,001%)

Индуктор	Варианты опыта	Анафаза		Аберрации		Спектр структурных перестроек, абс. чис.		Делящиеся клетки	$t_d$
		Проанализировано	$M \pm m$	На 100 анафаз	На 1 изменен. клетку	Хроматидные	Хромосомные		
Спонтанный фон	Контроль вода	1112	3,68 ± 0,57	45	4,04	27	13	453	14,21 ± 0,62
	Мн I	1027	5,65 ± 0,72	82	7,98	33	34	399	13,30 ± 0,62
	Мн II	980	3,88 ± 0,62	46	4,69	22	12	478	15,93 ± 0,67
4-НХО $2,5 \cdot 10^{-6} M$ (4 ч)	Мн III	960	3,44 ± 0,35	44	4,58	22	13	479	15,97 ± 0,67
	+ вода	1015	8,08 ± 0,85	94	9,26	31	53	241	8,03 ± 0,50
	Мн I	1586	4,73 ± 0,53	96	6,05	38	42	460	15,33 ± 0,66
	Мн II	1345	4,46 ± 0,56	68	5,06	24	34	472	15,73 ± 0,66
	Мн III	1078	3,80 ± 0,58	53	4,92	16	26	434	14,47 ± 0,64
	+ вода	1038	13,19 ± 1,06	172	16,5	82	77	286	9,53 ± 0,54
НГ 4мМ (4ч)	Мн I	1005	15,62 ± 1,14	185	18,41	111	70	413	13,77 ± 0,63
	Мн II	1229	9,11 ± 0,82	147	11,96	61	69	465	15,50 ± 0,66
	Мн III	997	7,32 ± 0,82	91	9,13	33	47	418	13,93 ± 0,63
НММ 0,02% (4 ч)	вода	1094	14,53 ± 1,06	235	21,5	119	99	217	7,23 ± 0,47
	Мн III	1069	5,14 ± 0,67	66	6,17	25	30	430	14,44 ± 0,64
Ионизирующее излучение 10 ГР	вода	1032	13,57 ± 1,07	204	19,77	114	79	245	8,16 ± 0,49
	Мн I	846	11,23 ± 1,08	139	14,43	59	58	427	14,23 ± 0,64
	Мн II	1343	9,31 ± 0,79	164	12,21	55	81	456	15,20 ± 0,65
Мн III	1031	8,53 ± 0,87	125	12,12	53	61	438	14,60 ± 0,64	

Примечание: Достоверность различий 2—5, 9, 13, 15 вариантов с 1; 6—8 с 5; 10—12 с 9; 14 с 13; 16—18 с 15 вариантом.

В опытах с алкилирующими соединениями были подобраны дозы мутагенов, которые при кратковременном воздействии индуцировали уровень аберраций хромосом, идентичный облучению семян дозой 10 Гр. Испытанные дозы маннита в опытах с монофункциональным алкилирующим соединением—НГ — проявили неоднозначную модифицирующую активность, характеризующуюся, верхним и нижним пределом границ эффекта защиты. Высокая доза не обладала защитным эффектом, а наоборот, незначительно дополняла генетическую токсичность мутагена. Концентрация 0,01% с достоверностью  $P < 0,01$  снижала уровень аберраций хромосом, а уменьшение дозы еще на один порядок статистически значимо ( $P < 0,001$ ) модифицировало уровень индуцированных повреждений. Последующее уменьшение концентраций растворов маннита, как и в случае с 4-НХО, снижало его антимутагенную активность. В спектре структурных перестроек при применении мутагенной дозы маннита резко возрастала доля перестроек хроматидного типа. Концентрации модификатора, проявляющие антимутагенный эффект, на фоне общего снижения аберраций хромосом, изменяли соотношение перестроек хроматидного и хромосомного типов в сторону увеличения доли последних. Все испытанные дозы маннита, включая и мутагенную, увеличивали ингибированный НГ митотический индекс до контрольного уровня.

В экспериментах, в которых в качестве индуктора применялось полифункциональное алкилирующее соединение — НММ — была испытана доза маннита, ранее показавшая оптимальную антимутагенную активность. И в этом случае 0,001%-ный раствор модификатора изменял уровень аберраций хромосом и клеточную пролиферацию ( $P < 0,001$ ), не влияя на спектр структурных перестроек. При комбинированной обработке ионизирующим излучением и маннитом до концентрации последнего 0,001% наблюдался линейный дозозависимый антимутагенный эффект модификатора. Однако при этом все указанные в табл. 2 дозы маннита поддерживали уровень клеточной пролиферации в пределах почти одинаковых процентных величин, равных спонтанному фону.

Итак, в двухфакторных экспериментах на растительном объекте установлено, что независимо от природы генотоксичного агента маннит в пределах определенных концентраций обладает способностью защищать наследственные структуры от повреждений, индуцированных  $\gamma$ -излучением, алкилирующими агентами и химическим канцерогеном, имитирующим действие УФ-лучей. В то же время сопоставление показателей различной эффективности оптимальной концентрации модификатора в вариантах, в которых дозы мутагенов вызывали одинаковый уровень повреждений, позволяет предположить хотя и достоверную, однако неоднозначную защитную активность маннита, зависящую от природы индуктора. По степени возрастания активности 0,001%-ного раствора маннита к изученным индукторам их можно расположить в следующем порядке:  $\gamma$ -излучение  $>$  НММ  $>$  НГ. Следует также отметить, что доза модификатора, проявившая максимальный антимутагенный эффект, лишь в опытах с 4-НХО снизила количество индуцированных повреждений до уровня спонтанного фона.

1. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. — М.: Колос, 1980. УДК 581.8

2. Veleminsky J., Gichner T. The influence of pH on the mutagenic effectiveness of nitroso compounds in Arabidopsis. — *Mutat. Res.*, 1970, 10, N 1, p. 43.

3. Weber G., Lark K. G. Quantitation of mutagenesis in cell cultures. — *Environ. Mutagenes.*, 1980, 2, N 2, p. 289.

К. К. Рахимова, А. А. Элиев, У. К. Элжбэров

#### ФИЗИКИ ВЭ КИМЈАВИ МУТАКЕНЛЭРЛЭ ИНДУКСЭ ОЛУНМУШ СОҒАНЫН МЕРИСТЕМ ҺҮЧЕЈРЭЛЭРИНДЭ МАННИТИН АНТИМУТАКЕН ЕФФЕКТИ

Мағаләдә соғанын меристем һүчәјрәләриндә физики вә кимјәви маддәләрин тәсири илә хромосом структур дәјишмәләриндә маннитин антимутаген тәсиринин дәрәҗәси маддәнин тәбиәтиндә асылы олдуғундан данышылып.

УДК 581.8

В. Д. ГАДЖИЕВ, А. Ш. ИБРАГИМОВ, Ф. К. МОВСУМОВА  
СОСТАВ ЭКОБИОМОРФ В РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
НАХИЧЕВАНСКОЙ ССР

*Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,  
Нахичеванский научный центр АН АзССР*

В статье приводятся сведения о естественно-исторических условиях района; структуре растительного покрова и о составе ее флоры. Указываются особенности состава и закономерности распределения экобиоморф (жизненных форм) в растительности края.

В настоящее время одним из важнейших направлений современных геоботанических исследований признается синтетическое (комплексное) изучение экобиоморф (жизненных форм) как основы познания структуры растительных сообществ.

Выявление состава экобиоморф в растительном покрове и выяснение их роли в его сложении позволяют изучить историю и закономерности формирования, строение и динамику растительных сообществ и их отношение к окружающей среде. Экобиоморфы — это адаптационные системы, сформировавшиеся и существующие в определенной обстановке.

Экобиоморфы, свойственные той или иной территории, могут служить индикаторами ее природных условий.

В предлагаемой статье обобщаются результаты исследований состава и закономерности распределения экобиоморф в растительном покрове Нах. АССР, проведенных в последние годы.

Нахичеванская АССР — это небольшая горная страна, площадь ее равна 5,5 тыс. км<sup>2</sup>. Самая низкая ее часть, Приараксинская долина, расположена на высоте 600—700 м над ур. м., а большая часть представляет собой сложную горную систему, состоящую из нагорий, плато, котловин и мощных горных хребтов, вершины которых достигают 3900 м. Горная часть территории республики в основном представлена Зангезурским хребтом и его западным отрогом — Даралагезским хребтом.

Климат в равнинной части Нах. АССР (до 2000 м) резко континентальный, в высокогорной — климат нагорных тундр с прохладным летом. Средняя месячная температура в равнинной части республики в июле—августе колеблется в пределах 24—29°, в январе 3—4°, а в высокогорной — соответственно 8—15° тепла в июле—августе и 13—15° мороза в январе.

В Приараксинской долине абсолютный максимум достигает 42°, а абсолютный минимум — 31°. Абсолютная амплитуда воздуха сос-

тавляет около 75°, эти величины на всей территории Кавказа нигде не повторяются.

В равнинной части выпадает осадков около 220—250 мм в год; снежный покров незначительный. В высокогорном поясе — до 1000 мм а снежный покров может достигать до 1,5 м.

Территория Нах. АССР отличается наиболее интенсивной испаряемостью. В Приараксинской равнине испаряемость за год изменяется от 1400 до 1200 мм, а в высокогорьях она достигает 400 мм на высоте 3000 м над ур. м. Дефицит испарения в Приараксинской долине достигает 1200—1000 мм, а в среднегорном поясе 600—200 мм, в высокогорном — менее — 100 мм.

Распределение почв в Нах. АССР подчинено вертикальной поясности. В Приараксинской долине развиты сероземы и засоленные разновидности почв с галофитной растительностью. В среднегорной части преобладают бурые и каштановые почвы: в высокогорьях — горно-луговые и горно-степные почвы. Выше, по водораздельным хребтам и вершинам, ландшафтное значение приобретают скалы, осыпи и камни, лишённые растительного покрова. Почти половину земель Нах. АССР занимают скалистые и каменистые склоны с сильно пересеченным рельефом.

В течение года максимум влажности почвы наблюдается на всех глубинах в декабре—январе, второй максимум — в третьей декаде апреля и первой декаде мая, минимум — в сентябре [8].

Высокая континентальность климата, суровые зимы, сухое и знойное лето, сильно пересеченный рельеф, преобладание примитивных, сильно скелетных почвогрунтов, а также скал и осыпей на склонах подверженных эрозионным процессам, оказали сильное влияние на формирование современной растительности [1].

Преобладающими типами растительности являются пустынная, нагорно-ксерофитная и горно-степная; в меньшей степени развиты луга (субальпийские и альпийские) и совсем слабо — леса.

Наиболее распространенным типом является нагорно-ксерофитная (фригаидная) растительность, имеющая зональное значение и представленная множеством разнообразных растительных группировок, отвечающих аридным почвенно-климатическим условиям; различие в составе группировок нагорных ксерофитов обуславливается петрографическим составом пород, в разной степени подверженных процессам выветривания, разностями примитивных почв, экспозиций склонов и высотой над уровнем моря.

Нагорно-ксерофитная растительность наиболее ярко выражена в поясе средних гор (1200—1500 м). Ниже, в полосе предгорий, нагорно-ксерофитная растительность контактирует с полупустынной (более развитой в Приараксинской долине), где образуются переходные смешанные группировки. Выше, в полосе от 1500—1700 до 1990 м, нагорно-ксерофитная растительность сочетается с горно-степной, там преобладающей, а также с лугово-кустарниковой и лесной в центральной части республики. На высоте 2350—2400 м над ур. м. лугово-кустарниковой и лесной в центральной части республики. На высоте 2350—2400 м над ур. м. лугово-кустарниковая и лугостепная раститель-

ность через переходные сухие злаковые или, реже, субальпийские разнотравно-злаковые луга сменяется альпийской растительностью. Доминирующие в альпийском поясе типчаковая, типчаково-тимьяновая растительности и трагакантники, составленные колюче-кустарниковыми атрагалами, начинающиеся на высоте 2400 м, а чаще 2600—2700 м, поднимаются до хребтов высоких вершин. Альпийские луга и ковры развиты на фоне альпийских степей слабо и лучше выражены на больших высотах (2900—3000 м).

Границы вертикальных климатических, почвенных и растительных поясов (зон) совпадают, что указывает на однородность условий каждого пояса, но в их пределах встречается серия вариантов местобитаний и соответствующих им группировок растительности, зависящих от состава пород, экспозиции склонов и наличия мелкозема.

По существу, на территории республики различаются два варианта поясного (зонального) распределения растительности по высотным ступеням. По первому варианту, полынная полупустыня (свойственная приараксинской долине и предгорьям) с высотой сменяется нагорно-ксерофитной (фриганоидной) растительностью, далее следует сочетание кустарниковых и луговых формаций, островки леса по ущельям, которые еще выше сменяются высокогорной луговой и степной растительностью. По второму варианту, характерному для северной и южной частей республики, вертикальная поясность растительности имеет следующую закономерность: полынная полупустыня-нагорно-ксерофитная растительность — высокогорные степи и луга. Второй вариант отличается от первого выпадением пояса кустарниковых сообществ и лугов, чередующихся с островками леса. Наиболее характерным для республики является второй вариант поясности.

В системе народного хозяйства республики растительность представляет большую производительную силу. Неосвоенные под сельское хозяйство площади на Приараксинской долине и в предгорной полосе служат зимними пастбищами. Обширная часть республики, все водораздельные склоны, занятые нагорно-ксерофитной, горно-степной и скально-осыпной растительностью, являются неудобными для сельского хозяйства лишь частично используются в качестве переходных пастбищ. По долинам каждой горной реки созданы сады-оазисы и окультуренные участки.

Группировки нагорно-ксерофитной растительности богаты лекарственными растениями и особенно эфиромасличными (375 видов), красильными и др.

Высокогорные степи, луго-степи и луга служат летними пастбищами. Пользование летними пастбищами начинается в мае и заканчивается в сентябре, варьируя в зависимости от погодных условий. Выпас скота на яйлагах обычно начинается в нижнеальпийской полосе и, по мере таяния снега и развития растительного покрова, перемещается выше. Степные пастбища с хорошо развитым дерновым покровом из типчака обладают прекрасным кормом для мелкого и крупного рогатого скота. Этим пастбищам в кормовом отношении значительно уступают более распространенные пастбища, составленные сочетанием типчака и атрагалов, нередко с большой примесью чебреца (тимьяна). Такие пастбища распространены на каменистых склонах высокогорий. Альпийские луга в республике приурочены к западинам, выем-

кам центральной части высокогорий (г. Сальварты, г. Аразин, г. Ай-рыдаг, г. Ахдабан, г. Кюкидаг и некоторые другие) и большого пространства не имеют. Однако, в силу того, что окружающие луга высокогорные степные пастбища выгорают раньше и скот охотно устремляется на свежую зелень альпийских лугов, последние быстро стравливаются, а перегрузка ведет к изменению ботанического состава лугов, к засорению их несъедобными и даже вредными травами. В засушливые годы ухудшение луговых пастбищ происходит более интенсивно.

Согласно последней схеме ботанико-географического деления Кавказа [6] Нах. АССР относится к области ксерофильной и гемиксерофильной растительности нагорий Кавказа и Передней Азии, к провинции Южно-Закавказской (б. Приараксинская предгорная и среднегорная). В настоящей работе по типизации геоботанических районов Азербайджана [5] территория Нах. АССР включает три геоботанических района (Нахичеванский приараксинский, Нахичеванский горный и высокогорный Конгур-Алангезский (Зангезурский), относящиеся к трем фитоландшафтам (полупустынному, нагорных ксерофитов и высокогорному лугово-степному).

Среди других ботанико-географических районов Азербайджана Нах. АССР является одним из наиболее богатых во флористическом отношении. На ее сравнительно небольшой территории, по нашим данным [4, 7], произрастает свыше 2500 видов дикой флоры и 30 видов основных культурных растений. Виды дикой флоры представляют 123 семейства и 697 родов. Если же рассматривать флористическое богатство по двум ботанико-географическим районам (Нахичеванский равнинный и Нахичеванский горный), то значительно большее богатство фитоценозов видовым составом выявляется в горной части Нах. АССР. В Нахичеванском равнинном участвуют в фитоценозах около 750 видов, а в Нахичеванском горном — 1750.

Наиболее богаты видами в Нах. АССР 14 семейств, включающих 965 родов и 1860 видов (82,2% от общего числа видов), из них наибольшее количество видов содержат семейства Asteraceae (Compositae), Fabaceae (Leguminosae), Poaceae, (Gramineae), Brassicaceae (Cruciferae), Lamiaceae (Labiatae), Caryophyllaceae, Ranunculaceae, Liliaceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Scrophulariaceae, Polygonaceae, Apiaceae, Umbelliferae), Rosaceae.

Остальные 109 семейств объединяют в своих рядах 640 видов. Флора Нах. АССР отличается высоким кавказским эндемизмом; на ее территории произрастает 267 эндемичных видов растений, в том числе 85 видов, свойственных преимущественно южным районам Азербайджана (Нах. АССР, Южный Карабах и др.), а 182 вида — кавказские *Iris imbricata* Lindl., *I. prillipcoana* Kem. Nat., *I. musulmanica* Fomin., *Rosa vanheurckiana*. Crep., *Oxytropis karjagini* Grossh., *Onosmagracilis* Trautv., *Scilla armena* Grossh., *Allium syntamanthum* C. Koch., *Arabis armena* N. Busch., *Pyrus nutans* Rubtz., *Sedum corymbosum* Grossh., *Delphinium busianum* Grossh., *Salsola tamamschjanee* и закавказские, т. е. нахичеванские, эндемы: *Iris grossheimii* G. Woronow et Grossh., *I. lycotis* Woronow, *Allium leonidii* Grossh., *Salsola futilis* Iljin, *Gymnocarpus grossheimii* N. Busch., *Astragalus aznabjurticus* Grossh., *A. flavirubens* Al. Theod., *A. szovitsii* Fisch. et Mey., *Marrubium nanum*

*Knorr.*, *Nepeta grossheimii* Pojark., *Stachys grossheimii* Kapell., *Salvia philipsonii* Grossh. et Sosn., *Verbascum paniculatum* E. Wulf., *Helichrysum ataxinum* Takht. et Kirp.

Эндемизм многих нахичеванских видов растений носит условный характер, так как нахождение их в прилегающих областях Ирана и Турции вполне вероятно.

Почти на каждой высотной ступени (исключая предгорья) имеются виды растений, свойственные лишь данной ступени, и в других высотных ступенях не встречающиеся. В условиях Нах. АССР нижний и особенно средний горный пояс выделяются обилием видов, свойственных только этим высотным ступеням в отдельности. В среднем горном поясе таких видов — 167.

Наряду с видами, приуроченными только к одной ступени, в фитоценозах каждой высотной ступени участвуют виды, встречающиеся также в фитоценозах соседнего или нескольких высотных поясов. Характерным для Нах. АССР является наличие большого количества видов, образующих фитоценозы одновременно в трех смежных ступенях — в предгорьях, нижнем и среднем поясах, т. е. в полосе гор, от 800 до 1600 м над ур. м. На этих трех ступенях сосредоточено около 23% от общего количества видов, слагающих растительный покров в семи высотных поясах Нах. АССР. А если к ним присоединить виды, встречающиеся только в одной из этих трех ступеней, а также виды, встречающиеся только в двух из этих трех ступеней, то общее количество видов, участвующих в составе фитоценозов названных выше трех высотных ступеней, составит 60%. Здесь не учтены виды из состава фитоценозов, встречающихся кроме этих высотных ступеней еще в верхнем, субальпийском и альпийском поясах (всего 72%).

Таким образом, в полосе от 800 до 1600 м над ур. м. сосредоточено более половины всех видов растений, участвующих в сложении растительного покрова республики. Эта полоса является наиболее насыщенной во флористическом отношении.

Интересно отметить, что во флоре этих высотных ступеней содержится наибольшее количество эндемиков; только во флоре среднего горного пояса — 46 (из них 21 вид — азербайджанские) *Nepeta paraschenica* Grossh., *Hypericum formosissimum* Takht., *Oxytropis lupinoides* Grossh. ex Fed., *Atropatenia rostrata* N. Busch., *Juna shischkinii* (Grossh.) Czer., *Stachys fomini* Sosn., *Astragalus regelii* Trautv., *Astragalus nachitschevanicus* Rzazade et Gr., в нижнем горном поясе — 18 (12 видов азербайджанских): *Scutellaria karjaginii* Grossh., *Stachys fruticulosa* Bieb., *Verbascum paniculatum* E. Wulf., *Marrubium nanum* Krorr., *Galium achurense* Grossh., *Allium interculae* Bordz., *Thlaspi neurotropis armena* (N. Busch.) и др.\* Выше, на более высоких высотных ступенях, количество видов в составе фитоценозов резко снижается. Самая низкая ступень — Приараксинская долина — также уступает отмеченным выше трем высотным ступеням по количеству видов.

В общем флористическом спектре Нах. АССР резко выступает ксерофильный тип ареала и именно его переднеазиатский класс, пред-

\* Л. И. Прилипо (1970) для всей территории указывает 250 кавказских эндемичных видов, тогда как Г. Ф. Ахундов (1973) для Азербайджанской ССР указывает 240 видов, а для Нах. АССР (1978) — 87 [9, 2, 3].

ставленный несколькими группами ареалов и переходными группами — переднеазиатской, малоазийской, армянской, иранской, северо-иранской, армяно-иранской, ирано-туранской, армяно-кавказской и др. Наиболее характерными представителями являются: *Astragalus Szottisii* Fich. et Mey., *Stachys inflata* Benth., *Scorzonera pseudolanata* Grossh., *Aellenia glauca* (Bieb.) Aell., *Salsola gemmascens* Pall., *Salvia limbata* C. A. Mey., *Rhinopetalum gibbosum* (Boiss.) Losinsk. et Wied., *Anabasis aphylla* L.

На втором месте стоит средиземноморский класс ксерофильного типа. К ним из числа фриганоидных можно отнести: *Poterium spinosum* L. (образует колючий «дерн»), *Polygonum alpinum* All., *Dichodon cerastoides* (L.) Reichenb., *Phleum alpinum* L., *Festuca supina* Schur., *Oxyria elatior* R. Br. Meissn виды родов *Astragalus*, *Thymus*, *Salvia*, *Satureja*, *Lavandula*, *Euphorbia*, *Centaurea*, *Echinops*. Эти виды здесь приурочены к галечным холмам и характеризуются травянистыми многолетниками (хамефитами). Некоторые из указанных относятся к фриганам переднеазиатского происхождения. Так что здесь представлено более 250 видов растений, относящихся к двум фриганоидным элементам (средиземноморским и переднеазиатским). К средиземноморским элементам можно отнести представителей «гарриги». Гаррига по сравнению с фриганой характеризуется несколько большей влажностью климата (до 2300—2400 м над ур. м.); представителями ее являются заросли ксерофитных кустарников типа крушины Палласа, курчавки, астрагала, кизильника, а на каменисто-скалистых склонах гор гаррига комплексно сочетается со скально-ксерофильными кустарниками, такими, как миндаль (*Amygdalus fenzliana* Lipsk.), можжевельник (два вида), хвойничек и нередко с элементами светлого ксерофитного леса — иволистной грушей, боярышником, таволгой. В крае средиземноморским классам значительно уступает, но все же достаточно выражен, бореальный тип, представленный в основном палеарктическим, и несколько меньше, голарктическим и европейским классами ареалов, в основном мезофильным и гидрофильными растениями. К ним относятся *Anthoxanthum odoratum* L., *Dactylis glomerata* L., *Nardus stricta* L., *Phleum pratense* L., *Agrostis lazica* Bal., *Poa alpina* L., *Briza media* L. и др. Немало представителей светлюбивых и холодостойких растений, в частности: *Polygonum alpinum*, *Cerastium cerastoides*, *Phleum alpinum*, *Oxyria elatior* и др.

Интересно отметить, что кавказский тип ареалов представлен слабее бореального. Еще слабее выражены степной и пустынный типы ареалов и незначительным числом географических элементов представлен древний тип ареалов.

Отмеченные особенности флоры Нах. АССР хорошо прослеживаются на флористическом анализе отдельных семейств, например, в семействах *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae* отличающихся богатством видов. Наряду с общими закономерностями, в пределах каждого семейства в отдельности наблюдаются свои особенности в составе географических элементов, обусловленные историей или генезисом таксонов данного семейства. В частности, из вышеуказанных данных видов, что в резко выдвинутом вперед ксерофильном типе ареалов соотношение числа видов переднеазиатского и средиземноморского классов ареалов неодинаково: у сем.

Ranunculaceae, Brassicaceae, Rosaceae оно в среднем приближается к значению 3:1, а у Caryophyllaceae, Fabaceae 4:1, что же касается Rosaceae, то здесь географические элементы средиземноморского класса ненамного уступают по числу видов переднеазиатским. В сем. злаковых Нах. АССР богаче представлены и бореальные географические элементы.

Полученные данные позволили нам составить эколого-биологический спектр флоры Нах. АССР. Для него характерно резкое преобладание травянистых поликарпиков вместе с луковичными и клубнелуковичными растениями (таблица), составляющими половину всех

Эколого-биологический спектр флоры Нах. АССР

Экобиоморфы (жизненные формы)	Кол-во видов	В % от общего числа видов
Травянистые монокарпики (однолетники)	642	25,7
Травянистые монокарпики (двухлетники)	290	12,1
Травянистые поликарпики в том числе луковичные, клубнелуковичные	1166	46,6
Полукустарники и кустарники	(89)	(3,5)
Кустарники	82	3,2
Деревья	246	9,8
	74	2,9

встречающихся в республике видов. Среди них *Leopoldia caucasica* (Griseb.) Losinsk., *Tulipa polychroma* Stapf., *Iris junocausica* (Hoff.) Klatt., *Iris lycotis* Woronow., *Allium rubellum* Bleb., *Allium woronowii* Miscz., виды *Ferula* и др. На втором месте в спектре стоят травянистые монокарпики, в количественном отношении уступающие травянистым поликарпикам почти в два раза. Это *Senecio vernalis* Wadst. et Kit., *Galium arbutatum* Lam., *Scabiosa rotata* Bieb., *Linaria armenica* Chav. и др. Каждая из остальных биологических групп не превышает 5,6%; наименьший процент составляют деревья (2,9).

В распределении различных экобиоморф по высотным ступеням наблюдается определенная закономерность.

Как и в отношении богатства видов, средний горный пояс выделяется наибольшим количеством травянистых поликарпиков (многолетних): *Hypericum sabrum* L., *Linum mucronatum* Bertol., *Scutellaria orientalis* L., *Salvia ceratophylla* L., *Teucrium polium* L., *Onobrychis atropatana* Boiss., *Geranium tuberosum* L., свойственных только этой высотной ступени. Вместе с другими видами травянистых поликарпиков, которые встречаются в составе растительных сообществ не только среднего горного пояса, но и в растительных сообществах других горных ступеней, в частности, от Приараксинской долины до среднего пояса, выявляется резко выраженная приуроченность большей части видов травянистых поликарпиков, свойственных Нах. АССР, к высотной полосе от 660 до 1600 м над ур. м.

Второй, но меньший, максимум травянистых поликарпиков в составе растительных сообществ (по числу видов) наблюдается в высоко-

горьях, в субальпийском и альпийском поясах, причем альпийский пояс отличается большим количеством видов травянистых поликарпиков, приуроченных только к данному поясу (48 видов в альпийском поясе, 28 — в субальпийском). К ним относятся: *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Poa pratensis* L., *Hordeum violaceum* Boiss. et Hult., *Ranunculus caucasicum* Blech., *Trifolium ambiguum* Bieb., *Betonica macrantha* C. Koch., *Centaurea fischeri* Schlecht., *Erigeron caucasicus* Stev., *Primula algida* Adam.

На основе сравнения полученных данных по анализу экобиоморф, можно прийти к заключению, что аридные районы края, характеризующиеся сильным дефицитом влаги, знойными летними месяцами и суровой зимой, действующими на протяжении миллионов лет, способствуют формированию большего разнообразия видов и форм растений с самыми различными приспособлениями для выживания в трудных условиях местообитания. Формируются особые экобиоморфы растений, в эволюционном отношении более продвинутые, чем например, древние третичные растения или позже сформировавшиеся в отдельных регионах Закавказья, но длительное время находившиеся в сфере влияния мезофильных условий местообитания: *Draba brunifolia* Stev., *Campanula tridentata* Schreb., *Androsace barbata*, *A. kosopoljanskii* Ovcz., *Herniaria incana* Lam., *Sibbaldia parviflora* Willd.

На одном гектаре среднегорного пояса Нах. АССР с незамкнутой нагорно-ксерофитной растительностью, сформировавшейся на скелетном субстрате, произрастает большее число видов растений, весьма разнообразно адаптированных к неблагоприятным условиям, чем на одном гектаре среднегорных поясов других регионов. Процессы формо- и видообразования в горных аридных условиях Нах. АССР происходят более интенсивно, чем в горно-лугово-лесных районах Кавказа.

#### Литература

1. Абуталыбов М. Г., Гаджиев В. Д., Сафаров И. С. и др. Растительный покров Нах. АССР и его народнохозяйственное значение. — В кн.: Нахичеванской АССР — 50 лет. Баку: Элм, 1975.
2. Ахундов Г. Ф. Эндемы флоры Азербайджана: Автореф. дис... докт. биол. наук. — Баку: Элм, 1973.
3. Ахундов Г. Ф., Гогина Е. Е., Прилипко Л. И. Узкоэндемичные и редкие виды природной флоры Нах. АССР. — Бюлл. Глав. Бот. сада. М.: Наука, 1978, вып. 107.
4. Гаджиев В. Д., Ибрагимов А. Ш. Некоторые сведения об ирисах, встречающихся в Нах. АССР. — В кн.: Флора и растительность Нах. АССР, Баку: Элм, 1981.
5. Географический атлас Азербайджана. — Баку: Элм, 1963.
6. Долуханов А. Г. Ботаническая география растительности. — В сб.: Кавказ. М.: Наука, 1966.
7. Ибрагимов А. Ш., Гаджиев В. Д. Материалы к флоре высокогорий Нахичеванской АССР. — ВИНТИ, 1984.
8. Мирзоев П. С. Агроклиматическая характеристика Нахичеванской АССР: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Баку, 1966.
9. Прилипко Л. И. Жизненные формы растительного покрова Нах. АССР. — В кн.: Флора и растительность Нах. АССР. Баку: Элм, 1970.

### НАХЧЫВАН МССР-НЫН БИТКИЛЭРИНИН ЕКОБИОМОРФОЛОЖИ ТЭРКИБИ

Магаләдә битки өртүүнүн мүасир вәзијјәти вә һүндүрлүкдән асылы оларак флорасынын таркиби верилмишдир. Республиканын әразисиндә 2500 нөвдән артыг али биткиләр, о чүмләдән 267 нөв эндемик биткиләрни битдији шәраит кәстәрилмишдир.

Биткиликләрни фитосеноложи таркиби хусусијјәтләри вә һәјәти формаларына кәрә јайылмасы ганунаујгуилуглары мүәјјән едилмишдир.

Нахчыван МССР-нын флорасы үчүн екобиоложи спектр дүзәлдилмиш, бурада от поликарпик биткиләрдә бирликдә соғанаглы вә көкүјүмрүлүларын үстүлүјү әсәрдә өз әксини тапмышдыр.

УДК /581.845+620.137/582.31/9

Р. А. ГАНИЕВА, З. К. АБИЛОВ, Р. А. ГАСАНОВ

### О РАННЕМ ФОРМИРОВАНИИ СИСТЕМЫ ФOTOSИНТЕТИЧЕСКОГО ВЫДЕЛЕНИЯ $O_2$ В ПРОЦЕССЕ ЗЕЛЕНЕНИЯ ЭТИОЛИРОВАННЫХ ПРОРОСТКОВ

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР

Обнаружено три типа индукционных кривых выделения  $O_2$  при возбуждении с  $\lambda = 650, 680$  и  $700$  нм. В хлоропластах, которые содержат первичные тилакоиды, выделение  $O_2$  наблюдается спустя 15—30 мин после непрерывного зеленения. Максимальная величина выделения  $O_2$  для  $\lambda = 650$  нм наблюдается через 6 ч. постоянного освещения, для  $\lambda = 680$  нм — через 10—12 ч, а для  $\lambda = 700$  нм — через 24 ч. Наблюдается уменьшение  $\tau_{1/2}(c)$  для  $\lambda = 650$  нм и  $\lambda = 680$  нм через 10—12 ч зеленения; для  $\lambda = 700$  нм  $\tau_{1/2}(c)$  остается постоянным. Показано раннее выделение  $O_2$  этиолированными листьями при зеленении в режиме свет—темнота (через 3 с). Кинетика выделения  $O_2$  этих проростков при возбуждении белым светом соответствует кинетике выделения  $O_2$  при освещении  $\lambda = 700$  нм, что указывает на раннее включение длинноволновых форм хлорофилла в реакции выделения  $O_2$ .

В настоящее время твердо установлено и обосновано представление о существовании в растениях различных форм хлорофилла, отличающихся по степени агрегации и по фотохимической активности [6, 8]. Дальнейшее изучение дало возможность проследить их возникновение в процессе создания фотосинтетических структур в зеленеющих листьях [2, 7]. Сопоставление данных, полученных по спектрам действия фотосинтеза, с результатами изучения нативных форм хлорофилла позволяет полагать, что различные формы хлорофилла входят в разные пигментные системы и осуществляют специфические функции в процессах фотосинтеза [3, 4, 9, 13]. Однако время и порядок включения различных форм пигментов в фотохимические реакции фотосинтеза по мере формирования мембранной структуры хлоропласта остаются невыясненными. В связи с этим представлялось важным проследить за включением образовавшихся в процессе зеленения листа нативных форм хлорофилла в процессе выделения фотосинтетического кислорода. Для этого в работе исследовалась кинетика выделения  $O_2$  при монохроматическом освещении. С другой стороны, известно, что на скорость формирования фотосинтетических структур сильно влияют качество и характер освещения при зеленении [10—12]. В связи с вышесказанным в работе проводятся также сравнительные исследования кинетики выделения фотосинтетического кислорода при различном режиме освещения в процессе зеленения проростков.

Исследования проводились на листьях 5—8-дневных постэтиолированных, зеленеющих и зеленых проростков пшеницы местного сорта Шарг, выращенных в факторостатных условиях ( $250 \text{ мкВт/см}^2$ ,  $22^\circ\text{C}$ , 80% влажности, освещение смешанное — лампы накаливания и люминесцентные).

Этиолированные 8-дневные проростки, выращивали в тех же условиях, но в полной темноте, 8-дневные проростки содержащие только первичные тилакоиды, получали при освещении  $1 \text{ мкВт/см}^2$  [11].

Для кратких освещений (от 1 мс до 1 с) использовали фотозатвор фотоаппарата «Зоркий-4» со специально сконструированной ячейкой, куда можно помещать объектодержатель с объектом. Освещение, как длительное, так и кратковременное, проводилось в факторостате.

Кинетику выделения фотосинтетического  $\text{O}_2$  дисками листьев одинакового диаметра регистрировали на открытом платиновом электроде типа Хаксо—Блинкса на установке, собранной на базе спектрофотометре СФ-4, монохроматический свет которого является основным для исследования фотосинтеза. Два дополнительных монохроматических световых потока получали с помощью спектрофотометра ММ-360 и осветителя с различными светофильтрами. Источником света служат лампы накаливания. Установка предусматривает автоматическую запись кинетики выделения  $\text{O}_2$  при контролируемой температуре в условиях освещения белым (полихроматическим) или монохроматическим светом [5].

При исследовании кинетики выделения  $\text{O}_2$  важным этапом являются быстрые изменения скорости этого процесса в индукционной фазе. Наблюдались три типа индукционных кривых: первый тип при возбуждении  $\lambda = 650 \text{ нм}$  (Хлб 650); второй — при освещении  $\lambda = 680 \text{ нм}$  (Хла 683); третий тип проявляется при поглощении света длинноволновыми пигментами ( $\lambda > 700 \text{ нм}$ ) (рис. 1). Можно выделить следующие основные характеристики в кинетике выделения  $\text{O}_2$  в индукционной фазе. Первая характерная особенность заключается в том, что первичный ответ на освещение очень быстрый. Вторая — ответ при выключении света еще быстрее. И третья характеристика состоит в том, что кинетический процесс существенно зависит от длины волны освещения (см. рис. 1). Как видно из кинетических кривых, как первичный ответ на освещение, так и ответ при выключении значительно быстрее при освещении  $\lambda = 650$  и  $\lambda = 680 \text{ нм}$ , чем при освещении длинноволновым светом. Освещение  $\lambda = 650 \text{ нм}$  приводит к резкому выбросу  $\text{O}_2$  с последующим выходом на стационарный уровень. Кинетика выделения  $\text{O}_2$ , при освещении  $\lambda = 700 \text{ нм}$  не имеет этой особенности и процесс постепенно достигает насыщающего уровня, а ход реакции выделения  $\text{O}_2$ , наблюдаемый при освещении  $\lambda = 680 \text{ нм}$ , имеет промежуточный тип кинетики. Важной характеристикой кинетики выделения  $\text{O}_2$  в индукционной фазе являются максимальная скорость выделения кислорода ( $V_{\text{макс}}$ ) и полупериод достижения максимального уровня ( $\tau_{1/2}$ ). Способность листьев проростков пшеницы, пластины которых находятся в стадии первичных тилакоидов, к выделению  $\text{O}_2$  при зеленении при постоянном освещении появляется не сразу, а лишь спустя примерно 15—30 мин (рис. 2). Следует отметить для сравнения, что у зеленеющих этиолированных проростков, находящихся в стадии проламеллярного тела, этот процесс формируется значительно позже (4—6 ч) [3]. Ранее выделение  $\text{O}_2$  наблюдается как при возбуждении с  $\lambda = 650 \text{ нм}$  и  $\lambda = 680 \text{ нм}$ , так и при  $\lambda = 700 \text{ нм}$ . При этом динамика развития максимальной величины выделения  $\text{O}_2$  ( $V_{\text{макс}}$ ) в процессе зеленения при освещении  $\lambda = 650 \text{ нм}$  наблюдается через 6 ч постоянного освещения с последующим выходом на стационарный режим. При освещении  $\lambda = 680 \text{ нм}$  процесс достигает максимума через

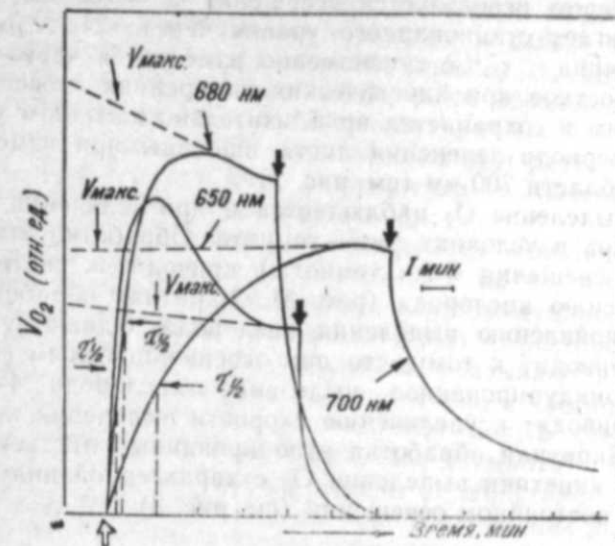


Рис. 1. Кинетические характеристики выделения  $\text{O}_2$  высечками листьев пшеницы (нормальное зеленение) под влиянием монохроматического освещения различными длинами волн

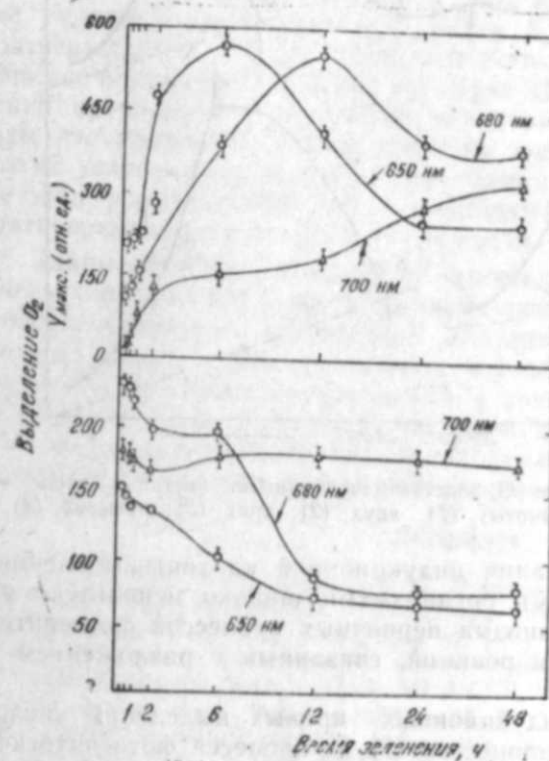


Рис. 2. Максимальная скорость ( $V_{\text{макс}}$ ) и полупериод достижения максимальной скорости ( $\tau_{1/2}$ ) выделения  $\text{O}_2$  высечками листьев пшеницы, зеленеющих в различное время под влиянием монохроматического освещения различными длинами волн

10—12 ч с последующим выходом на стационарный режим, а для случая, в котором используется освещение  $\lambda = 700$  нм, растет монотонно и достигает стационарного уровня через 24 ч зелены (см. рис. 2). Величина  $\tau_{1/2}$  существенно изменяется через 10—12 ч зелены проростков при кинетических измерениях с освещением  $\lambda = 650$  и 680 нм и сохраняется приблизительно на одном уровне в процессе всего периода зелены листа пшеницы при измерениях с освещением в области 700 нм (см. рис. 2).

Раннее выделение  $O_2$  наблюдается и при зелены этиолированных проростков в условиях свет—темнота. Обработка этиолированных листьев (1с освещения +2ч темноты) приводит к светоиндуцированному поглощению кислорода (рис. 3). 2-кратная обработка также не приводит к появлению выделения кислорода. Однако уже 3-кратная обработка приводит к тому, что при освещении белым светом наблюдается светоиндуцированное выделение кислорода. 4- и 5-кратные обработки приводят к увеличению скорости выделения кислорода. Однако даже 5-кратная обработка этиолированных листьев не приводит к появлению кинетики выделения  $O_2$  с характерной индукционной фазой, как при постоянном освещении (см. рис. 3).

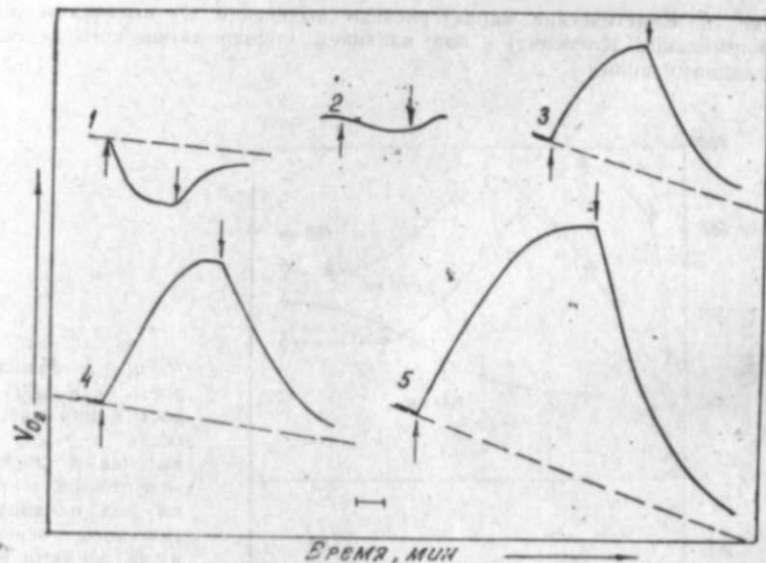


Рис. 3. Кинетика выделения  $O_2$  постэтиолированными листьями после одного цикла (1 с освещения +2 ч темноты) (1); двух (2); трех (3); четырех (4); пяти (5) циклов

Кинетические исследования индукционной картины выделения кислорода фотосинтезирующими организмами широко используются для выяснения природы и механизма первичных процессов фотосинтеза, в особенности для выявления реакций, связанных с разложением воды под действием света.

Сложный характер индукционных кривых выделений кислорода складывается из четырех процессов: 1) из процесса фотосинтетического выделения кислорода; 2) из процесса с фотодыханием; 3), 4) из

двух типов фотостимулированного поглощения кислорода [14]. Каждый из этих четырех процессов имеет различный квантовый выход при освещении различными областями спектра и может приводить к появлению определенной индукционной картины. С другой стороны, в процессе зелены проростков наблюдается образование пула основных форм хлорофилла а, поглощающих при  $\lambda = 680$  нм. Наблюдается рост  $V_{max}$  вплоть до 10—12 ч зелены и резкое падение  $\tau_{1/2}$  в этот же период могут быть результатом включения этих форм в фотосинтетический процесс выделения  $O_2$ .

Результаты экспериментов с освещением этиолированных проростков в режиме свет—темнота указывают на то, что формирование способности к выделению кислорода — светоиндуцированный процесс, требующий, однако, значительных темновых перестроек в мембранах хлоропластов. Более того, эти результаты указывают на существенную роль агрегированных форм Хла в фотосинтезе, в частности, в реакциях связанных с выделением  $O_2$  на освещение белым светом, листьями проростков, зеленеющих в условиях свет—темнота. Как видно (см. рис. 3), кинетика выделения  $O_2$  сходна с кинетикой выделения  $O_2$  при постоянном освещении проростков, содержащих пластиды с первичными тилакоидами, монохроматическим светом с  $\lambda \geq 700$  нм (см. рис. 2). Вероятно, на ранних этапах формирования системы выделения  $O_2$ , роль длинноволновых форм Хла значительно существенней, чем в развитой фотосинтетической структуре. Хорошо известно, что активность фотосистемы, содержащей более длинноволновые формы Хла, проявляются несколько раньше в ходе биогенеза хлоропластов. Раннее участие длинноволновых форм Хла в выделении кислорода подтверждается также и устойчиво регистрируемым  $O_2$  на монохроматическом освещении с  $\lambda > 700$  нм через 15—30 мин непрерывного зелены проростков, содержащих первичные тилакоиды. Можно полагать, что проростки, выращенные на очень слабом свете и имеющие в этих условиях пластиды с одиночными тилакоидами, проходят тот же этап формирования, что и этиолированные проростки, зеленеющие кратковременно в режиме свет—темнота.

Таким образом, не вызывает сомнения тот факт, что процесс биогенеза хлоропластов и формирование системы выделения  $O_2$  сопряжен с последовательным включением различных форм хлорофилла в пигментный аппарат. Это проявляется в различии кинетики выделения  $O_2$  при монохроматическом освещении в ходе зелены проростков, хлоропласты которых находятся на этапе первичных тилакоидов. Более того, последовательность включения различных форм Хла в процессе выделения  $O_2$  зависит от условий зелены формирующихся растений.

#### Литература

1. Абилов З. К., Гасанов Р. А. О раннем образовании длинноволновых агрегированных форм хлорофилла. — Биофизика, 1985, № 5, с. 739—745.
2. Абилов З. К., Абуталыбов М. Г., Гасанов Р. А. О связи возникновения способности к фотосинтезу с изменениями спектральных свойств у зеленеющего этиолированного листа. — Докл. АН АзССР, 1972, т. 28, с. 68—72.
3. Гасанов Р. А., Абуталыбов М. Г. Спектр действия эффекта Эмерсона и взаимодействие фитохимических пигментных систем фотосинтеза высших растений в индукционной фазе. — Докл. АН СССР, 1970, т. 92, № 4, с. 911—914.
4. Гасанов Р. А., Абуталыбов М. Г., Ганиева Р. А. Формы хлорофилла

ла а и природа взаимодействия двух фотосистем фотосинтеза высших растений. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1974, № 4, с. 3—8.

5. Гасанов Р. А., Литвин Ф. Ф. Применение оптической спектроскопии и полярографии для одновременного исследования спектров поглощения листьев растений и спектров действия фотосинтеза. — Материалы I Закавказской конференции по физиологии растений. Баку, Изд-во АН АзССР, 1967, с. 53—56.

6. Красновский А. А., Кособутская Л. М. Спектральное исследование состояния хлорофилла при его образовании в растении и в коллоидных растворах вещества этиолированных листьев. — Докл. АН СССР, 1952, т. 85, № 1, с. 177—182.

7. Литвин Ф. Ф., Беляев О. В., Гуляев В. А., Карнеева Н. В., Синешкоков В. А., Стадничук И. Н., Шубин В. В. Система нативных форм хлорофилла, ее роль в первичных процессах фотосинтеза и развитие в процессе зеленения листьев растений. — В сб.: Хлорофилл. Минск: Наука и техника, 1974, с. 215—218.

8. Литвин Ф. Ф., Синешкоков В. А. Исследование взаимодействия хлорофилла в процессах люминесценции, миграции и фотосинтеза методом спектров действия. — Биофизика, 1967, с. 12—17.

9. Литвин Ф. Ф., Хэ-И-тань. Спектры действия фотосинтеза, эффект Эмерсона и индукционные явления у высших растений. — Физиология растений, 1967, 14, вып. 2, с. 219—230.

10. Akyonoglou G. Development of the photosystem 2 unit in plastids of bean leaves in periodic light. — Arch. Biochem. Biophys., 1977, 183, p. 571—580.

11. Gasanov R. A. Structural and functional relationships of chlorophyll complexes in chloroplast membranes. — 4th Intern. Congr. Photosynth. Abstracts, Reading, 1977, p. 123.

12. Ogawa T., Shibata K. Selective formation of photosystem I under illumination at low intensity. — Plant Physiol., 1973, 29, p. 112—118.

13. Smith J. H. C., French C. S. Relationship between time course, chromatic transient, and enhancement phenomena of photosynthesis. — Plant Physiol., 1960, 35, N 6, p. 963—969.

14. Zeinalov Jn. On the analysis of oxygen induction phenomena in photosynthesizing systems. I. Kinetics of the O<sub>2</sub> evolution in green algae cells. — Studio biophys. 1977, 65: 2227—238.

Р. А. Гасанов, З. К. Эбилов, Р. А. Гасанов

#### ЭТИОЛЛАШДЫРЫЛМЫШ ЧҮЧӘРТИЛӘРНИ ЯШЫЛЛАШМА ПРОСЕСИНДӘ O<sub>2</sub>-НИН АЖРЫЛМА ФОТОСИНТЕТИК СИСТЕМНИН ЕРКӘН ФОРМАЛАШМАСЫ БАГГЫНДА

Этиоллашдырылмыш яшыллашан бугда чүчәртиләрнни мүхтәлиф ишыг режиминдә монохроматик ишыгландырылмасында O<sub>2</sub>-нин ажрылма кинетикасынын мүгајисәли тәдҗиги көстәрди ки, хлоропластын формалашмасы вә оксиген аһран системни әмәлә кәлмәси пигмент апаратына ардычыл оларак мүхтәлиф формалы хлорофилләрн дахил олмасы илә әләгәдәрдыр.

АЗӘРБАҢЧАН ССР ЕЛМЛӘР АКАДЕМИЈАСЫНЫН ХӘБӘРЛӘРИ

Биолокија елмләрә серијасы, 1986, № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР

Серия биологических наук, 1986, № 3

УДК 581.1—632.15

Б. Б. ӘСӘДОВ, Т. МӘДИЈЕВ

#### АРАЛЫГДӘНИЗИ МӘНШӘЛИ БӘЗИ АҒАЧ ВӘ КОЛ БИТКИЛӘРНИН ГАЗАДАВАМЛЫЛЫҒЫ

(Азәрбајчан ССР ЕА Набатат институту)

Биткиләрнн һәјат фәалијјәти вә онлардакы физиоложи процесләрнн нормал истигамәтдә кетмәси үчүн башга харичи амилләрлә јанашы, тәмиз атмосфер һавасынын олмасы мүһүм шәртдир. Мүасир дөврдә тәмиз атмосфер һавасынын олмасы хејли чәтинләшмиш, сәнајенин вә нәг-лијјат васитәләрннн сүр'әтлә артмасы бу шәранти демәк олар ки, арадан чыхармышдыр. Атмосфер һавасынын тәмиз сахланылмасы вә онун чиркләнмәсннн гаршысынын алынмасы Үмүмбәшәри проблемә чеврилмишдир. Башга тәдбирләрдән фәргли оларак атмосфер һавасынын тәмиз сахланмасында биткиләрнн ролу әвәзсиздир.

Тәбиин шәрантдә инкишаф едән биткиләрә харичи мүһит амилләрн билаваситә тә'сир едир. Бу амилләр мәнфи вә мүсбәт оларак биткиләрнн инкишаф фазасынын мүхтәлиф дөврләрнндә мүәјјән дәрәчәдә тә'сир көстәрирләр. Биткиләрнн бој вә инкишафына мәнфи тә'сир едән амилләр чохдур. Бу бахымдан, атмосфер һавасына дахил олмуш зәһәрли градијентләрнн биткиләрә көстәрдији тә'сир чох јахындыр.

Сәнајә мүәссисәләрннн хүсуси гургуларындан атмосфер һавасына чохлу мигдарда зәһәрли маддәләр-газлар, аерозол, бәрк һиссәчикләр вә с. дахил олурлар. һаваја дахил олмуш зәһәрли маддәләр мәншә вә ким-јәви тәркибчә мүхтәлиф олдуғлары кими, онларын чаңлылара, хүсусилә биткиләрә етдикләри тә'сир дә мүхтәлифдир. Биткиләрә чидди тә'сир көстәрән зәһәрли газлар әсасән ики група—турш вә гәләви хассәли маддәләрә бөлүнүрләр. Күкүрд газы вә флорлу маддәләр турш хассәли маддәләр групуна аиддирләр. Адларыны гејд етдијимиз маддәләр биткиләр үчүн јүксәк зәһәрләјичи һесаб едилирләр. Атмосфер һавасына дахил олмуш бу маддәләр әввәлчә биткиләрнн чаваң һүчәјрәләрннә сорулулар, сонрадан исә һүчәјрә вә тохумалардакы сәрбәст су молекулалары һесабына мүхтәлиф гатылығлы туршу әмәлә кәтирирләр. Әмәлә кәлмиш туршунун гатылығы ваһид заман әрзиндә һүчәјрәјә дахил олмуш зәһәрли маддәннн мигдары илә дүз мүтәнасиб оларак узлашыр. Атмосфер һавасынын нәмлији јүксәк олдуғу шәрантдә бу маддәләр «туршу» јағышларыны әмәлә кәтирә билирләр. Белә һал ири сәнајә шәһәрләрнндә дәфәләрлә гејдә алынмышдыр.

Сәнајә мүәссисәләрнн сых олан шәһәрләрнн һавасында күкүрд газы вә флорлу бирләшмәләр, диқәр газлара һисбәтән үстүнлүк тәшкил едилрләр. һаваја дахил олмуш газлар әксәр һалларда сәрбәст галмајыб, һаванын диқәр компонентләрн илә комплекс бирләшмиш мүрәккәб маддәләрә чевриләрәк, торпаға вә биткиләрнн јарпағ сәһнинә дүшүрләр.

Биткиларин жарпаг а'ясиндэ раст кэлдижимиз кирэчлэшмиш өртүк, тоз гаты вэ гурум гејд етдижимиз маддэлэрэ мисал ола билэр.

Мүэссисэлэрин атрафындакы саһэлэрдэ бечарилэн биткилардэ һар һансы бир зэдэләнмэ нишанэлэри диггэти чэлб едэрсэ, бу зэдэнин һансы зәһэрли маддэ тэрэфиндэн јарандығыны сөјлэмэк чэтин олур. Мәһз буна көрө дэ хүсуси шэрантдэ, моделләшдирилмиш тэчрүбэлэрин көмөји илэ, ажры-ажры газларын тэ'сирини, гатылыг һүдүдуну, механики зэдэләнмэнин характерини вэ нәһајет, газларын тэ'сир механизмини ашкар етмэк мүмкүндүр. Тэгдим етдижимиз мәгалэдэ адларыны чэкдижимиз мәсэлэлэри өјрәнмэклэ, бир групп ағач вэ колларын газадавамлылыг хүсусијјэтлэри һагда мә'лумат верилэчэкдир.

### Тэдгигат объектлэри вэ үсүлү

Ағач вэ кол биткиларинни газадавамлылығынын өјрәнилмэси, соң иллэрдэ сәнаје мүэссисэлэринни јашыллашдырылмасындан ирәли кэлмишдир. Тэчрүбэлэримиздэ истифадэ олуиуш биткилар Аралыг дәнизи мәншәли бээк нөвлэридир. Олар Абшерон шэрантиндэ тез инкишаф етмэлэри вэ газадавамлылыг хүсусијјэтлэринэ көрө фэргләнирлэр. Елэ бир сәнаје мүэссисәси тапылмаз ки, онун јашыллыг саһәсиндэ Аралыг дәнизи мәншәли ағач вэ коллар олмасын. Бизим тэчрүбэлэримиздэ колвари жасмин (*J. fruticans* L.): үчтохумлу кнеорум (*C. tricoccum* L.) крым бухурколу (*C. tauricus* Presl): шалфејјарпаг бухүкөл (*C. salvifolius* L.): колвари довшангулағы (*B. fruticosum* L.): олеандр (*N. oleander* L.) вэ зейтун (*Oleum europaea*) нөвлэриндэн истифадэ едилмишдир.

Адларыны чэкдижимиз битки нөвлэринни ики јашлы шитиллэрини һәмми 1 кг торпаг тутан вэ гига элементлэри илэ тә'мин олвиуш дибчәклэр әкәрәк, һәмми 340 м<sup>3</sup> олан хүсуси камералара гојулмушдүр. Камераларын биринэ 5 м<sup>3</sup>; икинчисинэ—10 м<sup>3</sup> вэ үчүнчүсүнэ—15 м<sup>3</sup> гатылығындан күкүрд газы долдурулмушдүр. Камералар сых бағланмыш вэ биткилар 30 дәгигә әрзиндэ күкүрд газы илэ «түстүләндирилмишдир». Бу мүддәтдән сонра камераларын һавасы соручу васитәси илэ харичә ахыдылмышдыр. Дөрдүнчү камера нәзарәтчи камера олдуғундан, орада јерләшдирилмиш биткиларә һеч бир кәнар амил тә'сир етмәмишдир. Күкүрдүн торпагдан дахил олмамасыны нәзәрә алабаг, дибчәкләрдәки минерал гига элементлэри сьрасындан күкүрдү тәчрид етмиш вэ биткилар көк боғазы сәвијјәсиндэ полиетиленлэ өртүлмүшдүр. Күкүрд газынын биткиларин жарпаг органына тә'сир етмәсини әввәлчәдән феноложи мүшаһидә илэ механики зэдэләнмэлэрини нишанэлэрини гејдә алмыш, сонра исә 4—5-чи жарпаглардан нүмүнәләр көтүрүб аналитик анализләр васитәсилә физиоложи-биокимјәви дәјишкликлэрин маһијјәти ајдынлашдырылмышдыр.

Биткиларин флорлу бирләшмэлэрә олан һәссаслығыны ашкар етмэк үчүн кимјәви тәмиз натриум флүорид дузундан истифадэ едилмишдир. Мүхтәлиф гатылыгы натриум флүорид-5 мг л; 10 мг л вэ 15 мг л олмагла үјгун вариантлар үзрә жарпаг сәтһинә чиләнмишдир. Флүорун торпагдан дахил олмамасы үчүн торпаг сәтһи әввәлки тэчрүбэләрдәки гајда үзрә полиетиленлэ өртүлмүшдүр. Сынаг мүддәти (30 дәгигә) кечликдән сонра жарпаг сәтһи бидистилә сүјү илэ јүјүлүр вэ сүзкәк қағыз илэ гүрүдүлүр. Бу әмәлијјатлардан сонра жарпаглардан аналитик анализләр үчүн нүмүнәләр көтүрүлүр. Бу заман жарпагларда нәзәрә чарпаг механики зэдэләнмэлэрин дәрәчәси ге'дә алыныр.

Јарпагларда хлорофил вэ каротиноидлэрин мигдары Годнев (1963) үсули илэ асетон мәһлулуна кечирилмиш вэ СФ-4А ујгун далга узунлуғунда 662 нм; 644 нм вэ 440 нм гејдә алынмыш, гәбул едилмиш дүстүра әсасән мг/л -ифадә едилмишдир. Азотлу маддэлэри тә'јин етмэк үчүн битки материалы гәбул едилмиш гајда үзрә Келдал колбасында јандырылмыш вэ ФЭК—М-дә тә'јин едилмишдир. Гејри-зүлали азотун мигдары үмуми азотлу зүлали азотун фэргиндән һесаблинмышдыр [1, 2].

### Алынмыш нәтичәләр вэ онларын шәрһи

Аралыг дәнизи мәншәли бээк биткиларинни әксәријјәти һәмишә јашыл олдуғларындан вэ тәкамүлчә исти иглим шэрантиндә инкишаф едиклэриндән, Абшерон жарымадасында асанлыгга ујгуулашдығларына көрө јашыллашдырма ишлэриндә кениш мигјасда истифадэ олуиулар. Сәнаје мүэссисэлэринни саһэлэриндә бир нечә нөв Аралыгдәнизи мәншәли бээк биткиларинэ раст кәлмэк олур.

Абшеронун ғышы мүлајим, јајы гуру вэ исти олуб, Аралыгдәнизи иглиминә јахын олдуғундан, оранын ағач вэ коллары үчүн хејли әлвәришлидир. Онларын һәмишәјашыл жарпағы вэ декоратив хүсусијјәтлэринә көрө бээк бағчылығында кениш истифадэ едилмәсинә имкан верир. Бу биткилардән чанлы чәпәр, јашыл һашијә вэ мүхтәлиф бағ формалары јаратмаг мүмкүндүр. Сәнаје мүэссисэлэринни јашыллашдырылмасында Аралыгдәнизи мәншәли биткилар зәһэрли газлара давамлы олмалары илэ дикәр нөвләрдән хејли фэргләнирләр.

Бақы вэ Сумгајат шәһәрлэринни атмосфер һавасыны чиркләнди рән мәнбәләр әксәр һалларда—нефт е'малы, кимја вэ металлуркија сәнајәсинни мүэссисэлэри, нәглијјат васитәлэри вэ с. һесаб едилмәлидир. Һаваја дахил олмуш токсики характерли туллантылар ичәрисиндә күкүрд анһидриди вэ флүорлу маддәләр чохдур вэ онлар бүтүн чанлылара билаваситә, ја да долајы јолла тә'сир едирләр. Абшеронда јерләшән сәнаје мүэссисэлэринни јашыллашдырылмасы мәсәләсиндә ажры-ажры газлара давамлы әләмәти илэ сечилән биткиларин ахтарыб тапылмасы һәлә дә һәлл едилмәмиш галмышдыр. Мәһз буна көрө дә бир чох сәнаје мүэссисэлэринни саһэлэриндә хејли мигдарда јашыллығларын тәләф олмасына раст кәлмэк олур.

Биткиларин газадавамлылыг әләмәтлэри мүхтәлиф нөвләрдә мүхтәлиф дәрәчәдә тәзаһүр едир. Бура морфоложи, анатомик, физиоложи-биокимјәви хассәлэри аид етсәк дә, зәһәрли маддәләрә гаршы давамлылыг хассәсини ашкар етмэк чох чәтиндир. Бу заман һавадакы зәһәрли маддәнин гатылығы, нисби рүтүбәт, күнәш радиасијјасы, күләјин сүр'әти вэ с. еколожи амилләр нәзәрә алынмалыдыр.

Јарпаг сәтһинә дүшмүш зәһәрли маддәнин һүчәјрәјә сорулма интенсивлији, ағызчығларын сајы вэ ачылма дәрәчәси, жарпағын јаш хүсусијјәтлэри вэ морфоложи гурулушу (сәрт, түкчүклә өртүлү олмасы вэ с.), тәнәффүс вэ транспирасија просеслэринни интенсивлијиндән, вэ с. әләмәтләрдән асылы олараг дәјишилә биләр. Јарпаг һүчәјрәсинә дахил олмуш зәһәрли газлар илк нөвбәдә һүчәјрәдәки сәрбәст су молекулалары илэ бирләшир. Бу хүсусијјәт күкүрд анһидриди вэ флорлу бирләшмәләр үчүн чох характерик әләмәтдир. Нәтичәдә мүхтәлиф гатылыгы туршу әмәлә кәлир ки, бунлар да сонрадан һүчәјрә органондлэринә мәнфи тә'сир көстәрир. Әмәлә кәлмиш туршуларын гатылығы ваһид заман әрзиндә һүчәјрәјә дахил олмуш зәһәрли маддәнин мигдары илэ дүз мүтәнасиб узлашыр [3—10].

Жарнаг органында эмэлэ кэлмиш гејри-үзви туршулар хлоропластлара тәсир едир. Туршунун гатылыгы жүксәк олдугда хлоропластарын диварларында механики позунтулар жараныр, грануларын сырасы позулур, күнәш енержиси әввәлки интенсивликлә фотосинтез процесиндә иштирак едә билмир [11]. Фотосинтезин нормал кедиши дәјишир, жарнагларда саралма, солма нишанәләри мејдана чыхыр, хлороз вә некроз әламәтләри ајдын көрүнүр [11, 12, 13].

1-чи чәдвәл

Күкүрд газы тәсириндән ағач вә кол биткиләринин жарнагларында пигментләрин дәјишмәси (мг л-лә)

Нөвләр	Вариантлар	Хл. «а»	Хл. «в»	а+в	а/в	Каротиноид-лар
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	нәзарәтчи	30.2	10.0	40.2	3.0	10.4
		32.0	12.1	44.1	3.0	11.7
		26.4	10.0	36.4	2.6	10.2
		24.5	9.7	34.2	2.7	10.0
		25.0	10.0	35.0	2.5	9.3
		34.4	12.1	46.5	2.6	10.7
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	SO <sub>2</sub> -5 мг/м <sup>3</sup>	24.6	10.2	34.8	2.4	12.1
		22.3	11.9	34.2	2.0	11.4
		18.8	10.1	28.9	1.8	12.3
		20.1	11.3	31.4	1.4	14.1
		20.7	9.6	30.3	2.3	10.7
		29.6	10.3	39.9	2.3	11.0
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	SO <sub>2</sub> -10 мг/м <sup>3</sup>	27.7	10.4	38.1	2.2	11.3
		20.1	10.0	30.1	2.0	14.2
		26.3	12.1	32.4	2.2	16.1
		22.4	11.7	34.1	1.9	15.4
		24.2	11.4	35.6	2.1	14.7
		21.0	9.3	30.3	2.2	11.0
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	SO <sub>2</sub> -15 мг/м <sup>3</sup>	27.8	10.8	38.6	2.7	11.4
		25.4	11.2	36.6	2.2	11.2
		14.7	8.3	23.0	1.8	17.1
		15.3	9.2	24.5	1.6	20.2
		12.4	7.1	19.5	1.7	18.4
		13.2	6.4	19.6	2.0	19.1
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	SO <sub>2</sub> -15 мг/м <sup>3</sup>	16.1	5.0	21.1	3.0	13.6
		22.3	10.0	32.3	2.2	11.3
		23.7	10.3	34.0	2.3	11.7

Сәнаје мүәссисәләринин сәһәсиндә битән Аралыг дәнизи һөвзәсинин биткиләринин жарнагларында баш верән физиоложи дәјишикликләрә дигтәт јетирдикдә ајдын олмушдур ки, зәһәрли газлар онларын жарнагларында олан пигментләрә чидди тәсир кәстәрир (1-чи чәдвәл). Чәдвәлин рәгәмләриндән ајдын көрүнүр ки, күкүрд газы вә натриум флүорид мүхтәлиф нөв биткиләрин жарнагларында хлорофиллин, хүсусилә хлорофил «а»-нын биосинтезинә мәнфи тәсир кәстәрир. Лакин бу

тәсирин күчү мүхтәлиф нөвләрдә мүхтәлиф дәрәчәдәдир. Мүһитдә күкүрд газынын вә флүорун мигдары 5 мг-дан жүксәк олдугда хлорофилләрин мигдары хејли азалыр, зәһәрләјичинин гатылыгы 15 мг олдугда исә пигментләрин мигдары жарнагларда 50—55 фәиз азалмыш олур. Ону да гејд едәк ки, флүорун тәсир шиддәти күкүрд газына нисбәтән даһа жүксәкдир. Бизим тәчрүбәләрдә күкүрд газы вә флүорид тәсириндән каротиноидләрин мигдары нисбәтән артыр. Күман олунур ки, каротиноидләрин чохалмасыны биткиләрин мүдафиа хәссәсинин артмасы илә әлагәләндирмәк олар (2-чи чәдвәл).

2-чи чәдвәл

Натриум флүорид тәсириндән ағач вә кол биткиләринин жарнагларында пигментләрин дәјишмәси (мг л-лә)

Нөвләр	Вариантлар	Хл. «а»	Хл. «в»	а/в	а+в	Каротиноид-лар
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	нәзарәт	30.2	10.0	3.0	40.2	10.4
		32.0	12.1	3.1	44.1	11.7
		26.4	10.0	2.6	36.4	10.2
		24.5	9.7	2.7	34.2	10.0
		25.0	10.0	2.5	35.0	9.3
		34.4	12.1	2.6	46.5	10.7
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	NaF-5 мг/л	32.5	12.0	2.4	44.5	10.0
		19.1	9.7	2.0	28.8	11.2
		20.2	10.4	2.2	30.6	11.4
		22.4	11.8	2.0	34.2	12.6
		23.6	11.7	2.0	35.3	12.4
		20.0	8.3	2.5	28.3	10.3
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	NaF-10 мг/л	32.1	11.2	2.9	43.3	10.0
		31.6	11.0	3.0	42.6	10.2
		16.3	4.1	4.0	20.4	13.0
		19.0	8.4	2.3	27.4	11.7
		17.0	8.2	2.1	25.2	12.0
		18.4	8.1	2.3	26.5	12.4
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	NaF-15 мг/л	19.6	8.4	2.7	28.0	11.0
		30.3	11.7	2.6	42.0	10.7
		29.7	11.4	2.5	41.1	10.3
		14.5	4.0	3.5	18.5	15.0
		17.1	7.0	2.4	24.1	14.2
		17.2	8.7	2.1	25.9	14.4
Колвари жасмин Үчтохумлу кнеорум Крым бухурколу Шалфејјарнаг бухурк. Колвари довшангулагы Олеандр Зејтун	NaF-15 мг/л	17.8	8.3	2.2	26.1	13.2
		19.0	9.6	2.1	28.6	13.0
		28.7	11.6	2.4	40.5	12.0
		28.3	11.2	2.5	39.5	11.6

Тәчрүбәләрдән ајдын олмушдур ки, Аралыг дәнизи һөвзәсинин биткиләри ичәрисиндә олеандр, зејтун, үчтохумлу кнеорум, шалфејјарнаг бухурколу вә колвари довшангулагы нөвләри зәһәрли маддәләрә мүәјјән дәрәчәдә давамлы нөвләрдир. Чүнки, онлара жүксәк гатылыгы ток-сикантларла тәсир етдикдә белә хлорофилләрин мигдары хејли стабил вә жарнагларда зәдәләнмә әламәтләри нәзәрә чарпмыр, векетасијанын

Күкүрд газы вә натриум флуорид тә'сириндән жарпагларда азотлу маддәләрин мигдары (%-лә)

Нөвләр	Вариантлар	Азотун формалары		
		үмуми	зүлали	гејри-зүлали
Колвари жасмин	Jokлама	2.51	2.00	0.51
Үчтохумлу кнеорум		2.40	1.98	0.42
Крым бухурколу		2.80	2.20	0.60
Шалфејјарпаг бухурколу		2.51	2.08	0.43
Колвари довшангулагы		1.90	1.52	0.38
Олеандр		2.75	2.32	0.33
Зејтун	2.80	2.41	0.39	
Колвари жасмин	SO <sub>2</sub> —5 мг/м <sup>3</sup>	2.17	1.59	0.68
Үчтохумлу кнеорум		1.80	1.48	0.32
Крым бухурколу		2.21	1.83	0.38
Шалфејјарпаг бухурколу		2.00	1.75	0.25
Колвари довшангулагы		1.91	1.57	0.34
Олеандр		2.55	2.18	0.37
Зејтун	2.60	2.21	0.39	
Колвари жасмин	SO <sub>2</sub> —15 мг/м <sup>3</sup>	2.00	1.35	0.65
Үчтохумлу кнеорум		2.10	1.58	0.52
Крым бухурколу		2.00	1.40	0.60
Шалфејјарпаг бухурколу		1.95	1.33	0.62
Колвари довшангулагы		1.76	1.16	0.60
Олеандр		2.17	1.87	0.40
Зејтун	2.20	1.80	0.40	
Колвари жасмин	SO <sub>2</sub> —10 мг/м <sup>3</sup>	1.70	1.00	0.70
Үчтохумлу кнеорум		1.83	1.23	0.60
Крым бухурколу		1.75	1.05	0.67
Шалфејјарпаг бухурколу		1.67	1.00	0.67
Колвари довшангулагы		1.90	1.40	0.50
Олеандр		1.85	1.31	0.54
Зејтун	1.73	1.12	0.61	
Колвари жасмин	NaF—5 мг/л	2.00	1.32	0.68
Үчтохумлу кнеорум		1.95	1.57	0.38
Крым бухурколу		2.25	1.82	0.33
Шалфејјарпаг бухурколу		2.07	1.70	0.37
Колвари довшангулагы		1.85	1.47	0.38
Олеандр		2.57	2.00	0.57
Зејтун	2.35	1.94	0.41	
Колвари жасмин	NaF—10 мг/л	1.72	1.02	0.70
Үчтохумлу кнеорум		1.90	1.38	0.52
Крым бухурколу		1.87	1.27	0.60
Шалфејјарпаг бухурколу		1.75	1.25	0.50
Колвари довшангулагы		1.80	1.37	0.43
Олеандр		2.09	1.59	0.50
Зејтун	2.00	1.48	0.52	
Колвари жасмин	NaF—15 мг/л	1.55	0.83	0.72
Үчтохумлу кнеорум		1.60	1.00	0.60
Крым бухурколу		1.64	1.07	0.57
Шалфејјарпаг бухурколу		1.70	1.22	0.58
Колвари довшангулагы		1.77	1.22	0.55
Олеандр		1.82	1.42	0.40
Зејтун	1.70	1.36	0.34	

сонун гәдәр физиоложи просесләр нормал сәвијјәдә кечир. Биткиләрин физиоложи просесләринин нормал кетмәси онларда зүлалларын синтезинин жүксәк сәвијјәдә олдуғуну бир даһа тәсдиг едир (3-чү чөдвөл).

Биткиләрин жарпагларында азотлу маддәләрин, хусусилә зүлалларын мигдары күкүрд газы вә натриум флуоридин гатылығы артдыгча хејли дәјишилик, бу дәјишилик азалан истигамәтдә баш верир. Лакин зүлалларын биосинтези вә топланмасы, нөвләрин биоложи хусусијјәтиндән асылы олараг мүүјјән дәрәчәдә фәргләнир. Гејд етмәлијик ки, зүлалларын синтезинә флуорун мәнфи тә'сири күкүрдә нисбәтән даһа чидди олуб, биткиләрин бој вә инкишафыны хејли ләнкидир.

Бәлли олмушдур ки, биткиләри жүксәк гатылығы күкүрд газы илә «түстүләндирдикдә» вә жарпаглара натриум флуорид чиләдикдә жарпагларда характерик зәдәләнмә әләмәтләри ашқара чыхыр. Зәдәләнмә әләмәтләри нисбәтән газадавамлы һесаб етдијимиз нөвләрдә хлороз вә некроз формасында ашқар олдуғу һалда, давамсыз нөвләрдә исә хырда адачылары хатырладан јаныглар формасындадыр. Әсас синтезетмә саһәсинин азалмасы нәтичәсиндә һәм пигментләрин, һәм дә зүлалларын мигдары кәскин азалыр. Тә'сиредичинин арасы кәсилмәдикдә исә жарпаглар тамамилә гурујур.

Чөдвәлдәки рәгәмләрдән көрүнүр ки, күкүрд газы вә натриум флуоридин гатылығы чоһалдыгча жарпагларда гејри-зүлали азотун мигдары хејли артыр. Әлбәтдә бу артым илк нөвбәдә зәһәрли маддәләр тә'сириндән зүлалларын гидролизи илә әләгәләндирилмәлидир. Гејри-зүлали азотун мигдарынын артмасы давамсыз нөвләрдә бизим тәчрүбәләримиздә—колвари жасминин жарпагларында даһа ајдын көрүнүр.

Зәһәрли газлар тә'сириндән ашқар олмуш механики зәдәләнмәләр көрүнән зәдәләнмәләрдир. Лакин битки һүчәјрәләриндә баш вермиш кизли зәдәләнмәләр исә физиоложи просесләрин кедишиндә-биокимјәви мүбадилә просесләриндә ашқар етмәк мүмкүндүр. Әлдә етдијимиз нәтичәләр бу мүлаһизәләри тамамилә тәсдиг едир.

Нәтичәләр әсасында белә бир фикри сөјләмәк јеринә дүшәрди. Зәһәрли газлар биткиләрин һәссаслығы мүхтәлиф олдуғундан, онларда баш верән физиоложи просесләр дә мүхтәлиф сәвијјәдә позулур. Истифадә етдијимиз нөвләр ичәрисиндә зејтун, олеандр, колвари довшангулагы вә шалфејјарпаг бугурколу жүксәк газадавамлы; үчтохумлу кнеорум вә крым бухурколу орта газадавамлы; колвари жасмин исә газа давамсыз група аид едилә биләр. Јүксәк вә орта давамлы нөвләри Бақы вә Сумгајыт шәһәрләринин сәнајә мүүәссисәләри фәалијјәт кәстәрән саһәләрдә јашыллыг ишләри апараркән истифадә едилә биләрләр.

#### Әдәбијат

1. Годнев Т. Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении.—Минск: Изд. АН БССР, 1963, с. 200—212.
2. Васильева В. Е. Количественное определение пигментов. — В кн.: Методы биохимического анализа растений. Л., Изд. Ленингр. ун-та, 1978, с. 97—101.
3. Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения. — Киев: Наукова думка, 1978, с. 3—226.
4. Илькун Г. М. Методы повышения устойчивости растений к атмосферным загрязнителям. — В кн.: Зеленое строительство в степной зоне УССР. Киев, 1970, с. 154—161.
5. Илькун Г. М., Миронова А. С. Ассортимент растений для озеленения промышленных территорий Украины.—В кн.: Интродукция и акклиматизация растений на Украине. Киев, 1968, с. 249—254.

6. Илькун Г. М., Мотрук В. В. Физиолого-биохимические нарушения растений, вызываемые атмосферными загрязнителями. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, 1968, с. 75—88.

7. Илькун Г. М., Мотрук В. В. Биологическая защита воздуха от промышленных выбросов. — В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. Киев, 1973, с. 61—63.

8. Илькун Г. М., Мотрук В. В. Поглощение растениями фтора из воздуха вблизи алюминиевых предприятий. — Уч. зап. Перм. ун-та. Пермь, 1975, № 335, с. 103—112.

9. Илькун Г. М., Мотрук В. В. Накопление и передвижение фтористых соединений в почвах. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, 1976, с. 82—85.

10. Илькун Г. М., Мотрук В. В., Канивец В. И. Принципы подбора растений для озеленения промышленных предприятий. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, 1976, с. 164—167.

11. Деслер Х. Г. Влияние загрязнений воздуха на растительность. — М.: Лесная промышленность, 1981, с. 5—135.

12. Хоменко А. Д. Серное питание и продуктивность растений. — К.: Наукова думка, 1983, с. 3—30.

13. Деревья и кустарники СССР. — М.—Л., 1958, т. IV, с. 493—494, 827—828; 1960, т. V, с. 189—190, 228—229.

Г. Г. Асадов, Т. А. Мехтиев

#### ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ ИЗ ФЛОРЫ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ

Исследованы некоторые декоративные растения из флоры Средиземноморья (жасмин кустарниковый, клеорум трехзерный, ладанник крымский и шалфеелистный, олеандр и маслина) на чувствительность к загрязнителям атмосферы, в частности, сернистого ангидрида и фтористых соединений. Сернистый газ вносили в специальные камеры из расчета 5; 10 и 15 мг/м<sup>3</sup> после сжигания чистой серы в кислородном потоке, фтористые соединения — в виде фторида натрия (5; 10 и 15 мг/л); после приготовления растворов опрыскивались 5—6 листьев.

Установлено, что сернистый газ и фторид натрия в определенной степени оказывают отрицательное действие на биосинтез пигментов, в частности хлорофилла а и в, и накопление белковых соединений в листьях изученных видов. Причем токсическое действие фторида сильнее, чем сернистого ангидрида. Выявлено, что среди опытных растений наиболее чувствительным к токсическим соединениям является жасмин кустарниковый, который и оказался неустойчивым к ним. Клеорум трехзерный и ладанник крымский среднеустойчивы; высокоустойчивыми оказались олеандр, маслина, володушка кустарниковая и ладанник шалфеелистный.

Высокоустойчивые и среднеустойчивые породы нами рекомендованы для озеленения промышленных территорий гг. Баку и Сумганта.

УДК 633.82/88.

А. Н. АЛЕСКЕРОВА, С. В. СЕРКЕРОВ

#### СЕСКВИТЕРПЕНОВЫЕ ЛАКТОНЫ ПОЛЫНИ ПУЧКОВАТОЙ, П. НАХИЧЕВАНСКОЙ И П. КОЛОСОНОСНОЙ

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР

Исследованы сесквитерпеновые лактоны полыни пучковатой, п. нахичеванской, и п. колосоносной. Из п. пучковатой выделен и идентифицирован аустрицин. Каждый из последних двух видов полыни содержит α-β-сантонины.

ИК-спектры сняты на приборе UR-20 в вазелиновом масле, ЯРМ-спектры — на спектрометре VarianNA-100 D. Химические сдвиги даны по α-шкале. Внутренний стандарт — тетраметилсилан.

Полынь пучковатая (*Artemisia fasciculata* Bleb.) в отличие от «Флоры Азербайджана» [5], во «Флоре СССР» [6] приводится под названием *A. incana* (L.), хотя род *Artemisia* в обеих флорах обработал П. П. Поляков.

Полынь пучковатая относится к секции *Artanacetum* (*Rzazade*) Poljak, подрода *Artemisia* L. [6].

Как известно, качественный состав сесквитерпеновых лактонов полыней зависит от почвенно-климатических условий произрастания. Например, из экземпляров *Artemisia verlotorum* Lamotta, произрастающих в Австралии, выделен эвдесманолит тауремизин, а из западно-европейских экземпляров — гермакранолит артеморин, верлотерин и ангидроверлотерин [7]. То же было установлено при изучении сесквитерпеновых лактонов из *A. tridentata* Nutt. ssp. *tridentata* [8].

Поскольку из *A. incana* (L.), произрастающей в других экологических условиях, выделен гвайанолид аустрицины [3], мы исследовали сесквитерпеновые лактоны *A. fasciculata* Bleb. (*A. incana*), собранной в окрестностях с. Шоначала Лерикского района.

Надземную часть растения дважды экстрагировали ацетоном методом настаивания при комнатной температуре, каждый раз в течение трех дней. Экстракты объединяли, отфильтровывали, отгоняли. Выход экстрактивных веществ — 4,9%.

При хроматографировании на колонке с нейтральной окисью алюминия из полученной смолы выделено кристаллическое вещество состава C<sub>15</sub>H<sub>18</sub>O<sub>4</sub> и т. пл. 150—152° (из этанола). В ИК-спектре его имеются полосы поглощения гидроксильной группы (3290—3550 см<sup>-1</sup>), СО-группы лактонного цикла (1772 см<sup>-1</sup>), СО-сопряженной кетонной группы (1690 см<sup>-1</sup>), и сопряженных двойных связей (1640, 1620 см<sup>-1</sup>).

Присутствие сопряженной системы в молекуле исследуемого лактона подтверждают данные УФ-спектра (λ<sub>макс</sub> — 255 нм, lg ε — 4,12).

Ацетилирование соединения приводит к моноацетату состава C<sub>17</sub>H<sub>20</sub>O<sub>5</sub> т. пл. 193—194° (из смеси гексан—хлороформ), в ИК-спек-

ре которого найдены максимум 1790 (СО- $\gamma$ -лактонного цикла), 1750 (СО-ацетильной группы), 1695 (СО-сопряженной кетонной группы), 1642, 1625  $\text{см}^{-1}$  (сопряженные двойные связи). УФ-спектр имеет максимум при 254 нм,  $\lg \epsilon = 4,142$ , характерный для сопряженной системы.

Сравнение физико-химических свойств и ИК-спектров выделенного лактона и его ацетата с таковыми аустрицина [3] и матрикарина [4], соответственно, показало на их идентичность. Смешанная проба вещества с достоверным образцом аустрицина депрессии температуры плавления не дает.

Полынь нахичеванская (*A. nachitschevanica* Rzazade) и п. колосоносная (*A. spicigera* C. Koch.) относятся к подроду *Seriphidium* (Bess.) Rony [6].

Ранее из полыни нахичеванской был выделен  $\beta$ -сантонин [1]. Этот вид принадлежит к числу спорных [5]. Для решения вопросов систематики используя качественный состав сесквитерпеновых лактонов, мы провели дополнительные исследования сесквитерпеновых лактонов этого вида. Путем хроматографирования на колонке с окисью алюминия из надземной части растения вышеприведенным методом (выход 5,35%) кроме  $\beta$ -сантонина ( $\text{C}_{15}\text{H}_{18}\text{O}_3$ , т. пл. 216—128°) выделено вещество ( $\text{C}_{15}\text{H}_{18}\text{O}_3$ , т. пл. 170—171° (из этанола). ИК-спектр его обнаруживает полосы поглощения СО-группы- $\gamma$ -лактонного цикла (1780  $\text{см}^{-1}$ ), СО-группы сопряженной кетонной группы шестичленного цикла (1670  $\text{см}^{-1}$ ) и двойных связей, сопряженных кетонной группой (1640, 1620  $\text{см}^{-1}$ ).

В спектре ЯРМ<sup>1</sup>Н исследуемого лактона найдены дублет вторичной метильной группы с центром 1,25 м. д. ( $J=6$  Гц,  $\text{CH}_3-\text{CH}<$ ), синглет ангулярной метильной группы 1,32 м. д. ( $\text{CH}_3-\overset{1}{\underset{1}{\text{C}}}$ ), дублет винилметильной группы при 2,10 м. д. ( $J=1,5$  Гц,  $\text{CH}_3-\overset{1}{\underset{1}{\text{C}}}=\text{C}$ ). Лактонный протон соединения в спектре проявляется в виде дублета, указывая на спин-спиновое взаимодействие только с одним вицинальным протоном при 4,80 м. д. ( $J=10$  Гц).

Кроме того, в спектре имеются два дублета, принадлежащие двум опефиновым протонам (при 6,2 и 6,7 м. д.,  $J=10$  Гц).

На основании приведенных данных, а также сравнения ИК- и ЯМР-спектров исследуемое соединение идентифицировано как  $\alpha$ -сантонин. Смешанная проба сравниваемых образцов депрессии температуры плавления не дает.

Из полыни колосоносной ранее были выделены  $\alpha$  и  $\beta$ -сантонин [2]. Кроме того, по данным авторов работы [2], в эфирном масле полыни колосоносной содержание камфоры доходит до 85%. Газожидкостный хроматографический анализ эфирного масла показал, что содержание камфоры соответствует 48%. Поэтому мы изучали сесквитерпеновые лактоны полыни колосоносной. Из этого вида нами выделены и идентифицированы  $\alpha$  и  $\beta$ -сантонин.

#### Литература

1. Аббасов Р. М., Исмаилов Н. М., Рыбалко К. С. О лактонах и видовой самостоятельности нахичеванской полыни. — Докл. АН АзССР, 1963, т. 19, № 2, с. 43.
2. Аббасов Р. М., Исмаилов Н. М., Рыбалко К. С. Состав лактонов полыни колосоносной. Динамика накопления лактонов, эфирных масел и «фенолов» и их взаимосвязи. — В сб.: Вопросы экспериментальной ботаники, 1965, с. 5.

3. Ревазова Л. В., Чугунов П. В., Пакали Д. А. Деацетилматрикарин из *Artemisia incana* — Химия природных соединений, 1970, № 3, с. 372.

4. Рыбалко К. С., Баньковский А. И., Шейченко В. И. Природные сесквитерпеновые лактоны — В кн.: Лекарственные растения. Тр. ВИЛАР. М.: Колос, 1969, с. 168.

5. Флора Азербайджана. — Баку: Изд. АН АзССР, 1961, т. VIII, с. 308.

6. Флора СССР. — М.—Л.: Изд. АН СССР, 1961, т. XXVI, с. 425.

7. Geissmann T. A., Lee K. H. Sesquiterpene lactones of *Artemisia*: artemorin and dehydroartemorin (anhydroerythrolotin). — *Phytochemistry*, 1971, v. 10, N 2, p. 419.

8. Shafizadeh F., Rhadano N. R., Morris M. S., Kelsey R. G., Khanna S. N. Sesquiterpene lactones of big sagebrush. — *Phytochemistry*, 1971, v. 10, N 11, p. 2745.

А. Н. Элэскэрова, С. В. Сэркэров

#### ДЭСТЭЛИ, НАХЧЫВАН ВЭ СУМБУЛВАРИ ЈОВШАНЛАРЫН СЕСКВИТЕРПЕН ЛАКТОНЛАРЫ

Мағаләдә үч јовшан нөвүнүн (дәстәли, нахчыван вә сумбулвари) сесквитерпен лактонлары хроматографија јолу илә фәрди алынмасындан бөлс едилир.

Дәстәли јоваш нөвүндән туркиби  $\text{C}_{15}\text{H}_{18}\text{O}_4$  вә ә. д. 150—152° олан сесквитерпен лактон алынмыш вә аустрицинә ејниләшдирилмишдир. Галан һәр ики нөв јовшандан  $\alpha$  ( $\text{C}_{15}\text{H}_{18}\text{O}_3$  ә. д. 170—171°) вә  $\beta$ -сантонин ( $\text{C}_{15}\text{H}_{18}\text{O}_3$ , ә. д. 216—218°) алынмишдир.

УДК 581.8

З. А. НОВРУЗОВА, М. А. ШИХИЕВА

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ  
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *Lythraceae* Jaume.**

*Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР*

Анализ результатов онтогенетического исследования и изучения органов в дефинитивном состоянии представителей подтрибы *Lagerstroemineae* L. семейства *Lythraceae*—*Lawsonia inermis* L. и *Lagerstroemia indica* L. выявили диагностические признаки, показывающие на филогенетическую близость, но различие их экологической природы, способствующие интродукции этих растений в Азербайджане первого (хны) в виде однолетнего, второго — многолетнего растения.

Морфологические данные в широком смысле являются важными в систематике и филогении растений. М. Голенкин [3] утверждал, что решающую роль в победе цветковых растений сыграли их вегетативные органы, наиболее приспособленные к сухости и яркому освещению.

В этой связи считаем возможным анализировать результаты онтогенетического и сравнительно анатомо-морфологического исследования представителей *Lythraceae* — *Lawsonia inermis* и *Lagerstroemia indica*.

По данным Engler [11], Koehe в 1891 г., приводя только характеристику генеративных органов двух родов и видов семейства *Lythraceae*—*L. inermis* и *L. indica*, включил их в трибу *Lagerstroemineae*.

Для целей систематики и филогении, характеристики онтогенетического развития вегетативных и генеративных органов, выявления диагностических признаков, установления экологической природы, возможности широкого распространения, а также с экономической и эстетической точек зрения нами проводились анатомо-морфологические исследования вегетативных и генеративных органов *L. inermis* и *L. indica*. Изучались закономерности строения и развития анатомических и морфологических признаков вегетативных органов, путей и направлений их специализации, эколого-анатомические признаки на раннем этапе их развития и у зрелых экземпляров, степень их структурной специализации, адаптационные возможности и др.

Для каждого вида были изучены морфолого-анатомические особенности плодов и семян, возрастные состояния виргинального периода — проростка, ювенильного и иматурного этапов, продолжительности функционирования семядолей, темп роста листо- и побегообразования продолжительность иматурного этапа, показывающего степень подготовки растения к переходу в генеративное состояние, генератив-

ный период развития, анатомическое строение вегетативных органов разных возрастных этапов, строение многолетнего стебля или ствола и анатомия древесины.

Объектами исследования послужили семена и растения *L. inermis* и *L. indica* в виргинальном и генеративном состоянии, в процессе роста и развития до зрелого состояния, а также вегетативные и генеративные органы в дефинитивном состоянии. Семена были посеяны в оранжерейных условиях. Проводились наблюдения над ростом и развитием. По мере развития растения, формирования семядолей и первых настоящих листьев брались образцы для морфолого-анатомического анализа. Последующие фенологические наблюдения и фиксация образцов продолжались на открытом грунте. Микроскопические срезы и препарирование проводились по специальной методике Прозина [6]. Анатомическое строение изучено методами Яценко-Хмелевского [9], Гзырян, [2], Анели [1], Гуленкова [4] и др.; исследование пыльцы по методу Смольяниновой и Голубковой [7] и др.

Исследования плодов и семян *L. inermis* и *L. indica* показали, что плоды сухие, вскрывающиеся; у первого плод состоит из 4-х сросшихся плодolistиков, у второго — из 6—7; количество семян соответственно 20 и свыше и до 30 у второго; форма плода шаровидная (5×5 мм) у хны и овальная (13×9 мм) у лагерстреми. Семена *L. inermis* 2×1,5; у *L. indica* — 4×3 мм; по бокам семян лагерстреми имеются крыловидные выросты. На поперечном срезе у обоих видов отчетливо выделяются слои перикарпия (экзо-, мезо- и эндокарпий); толщина спермодермы у первого 12—13, у второго — 10—11 слоев клеток. У хны наружный и внутренний интегументы состоят из тонкостенных клеток, число слоев клеток наружного интегумента — 4—6. У лагерстреми внутренний интегумент состоит из клеток с утолщенными стенками, наружный из 6 слоев тонкостенных клеток. Итак, тонкостенные клетки интегументов и эпидермальных клеток характерны для первого, наличие более или менее утолщенных клеток интегументов и эпидермы для второго вида. Таким образом, выявленные данные характеризуют *L. inermis* по строению плодов и семян мезоморфным, а *L. indica* относительно ксероморфизированным. Наличие двух семядолей и редукция эндосперма показывают на эволюционную продвинутость семян обоих видов. Анатомическое строение органов зародышей однотипно.

В результате исследования проростков *L. inermis* и *L. indica* отмечено, что у первого возрастное состояние проростка (от прорастания семян до появления первого настоящего листа) длится 19 дней, у второго — 12 дней. Форма семядолей хны ланцетовидная, у лагерстреми — мечевидная. Гипокотиль удлиняется активно у первого за 24, у второго — за 64 дня.

Ювенильный этап (от появления первого настоящего листа до начала закладки пазушных почек) у *L. inermis* длится 40 дней, у *L. indica*— 43 дня. Этот этап характеризуется листообразованием и ростом гипокотыля. Длина пластинки листа у первого 30, у второго — 10 мм, ширина — 10 и 1 мм, соответственно. Форма листа в онтогенезе не меняется, в конце ювенильного этапа у первого ланцетовидная, у второго приобретает линейную форму.

Анатомическое строение мезофилла семядолей хны гомогенного

типа, у лагерстремии сначала гомогенного, спустя 20 дней наблюдаются очень низкие палисадные клетки под верхней эпидермой; у первого верхние эпидермальные клетки почти в два раза больше нижних, у второго незначительно превышают нижние.

У первой пары настоящих листьев у обоих видов отмечаются низкие клетки палисадной ткани под верхней эпидермой. Первые листья хны функционируют до конца вегетации, у лагерстремии в начале иматурного этапа наблюдается отмирание первых листьев.

Таким образом, у обоих видов мезофилл первой пары листьев с низкими палисадными клетками — дорсовентрального типа, в стадии оформления находится эпидерма, паренхимный вырост листа, гипокотиль.

Иматурный этап (от начала закладки пазушных почек до появления первого бутона) у *L. inermis* длится 45 дней, у *L. indica* — 70 дней. На этом этапе растения утрачивают семядольные листочки и характеризуются листо- и побегообразованием. У *L. indica* отмечен более высокий темп побегообразования.

Отмечены изменения в анатомических признаках листьев иматурного возраста. У *L. inermis* в начале этого этапа мезофилл характеризуется одним слоем палисадной ткани из относительно низких палисадных клеток, затем отмечается некоторое их удлинение и переходные клетки. До конца этого этапа у листьев формируются все признаки этого вида. К середине этапа почти сформировано анатомическое строение стебля и корня.

У *L. indica* к середине иматурного этапа палисадные клетки удлинились и сузились, располагаются относительно рыхло и отмечаются слизевые клетки под эпидермой между палисадными клетками. Такие же клетки, значительно меньше в количестве, наблюдаются под нижней эпидермой. По мере дальнейшего развития листа увеличивается количество слизевых клеток, сформировывается палисадная ткань в 3—4 слоя и по одному слою слизевых клеток под верхней и нижней эпидермой. На этом этапе наблюдается формирование губчатой ткани, утолщение наружных стенок эпидермальных клеток, строение medianной жилки с проводящим пучком.

Таким образом, анатомические признаки пластинки листа *L. inermis* и *L. indica* подвергаются изменению в процессе онтогенеза, которые отражают процесс исторического развития этих растений. Сравнительно-анатомический анализ пластинки семядольных и настоящих листьев представителей двух родов подтрибы Lagerstroemiae показал единый мезоморфный исходный тип. В дальнейшем развитии у обоих видов выработана ксероморфизация и специализация анатомических признаков листовой пластинки, однако относительно высокая специализация отмечена у *L. indica* (плотное сложение тканей, слизевые клетки, высокий коэффициент палисадности, трихома, мелкоклеточность и др.).

В строении черешка, как наиболее константный и имеющий большое сходство с первичным строением, у исследуемых видов отмечено сходство в гистологической части. Различия состоят в том, что черешок хны на поперечном срезе отличается суженной формой и скоплением в группы окрашенных паренхимных клеток в двух боковых вы-

ростах и на границе между флоэмой и мезодермой. Особо следует отметить общность этих видов в сходстве проводящей системы с разрывом в абаксильной части листа, относящийся к продвинутому, тогда как кольцеобразное замкнутое очертание проводящей системы черешка считается более древней, примитивной.

Одним из таксономических признаков является строение узла. Изучено строение узлов и установлен идентичный тип строения узла — однолакунный, однопучковый, относящийся к продвинутому типу строения лакун.

Важными диагностическими признаками являются признаки вегетативных органов растений в дефинитивном состоянии. Систематическое и эволюционное значение анатомии древесины установлено и подтверждено Яценко-Хмельевским [10], Тахтаджян [8] и др., что связано с относительной консервативностью этой ткани.

Детальные исследования анатомии древесины каждого из изученных видов и их сравнения показали, что сходными анатомическими признаками древесины являются строение коровой части (перидерма, пластинчатая колленхима, механическая ткань из мелких островков и др.), сосуды с простыми перфорациями, преимущественно однорядные древесинные лучи гомогенные и квадратно-гомогенные и др.). Различия — тенденция к кольцесосудистости, наличие скудно-вазичентрической паренхимы, являющиеся признаками, выработанными под влиянием сухости. Как видно, *L. indica* наиболее адаптирована к сухости.

Цветки *L. inermis* и *L. indica* обоеполые, собраны в соцветия типа сложной кисти, соцветия образуются на верхушках побегов, чашечка актиноморфная. Различаются цветки количеством чашелистиков, размерами лепестков, расположением и количеством тычинок и плодolistиков. Пыльцевые зерна отличаются размерами: у хны —  $17,1 \times 15,6$  мкм, у лагерстремии —  $39,1 \times 39,8$  мкм для короткотычиночных и  $34,7 \times 32,0$  мкм для длиннотычиночных. Фертильность пыльцы хны — 60—78%, лагерстремии для короткотычиночных — 75,5%, а длиннотычиночных — 68,4%.

На основе исследований индийских эмбриологов и нашей общая структура и форма семязпочки *L. inermis* сходна со структурой семязпочки *L. indica*. Часто в семязпочке *L. inermis*, как и у *L. indica*, две археспориальные клетки развиваются до стадии мегаспоры материнской клетки и реже до стадии зародышевого мешка. Полностью сформированный зародышевый мешок 8-ядерный.

Обобщая результаты анализа онтогенетического исследования двух родов *Lawsonia* и *Lagerstroemia*, включенные в подтрибу Lagerstroemiae, можно отметить: по строению плодов и семян различия в структуре, главным образом, сводятся к мезоморфной структуре *Lawsonia inermis* и ксероморфной *Lagerstroemia indica*; по возрастным состояниям проростки *L. inermis* и *L. indica* различаются относительно коротким сроком развития проростка (у хны — 19 дней, у лагерстремии — 12 дней) продолжительностью ювенильного периода (у хны — 40, у лагерстремии — 43 дня, формами и размерами семядолей; семядольные листочки у исследуемых видов характеризуются гомогенным (мезоморфным) или примитивным) типом мезофилла и этот тип у *Lawsonia inermis* сохраняется до раstra-

чивания семян, тогда как у *L. indica* еще на раннем этапе онтогенеза происходит дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую ткани.

В начале имматурного этапа оба вида характеризуются дорсовентральным строением с низким коэффициентом палисадности. К концу этапа формируются типы мезофилла, характерные для каждого вида, различаясь числом слоев палисадной ткани (*L. inermis* — 2—3, *L. indica* — 3—4 слоя); кроме того, у *L. indica* под верхней и нижней эпидермой наблюдаются слизевые клетки, относящиеся к ксероморфным признакам. Эпидермальные клетки медианной жилки у *L. indica* с выростами в виде одноклеточных простых волосков. Все приведенные признаки, а также плотное строение и мелкоклеточность пластинки листа *L. indica* характеризуют этот вид ксероморфным.

Тип строения узла сходный у обоих видов — однолакунный однопучковатый, что относится к продвинутым, однако у *Lagerstroemia indica* этот тип узла формируется несколько раньше (под семядольными листочками), что также связано с относительной ксероморфностью *L. indica*.

Анатомическое строение коровой части побега у обоих видов сходно. Признаки строения древесины в основном сходны, за исключением некоторой тенденции к кольцесосудистости и наличия скудной вазоцентрической паренхимы, вероятно, выработанные в процессе исторического развития, в связи с сухостью и интенсивной инсоляцией.

Резюмируя, считаем возможным отметить: онтогенетические исследования и изучение органов в дефинитивном состоянии *Lawsonia inermis* и *Lagerstroemia indica* позволили выявить диагностические признаки, которые определяют критерии для таксономии и филогении, при этом строение вегетативных органов исследуемых видов по основным анатомическим признакам проявили сходство.

Выявленные различия в признаках строения плодов и семян в процессе развития проростка, ювенильном и имматурном этапах, в строении пластинки, черешка, древесины указывают на сходное мезоморфное происхождение исследуемых видов: однако в процессе исторического развития у *L. indica* в результате адаптационной эволюции под влиянием засушливых условий среды была выработана более сильная ксероморфизация, чем *L. inermis*. В результате эти виды различаются определенным для каждого рода и вида соотношением сохранившихся мезоморфных (гомогенный мезофилл семян, относительно низкий коэффициент палисадной ткани у настоящих листьев, апотрахеальная паренхима древесины и др.) и выработанных ксероморфных признаков (редукция эндосперма, слизевые клетки в мезофилле листа, трихома, разрыв в проводящей системе черешка, однолакунный тип узла, перидерма, сосуды с простыми перфорациями, квадратно-гомогенные лучи и др.).

В результате у *L. indica* отмечено значительно больше ксероморфных признаков, чем у *L. inermis* на основе которого *L. indica* оказалась наиболее пластичной (Новрузова [5]) с высокими адаптационными возможностями. Вероятно, эта биологическая особенность явилась одним из факторов приспособления *L. indica* к сухим субтропическим условиям Апшерона, где произрастает как в виде кустарника, так и многолетних деревьев.

Предполагаем, что интродукция хны в условиях Азербайджана в виде однолетнего растения связана с наличием преимущественно мезоморфных признаков в сочетании со слабо ксероморфизированными признаками вегетативных органов.

Результаты исследования показывают на филогенетическую близость этих родов. Различия между представителями рассмотренных родов относятся преимущественно к их экологической природе. Отсутствие существенных различий в анатомо-морфологических особенностях видов в их онтогенетическом развитии позволяет ставить вопрос о пересмотре систематического статуса этих родов, и возможно, объединения их в один род.

#### Литература

1. Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений: Автореф. дис... докт. биол. наук.—Тбилиси, 1962.
2. Гзырян М. С. К методике анатомического изучения листьев двудольных растений. — Труды Ин-та ботаники АН АзССР, т. XXV, 1959, с. 159—164.
3. Голенкин М. И. Курс высших растений. — М.—Л., 1937.
4. Гуленкова М. А. Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей *Orobus vernus* (Faba ceae) — Бот. ж., 1981, т. 66, № 7, с. 1014—1021.
5. Новрузова З. А. Водопроводящий комплекс древесных и кустарниковых растений в связи с экологией. — Баку: Изд. АН АзССР, 1968.
6. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. — М.: Высшая школа, 1960.
7. Смольянинова А. А., Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы. — Докл. АН СССР, т. LXXV, 1950, № 1.
8. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений.—М.—Л., 1966, с. 296.
9. Яценко-Хмелевский А. А., Гзырян М. С. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных. — В сб. Вопросы бот., 2, М.—Л., 1954.
10. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. — М.—Л.: Изд. АН СССР, 1954.
11. Engler A. *Lawsonia inermis*. Die naturreichen Pflanzenfamilien. — Leipzig, 1898, p. 15.

З. А. Новрузова, М. А. Шихијева

#### LYTHRACEAE НУМАЈЭНДЭЛЭРИНИН АНАТОМИК ВЭ МОРФОЛОЖИ АНАЛИЗИ

Məgələdə anatomiya və morfoloji tədqiqatlar nəticəsində *Lawsonia inermis* və *Lagerstroemia indica* növlərinin diagnostik əlamətləri, ontogenetik metodlar və deфинитив вегетатив organlarının anatomiya analizi müəyyən edilmişdir.

Müəyyən edilmiş əlamətlər *L. inermis* və *L. indica* növlərinin filogenetik yaxınlığını göstərir; fərgənləmə əlamətləri isə ekoloji xüsusiyyətlərə aid edilib (*L. inermis* -mезоморф *L. indica* ксероморф).

Aлынмыш əlamətlər bu növlərin sistematikasının müəyyənləşdirilməsində əsas ola bilər. Azərbaycan şəraitində hələnin bir ilyik, lagerstromiyanın çox ilyik introduksiyası, onlaryn anatomiya guruşlarında mезоморф və ксероморф əlamətlərinin kompleksi ilə əlaqədarlyr. *L. inermis* növünün əsasны mезоморф, *L. indica* növünün isə ксероморф əlamətlər təşkil edir.

УДК 582.35. (479.0)

А. М. АСКЕРОВ

## ГИМЕНОЦИСТИТ — ЭНДЕМИЧНЫЙ РОД ФЛОРЫ КAVKAZA

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР

В результате критико-систематической обработки род *Hymenocystis* C. A. Mey. восстановлен в родовом статусе и считается монотипным, эндемичным родом Кавказа. Установлено, что данный род с видом *H. fragilis* (Trev.) A. Asker. встречается только в области Большого Кавказа (евкавказский элемент), ранее ошибочно приводимый и для Малого Кавказа.

Гименоцистис в родовом статусе впервые установлен К. А. Мейером [7] с одним кавказским видом *H. caucasica* C. A. Mey. Однако гименоцистис в качестве самостоятельного рода не признавался и не приводился во «Флорах» СССР, Кавказа, а также Закавказья и Северного Кавказа. В этих и других работах *H. caucasica* рассматривался в составе других родов *Physematum* Kaulf., *Dicksonia* L., Her., *Woodsia* R. Br. Genus *Hymenocystis* C. A. Mey., 1831, Vers. Pl. Cauc: 229. — *Woodsia* auct. p. p. — Гименоцистис Турис: *H. caucasica* C. A. Mey. (— *H. fragilis* (Trev.) A. Asker.). Монотипный род, эндемик Кавказа.

В гербарии Ботанического института АН СССР лежат 4 экземпляра *Hymenocystis caucasica* C. A. Mey., и, судя по первоописанию, они оказались синтипамии рода. Среди них один экземпляр, без сомнения, тестирован самим К. А. Мейером. Его номер совпадает с таковым в первоописании рода в работе Мейера [7]. Этот экземпляр и был выбран нами в качестве лектотипа рода Гименоцистис.: Турис *H. caucasica* C. A. Mey.: „Enum. cauc. casp. № 1962, Meyer“ (LE!).

1. *H. fragilis* (Trev.) A. Asker. comb. nov. — *Dicksonia fragilis* Trev. 1816, Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. 7:55 — *Hymenocystis caucasica* C. A. Mey. 1831, l. s.: 229. — *Physematum fragile* (Trev.) G. Kunze 1837, Anal. Pteridogr.: 42. — *Woodsia fragilis* (Trev.) Moore, 1857, Ind., Fil.: 101 — г. ломкий. Описан из Вост. Кавказа („Incolit terras maris, Caspio adjacentes“). Турис: L. C. Trevirano, 1816 l. c. t. III, f. 18.

В первоописании вида тип в виде гербарного образца не указан. Поэтому здесь типом считается изображение вида.

Листья узколанцетные, дважды перистые, мягкие; перья ланцетные, сидячие, очередные, нередко к созреванию сильно суженные; перышки продолговатые, у основания сливающиеся, бороздчато-зубчатые, покрыты железками; черешок короткий, с продолговато-ланцетными одноцветными чешуйками, в основании с одним пучком; сорусы сидят около верхушки простых боковых жилок, обычно не сливаются; индузии тонкие, беловато-серые; шипики периспория заостренные, чаще прямостоячие, изредка загнутые; край и обе поверхности пластинки зрелых гаметофитов с одноклеточными железистыми волосками.

Сравнительно-анатомическое строение черешка гименоцистис и вудция: Род *Hymenocystis* — на поперечном срезе черешок имеет овальную форму; к эпидерме, состоящей из мелких округлых клеток, прилегает относительно широкое кольцо колленхимы из плотно расположенных изодиаметрических клеток, резко отличающихся от широкополостных тонкостенных клеток основной ткани, в центральной части которой наблюдается проводящий пучок, ограниченный от основной ткани эндодермой. Пучок состоит из двух полулунной формы отрезков первичной ксилемы, окруженной первичной флоэмой, к которой прилегает перицикл (рис. 1).

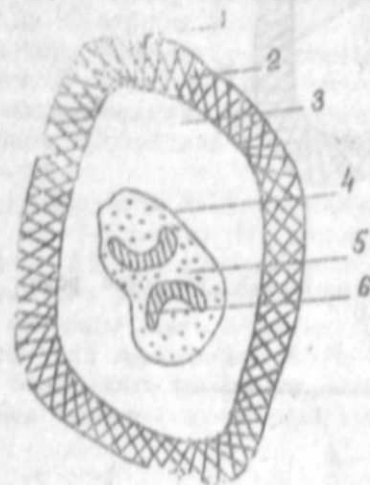


Рис. 1. Схема черешка листа *Hymenocystis fragilis* (на поперечном срезе): 1 — эпидерма; 2 — колленхима; 3 — паренхима; 4 — эндодерма; 5 — флоэма; 6 — ксилема. Ув. 8x10 кмк

Род *Woodsia* — черешок на поперечном срезе имеет прямоугольную форму, покрыт эпидермой из мелких клеток, к которой прилегает колленхимное кольцо из 3—4 слоев клеток сходных с эпидермальными клетками. Колленхимное кольцо граничит с основной тканью, которая состоит из многоугольных, широкополостных, тонкостенных клеток. В центральной части черешка наблюдаются два полулунной формы пучка, расположенных близко друг от друга. В пучках отчетливо выделяются первичная ксилема, перицикл и эндодерма (рис. 2).

Сравнительный анализ *Hymenocystis* и *Woodsia* показывает различия анатомических признаков черешка: по форме поперечного сечения и в строении проводящей системы, состоящей у первого — из одного пучка с двумя ксилемными отрезками, у второго — из двух самостоятельных, что подтверждает их родовую самостоятельность.

Наше ознакомление с монографией по роду вудция [6], а также с другими источниками и гербарными материалами показало, что из всех его видов только *W. manchurensis* W. J. Hooker (Дальний Восток) и *W. mollis* (Kaulf.) J. Sm. (тропическая Америка) приближается со своими признаками к нашему эндемику *H. fragilis*. Эти виды выделены как самостоятельные роды — *Protowoodsia* Ching и *Physematum* Kaulf. соответственно.

Гименоцистис хорошо отличается от всех видов вудций наряду с морфологическими признаками (черешок без сочленения, индузий

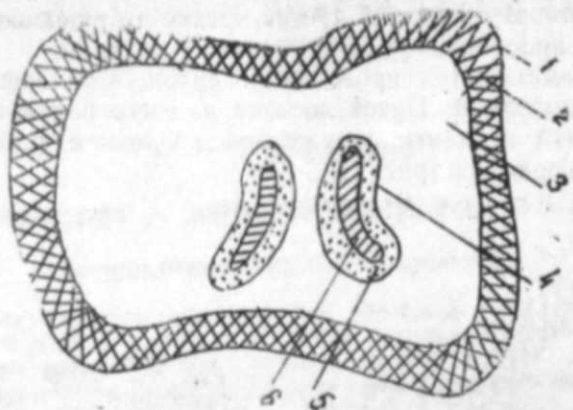


Рис. 2. Схема черешка листа *Woodsia ilvensis* (лектотип рода) (обозначения те же, что и на рис. 1)

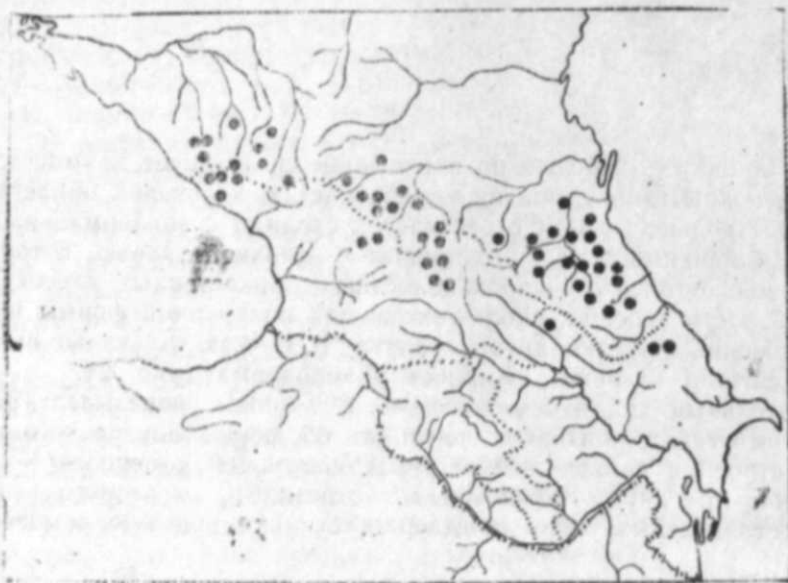


Рис. 3. Распространение *Hymenocystis fragilis* на Кавказе

шаровидный, пленчатый, сначала замкнутый, потом разрывающийся, тогда как у *Woodsia* черешок с сочленением, индустий почти до основания неравномерно разделенный на нитевидные дольки) также и по морфологии спор (у него явно выраженный шиповатый периспорий, тогда как у остальных он в разной степени бугорчатый), чешуй

и анатомическим строением проводящего пучка черешка. Этот преимущественно известняковый, петрофитный род, по-видимому, связан с кавказским переешком и по генезису. Его палеоботанические остатки в виде спор были найдены на Кавказе (Зап. Грузия), в куальнических отложениях плиоцена.

Таким образом, гименоцистис вполне заслуживает восстановления в статусе самостоятельного рода с флорогенетическими связями с Восточной Азией и тропической Америкой.

Распространение: *H. fragilis* встречается от средней части лесного субальпийского, отчасти альпийского пояса, до 2700 м, обитает на скалах, преимущественно известняковых. Хорошо представлен на Северном Кавказе. Местами обычен и на южных склонах Большого Кавказа в пределах Малого Кавказа, по-видимому, отсутствует. В Азербайджане встречается в пределах Закатальского (редко: госзаповедник, хр. Пичигель), а также Кубинского (хр. Шахдаг) районов. Последний является восточной границей этого вида на Кавказе.

Приводится А. А. Дмитриевой [2] из Арсианского хр. (Хулойский р-н, сел. Тхилвани). По данным А. А. Колаковского [4], он встречается и на Аджаре-Имеритинском хр. Во «Флоре Грузии» [5] также отмечено его распространение в Аджарии. Однако достоверные гербарные образцы этого вида из Аджарии нам неизвестны. Этот вид не указан для Аджарии и А. А. Гроссгеймом [1]. По-видимому, его следует исключить из флоры Аджарии. Он для Малого Кавказа ошибочно был указан и во «Флоре Азербайджана» [3] (рис. 3).

#### Литература

1. Гроссгейм А. А. Папоротники. — В кн.: Флора Кавказа. Баку: Изд-во Аз. фил. АН СССР, 1936, т. 1, изд. 2, с. 5—43.
2. Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. — Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1960, с. 446.
3. Исаев Я. М. Род Вудсия. — В кн.: Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, т. 1, с. 15—45.
4. Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. — М.: Изд. МГУ, 1961, с. 460.
5. Флора Грузии. — Тбилиси: Мецниереба, 1971, т. 1, изд. 2-е.
6. Brown D. F. M. A monographic study of the fern genus *Woodsia*. — Beih. Nova Hedwigia, 1964, 16, p. 1—154.
7. Meyer C. A. Verzeichnis der Pflanzen, defunden in Caucasus u. am Westl. Ufer. d. Caspischen Meeres. — St.-peters v., 1831.

А. М. Эскеров

#### ГИМЕНОЦИСТИС—ГАФГАЗ ФЛОРАСЫНЫН ЕНДЕМИК ЧИНСИДИР

Тәдгигат нәтижәсиндә гыжылардан *Hymenocystis* С. А. Меу. чинс статусунда барна едилмишдир. О, Гафгаз үчүн монотип ендемик чинс һесаф едилр. Чинс јенидән ишләнилмишдир. Мүәјјән едилмишдир ки, чинс бир новлә (*H. fragilis*) (Trev.) A. Asker) ) јалыыз Бөјүк Гафгазда јайылмышдир. Онуң Кичик Гафгазда јайылмасы һагда әдәбијјатдакы мөвчуд мә'лумат инкар едилр.

УДК 631.4.

Г. Ш. МАМЕДОВ

## АГРОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР В ЦЕЛЯХ ЗЕМЕЛЬНОГО КАДАСТРА

*Институт почвоведения и агрохимии АН АзССР*

Агроэкологическое районирование Азербайджанской ССР проведено на основе бонитировки почв агроценозов, кормовых и лесных угодий. В результате этих исследований были выделены таксономические единицы: 1) агроэкологический класс; 2) агроэкологическая область; 3) агроэкологическая зона; 4) агроэкологическая подзона; 5) агроэкологическая группировка почв.

В «Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1986—1990 годы и на период до 2000 года», в последующих пленумах ЦК КПСС поставлены задачи по комплексному и рациональному использованию и охране земельных ресурсов, по долговременной мелиорации земель в целях устойчивого наращивания продовольственного фонда страны, активизации работы по созданию земельного кадастра. Направления решения этих задач определены постановлением Совета Министров СССР от 10 июня 1977 г. № 501 и Совета Министров Азербайджанской ССР от 2 сентября 1977 г. № 311 «О порядке ведения Государственного земельного кадастра».

Экология почв должна изучать закономерные соотношения между почвой и средой ее формирования, в их взаимодействии и развитии [8].

Экология — несомненно, могущая претендовать на самостоятельное существование в области биологии, — имеет чисто научный характер и цели, так как изучает растение как организм, растущий в окружающей среде. Данная отрасль науки может иметь большое практическое значение при изучении растений, которые возделывает человек для удовлетворения своих потребностей. В этом случае она становится сельскохозяйственной экологией [4].

Общая экология ландшафта, так называемая геоэкология, может служить вводной частью и основой учения о сельскохозяйственных угодьях или агроэкологии. Под термином «агроэкология» следует понимать специальный раздел экологии, посвященный изучению сельскохозяйственных угодий, влиянию на них факторов окружающей среды и сельскохозяйственных культур, вводимых человеком [26, 23].

Разработка вопросов экологии почв необходима для более обоснованной оценки земельного фонда в агроэкологическом отношении.

Для практических целей важно вскрыть качественные различия агроценозов, кормовых и лесных угодий и оценить их количественно, т. е. определить числом и мерой относительные достоинства каждой культуры и тем самым сопоставить их полезность для сельского хо-

зяйства. Значимость подобных исследований особенно возрастает в связи с развертыванием в нашей стране работ по агроэкологическому районированию в целях создания земельного кадастра.

Агроэкологическому районированию посвящены сводные и конкретные работы [3, 18, 11, 16, 12, 22]. Однако вопросы агроэкологического районирования с учетом бонитировки почв остаются малоизученными как по всей стране, так и у нас в республике.

Агроэкологическое районирование административных районов, областей в целом по республике проводится на основе общей схемы природно-сельскохозяйственного районирования СССР [20, 21] с учетом почвенных, агроклиматических, технологических и других различий, а также специализации хозяйства. Районирование является особой формой территориального учета природных условий и ресурсов, количества, качественного состояния и производительной способности земли в системе таксономических единиц.

Агроэкологическое районирование вместе с бонитировкой почв составляет научно-информационную базу Государственного земельного кадастра. В связи с этим, указанное районирование можно рассматривать и как земельно-кадастровое.

Таким образом, для того, чтобы приступить к районированию, необходимо указать на связь между сельскохозяйственными растениями и важнейшими агроэкологическими условиями среды. Такой вид районирования в 1975 г. географами назван в честь Н. И. Вавилова агроэкологическим.

Агроэкологическое районирование территории Азербайджанской ССР на основе бонитировки почвенного покрова производится в тесной связи с общей схемой природно-сельскохозяйственного районирования страны по следующей системе таксономических единиц: агроэкологический класс — агроэкологическая область — агроэкологическая зона — агроэкологическая подзона — агроэкологическая группировка (рисунки и таблица). Эти подразделения являются комплексными территориально-производственными образованиями. Они различаются рядом природных и хозяйственных признаков. Однако, учитывая взаимосвязь природы и хозяйства, нет необходимости при выделении подразделений пользоваться всей совокупностью признаков. Достаточно учитывать только наиболее характерные.

Ниже приводятся определения понятий таксономических единиц системы районирования и наиболее характерные признаки, используемые для выделения подразделений территории.

**Агроэкологический класс** — широтно или вертикально простирающаяся территория, характеризующаяся преобладанием основного зонального типа почв. В пределах Азербайджанской ССР выделяются 2 класса: горные территории, которые входят в пояс со всей системой вертикальной поясности от фундаментной до холодной (в зависимости от высоты местности), и равнинные, характеризующиеся определенной величиной суммарного поступления солнечного тепла, т. е. равнина определяется согласно общей схеме горизонтальной поясности.

**Агроэкологическая область** — часть класса (горного или равнинного), обособленная крупным орографическим элементом — вертикальной или горизонтальной зональностью. При выделении агроклиматических областей, помимо особенностей распределения тепла, влаги, ос-



Карта агроэкологического районирования Азербайджанской ССР (сост. Г. Ш. Мамедов, 1985 г.). Условные обозначения даны в таблице.

Агроэкологическое районирование Азербайджанской ССР

Агроэкологический класс	Агроэкологическая область	Агроэкологическая зона	Агроэкологическая подзона*	Агроэкологическая группировка**
I. Горный	А. Б. Кавказ	1. Виноградарство	Аг шааны, Гера шааны и др.	I—лучшие земли, >80 балла бонитета почв
	Б. М. Кавказ	2. Овощеводство	Капуста, помидоры, огурцы и др.	
	В. Нах. АССР	3. Плодоводство	Яблоки, груша и др.	II—корошье земли, 60—80
	Г. Талыш	4. Зерновые	Твердая пшеница, мягкая пшеница и др.	III—средние, 40—60
II. Равнинный	Д. Кура-Аракская низина	5. Табаководство	Трабзон и др.	IV—повышенные, 20—40
		6. Субтропические культуры	Гранат, фейхоа, лимон и др.	V—условно непригодные земли, <20
		7. Чайводство	Летние, зимние	
		8. Пастбища	Дуб, граб, бук и др.	
		9. Лес	Тонковолистных и др.	
		10. Хлопководство		

\* Под термином агроэкологическая подзона подразумевается сорт отдельных культур

\*\* Каждая агроэкологическая зона или подзона по свойствам почв делится на пять агроэкологических групп.

новые типы почвенного покрова и их сельскохозяйственного и лесохозяйственного использования и других показателей на территории республики, учитываются физико-географические различия областей более крупным планом.

**Агроэкологическая зона** — часть области, характеризующаяся определенным комплексом агроэкологических и агроэкономических условий (структурами почвенного покрова — распределением его по рельефу, особенностями мезо- и микроклимата, близостью к крупным населенным пунктам и т. д.), определяющим районные различия сельскохозяйственного производства по составу возделываемых культур, более узкой специализации, концентрации производства. Главными признаками района являются типы специализации и способы ведения сельского хозяйства, определяемые местными агроэкологическими и агроэкономическими условиями. Агроэкологические районы обычно охватывают территорию нескольких административных районов.

**Агроэкологическая подзона** — часть агроэкологического района, в котором возделываются отдельные сорта агроценозов, кормовых и лесных угодий, т. е. узкая специализация сельскохозяйственного производства по отдельным сортам растений.

**Агроэкологическая группировка почв** — часть зоны или подзоны, объединение почвенных таксономических единиц по близким баллам, дающим возможность возделывать агроценозы, кормовые и лесные угодья. Агроэкологическая группировка почв подразделяется на два подтипа: комплексную и специализированную.

**Комплексная агроэкологическая группировка почв** — это объединение почвенных таксономических единиц по комплексным свойствам и признакам, дающим возможность возделывать агроценозы, кормовые и лесные угодья.

**Специализированная агроэкологическая группировка почв** — это объединение почвенных таксономических единиц по каким-либо свойствам и признакам почв, дающим возможность возделывать определенные агроценозы, кормовые и лесные угодья. Эта группировка почв проводится для ликвидации каких-либо отрицательных свойств и признаков почв, например, засоленности, солонцеватости, заболоченности и т. д.

По мнению К. В. Зворыкина [12], выявлением региональных границ и их таксономического ранга заканчивается первый этап агроэкологического районирования. Для кадастровых целей этого достаточно. Научное завершение районирования — в его объяснении, которое требует дополнения характеристики агроэкологических зон, прежде всего, почвенно-климатическими показателями. Одновременно для обеспечения возможно большей достоверности выводов, с использованием возможности вариационной статистики, была установлена значительная и тесная связь ( $r=0,60-0,99$ ) между баллами бонитета по свойствам почв с учетом климата и величины урожайности агроценозов, продуктивности кормовых и лесных угодий.

Для кадастровых, в том числе земельно-оценочных целей достаточно первой, констатирующей части районирования в двух формах: а) районирования в отношении отдельных групп или видов культур для частной оценки земель; б) районирования в отношении всего перечня культур (для общей оценки земель).

Отдельные районы Азербайджанской ССР более или менее достаточно изучены в отношении бонитировки агроценозов [1, 10, 9, 5, 7 и др.], кормовых [24, 13] и лесных [19] угодий; в них также проведены исследования по агрофизическим свойствам почв [15].

К сожалению, до сих пор для территории Азербайджанской ССР основной шкалы картограммы бонитета почв для агроэкологических зон в мелком масштабе не составлялось. В таком масштабе нами составляется впервые (см. рисунок).

Исходными материалами агроэкологического районирования и бонитировки почв этих районов служат: 1) почвенно-эрозионная карта и охрана земель Азербайджанской ССР масштаба 1:600000 [2]; 2) экономическая карта Азербайджанской ССР масштаба 1:600000 [17]; 3) типы ландшафтов и физико-географическое районирование (для сельского хозяйства) масштаба 1:600000 [6]; 4) картограмма бонитета почв Азербайджанской ССР масштаба 1:600000 [14]; 5) агроклиматическое районирование Азербайджанской ССР [24], а также фондовые и опубликованные материалы Института почвоведения и агрохимии АН Азербайджанской ССР.

Конечная цель агроэкологического районирования — выявить границы упомянутых регионов, т. е. перенести их на карту и снабдить необходимой характеристикой. С этой точки зрения районирование было проведено на основе картограммы бонитета почв республики. На карте необходимо указать номера почвенных контуров, название почв, балл бонитета отдельных агроэкологических зон и их площадь (см. рисунок).

Таким образом, агроэкологическое районирование, их бонитировка по свойствам почв с учетом климата могут служить довольно объективным показателем при регулировании плодородия почв отдельных районов.

#### Литература

1. Алиева Р. А. Качественная характеристика и бонитировка почв Сальянского района Азербайджанской ССР: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1971.—23 с.
2. Алекперов К. А. Почвенно-эрозионная карта и охрана земель Азербайджанской ССР масштаба 1:600000.—М., 1980.
3. Ахундзаде И. М. Агроэкологическое районирование Азербайджанской ССР. — Баку: Изд. АН АзССР, 1961.—162 с.
4. Аци Дж. Сельскохозяйственная экология. — М., 1959. — 479 с.
5. Бадалов Ш. А. Агроэкологическая характеристика и бонитировка виноградных почв Горной Ширвани, с целью их рационального использования: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1981.—31 с.
6. Будагов Б. А., Эйюбов А. Д. Типы ландшафтов и физико-географическое районирование (для сельского хозяйства) масштаба 1:600000. — М., 1978.
7. Велиев А. Г. Агроэкологические особенности и их рациональное использование: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1981. — 25 с.
8. Волобуев В. Р. Экология почв. — Баку: Изд. АН АзССР, 1963.
9. Волобуев В. Р., Салаев М. Э., Гасанов Ш. Г., Костюченко Ю. И. Методические указания по проведению бонитировки почв в Азербайджане. — Баку: Элм, 1978.—39 с.
10. Гасанов Ш. Г. Природно-генетические особенности и бонитировка почв юго-западного Азербайджана: Автореф. дис... докт. геогр. наук. — Баку, 1972.—68 с.
11. Журовская Н. И., Зворыкин К. В. Агроэкологическое районирование Витебской области. — Вестн. Белорусского гос. ун-та. Сер. II, 1975.

12. Зворыкин К. В. Агроэкологическое районирование для кадастровых целей. — В кн.: Вопросы географии, сб. 107. Территориальная дифференциация и типы сельского хозяйства. М.: Мысль, 1978, с. 27—36.
13. Мамедов Г. Ш. Агроэкологическая характеристика и бонитировка пастбищных земель западной части Мильской равнины: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1978. — 28 с.
14. Мамедов Г. Ш. Картограмма бонитета почв Азербайджанской ССР масштаба 1:600000. — Баку, 1984.
15. Мамедов Р. Г. Бонитировка и агропроизводственная группировка почв по агрофизическим свойствам. — Почвоведение, 1981, № 2.
16. Матмуратов Д. Методы агроэкологического районирования на примере Кара-Калпакской АССР. — В кн.: Вопросы географии, сб. 98. Количественные методы изучения природы. М., Мысль, 1975, с. 167—175.
17. Назирова Б. Т., Дамиргаяев Ш. К. Экономическая карта Азербайджанской ССР масштаба 1:600000. — М., 1983.
18. Перингер Т. Я. О некоторых методах сельскохозяйственного районирования на агроэкологической основе. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр., 1972, № 5.
19. Пириева Ф. Л. Экологическая характеристика и бонитировка почв лесных угодий юго-восточной части Большого Кавказа: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1984. — 23 с.
20. Природно-сельскохозяйственное районирование и использование земельного фонда СССР/Под ред. акад. ВАСХНИЛ А. Н. Каштанова. — М.: Колос, 1983. — 336 с.
22. Саурова И. А. Агроэкологическое районирование Белорусской ССР. — В кн.: Вопросы географии, сб. 107. Территориальная дифференциация и типы сельского хозяйства. М.: Мысль, 1978, 27—36.
23. Хаазе Г., Шмидт Р. К определению максимальной эффективности использования сельскохозяйственных угодий на основе геоэкономических исследований. — В кн.: Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. М.: Прогресс, 1977, с. 163—206.
24. Эйюбов А. Д. Агроклиматическое районирование Азербайджанской ССР. — Баку, 1968. — 188 с.
25. Ягубов Г. Ш. Качественная характеристика и бонитировка земель зимних пастбищ северо-западного Кобыстана: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. — Баку, 1975. — 30 с.

Г. Ш. Мамедов

**ТОРПАГ КАДАСТРЫ МӘГСӘДИЛӘ АЗӘРБАЙҶАН ССР-НИН  
АГРОЕКОЛОЖИ РАЈОНЛАШДЫРЫЛМАСЫ**

Мәгаләдә АзәрбајҶан ССР әразисинин агроэколожи рајонлашдырылмасы принцип-лери, онун таксономик ваһидләри торпагын бонитировкасына әсасланараг ишләниб һазырланмышдыр.

АЗӘРБАЙҶАН ССР ЕЛМЛӘР АКАДЕМИЈАСЫНЫН ХӘБӘРЛӘРИ  
Биолокија елмлери серијасы, 1986, № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР  
Серия биологических наук, 1986, № 3

УДК 631.4

Ф. Т. НАДИРОВ

**ТЕПЛОТА СМАЧИВАНИЯ, УДЕЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ  
И ГИДРОФИЛЬНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ХАРАКТЕРНЫХ ПОЧВ  
АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР**

*Институт почвоведения и агрохимии АН АзССР*

В статье приведены результаты определения теплот смачивания некоторых характерных почв Азербайджана на микрокалориметре ДАК-1-1А. Показано различие в величине теплоты смачивания как по типам почв, так и по генетическим горизонтам для каждого конкретного случая. Значения теплот смачивания привлечены для определения полной удельной поверхности и к исследованию на энергетической основе гидрофильности изученных почв.

Исследование теплофизических свойств почв требует определения теплоты смачивания, величина которой в основном зависит от дисперсности, удельной поверхности, минералогического состава, емкости поглощения, содержания гумуса. Она характеризует энергию, выделяющуюся при взаимодействии почвы с дисперсионной средой (водой) и, следовательно, отражает гидрофильность поверхности. Результаты экспериментальных работ Димо [5], Овчаренко [11], Искендерова [8, 9], Батюка [2], Золотаревой [7], Уткаевой [13], Димо и Уткаевой [5] показывают, что метод теплоты смачивания достаточно точен и теоретически обоснован, поэтому данные о величине теплоты смачивания можно использовать для учета величины активной поверхности и характеристики поверхностной энергии почв и почвогрунтов.

Изучение теплоты смачивания почв имеет и более общее значение в аспекте разработки проблемы энергетики почвообразования [3].

В настоящей работе приведены результаты изучения теплот смачивания по генетическим горизонтам следующих типов почв: серо-коричневой слитой (Ахсуинский р-он), сероземно-луговой (конус выноса р. Ахсу), серо-коричневой (темно-каштановый) Карамарьямское плато), чернозема слитого (Исмаиллинский р-он), впервые исследуемых в этом отношении.

Измерения теплот смачивания почв проводились на микрокалориметре ДАК-1-1А. Образцы почв высушивали до постоянного веса и после вакуумирования запаивали в стеклянных ампулах. В рабочих ячейках микрокалориметра при разбивании ампул под слоем воды происходило смачивание образцов и измерялась выделяющаяся при этом энергия.

Величина теплоты смачивания отражает особенности генетического профиля каждой из исследуемых почв. Так, значения теплоты смачивания серо-коричневой слитой почвы в верхних горизонтах оказались довольно высокими — более 5 кал/г, что связано с большим содержанием в них гумуса. В иллюминальном (слитом) горизонте она

возрастает до значения 6,16 кал/г. Далее вниз по профилю теплота смачивания закономерно уменьшалась и на глубине 128—170 см составила 3,39 кал/г, что обусловлено более легким механическим составом этого горизонта.

В серо-коричневой (темно-каштановой) почве получено также характерное распределение величин теплоты смачивания по профилю. Отчетливо выделяется иллювиальный горизонт на глубине 28—38 см, в котором величина этого параметра наибольшая — 4,82 кал/г. Теплота смачивания пахотного горизонта (0—28 см) несколько ниже — 4,22 кал/г, что связано с длительным использованием данной почвы под зерновые культуры и потерей при этом значительной части гумуса.

Чернозем слитой по величине теплоты смачивания определен как почва наиболее богатая коллоидами, гумусом и обладающая наибольшей удельной поверхностью. С уменьшением содержания гумуса вниз по профилю эта величина снижается в горизонте 106—153 см до 7,65 кал/г, при четко выраженном максимуме величины теплоты смачивания на глубине 22—46 см.

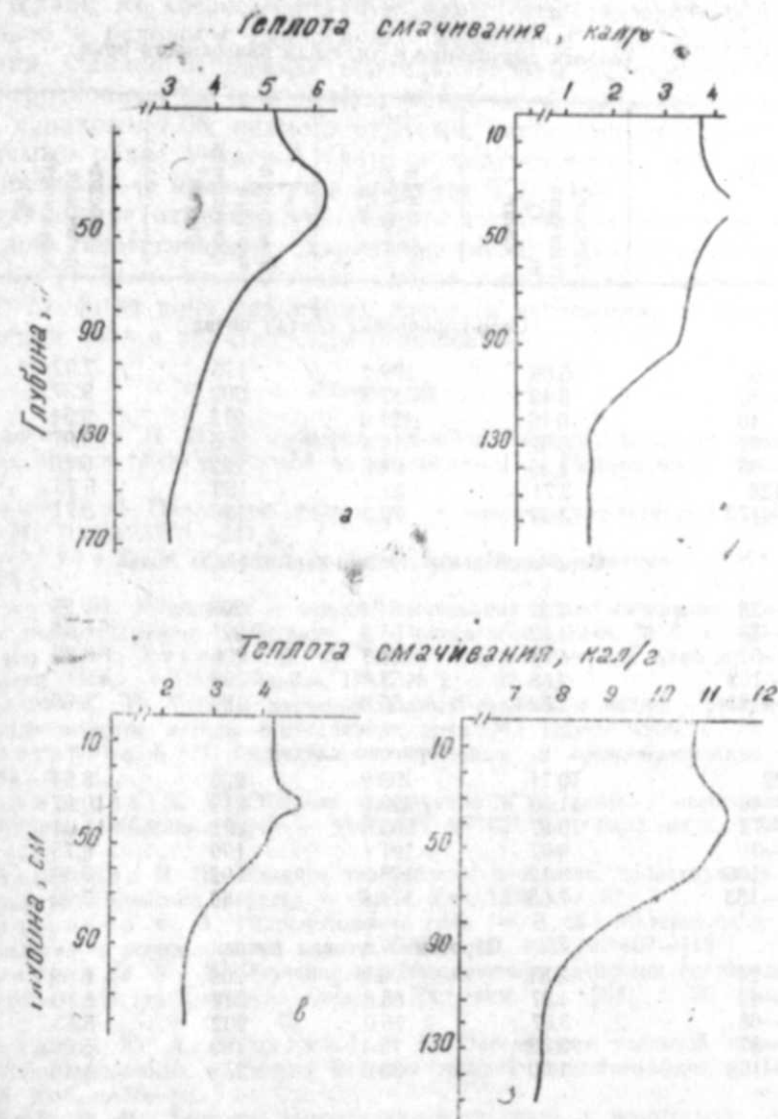
В сероземно-луговой почве значение теплоты смачивания пахотного горизонта составило 3,81 кал/г, иллювиального в слое 24—43 см — 4,37 кал/г. Далее она закономерно уменьшается, что связано с характером распределения гумуса и облегчением механического состава вниз по профилю почвы, и составляет 1,60 кал/г.

На рисунке представлено распределение теплоты смачивания по профилю для каждой почвы в отдельности.

Для определения величины удельной поверхности почв используются в настоящее время многие методы, одним из которых является метод расчета ее по теплоте смачивания. Овчаренко [10] предложил формулу для расчета удельной поверхности горных пород и минералов по величине теплоты смачивания  $S=Q/q$ , где  $q=115,8$  эрг/см<sup>2</sup> — поверхностная энергия воды. Автор исходил из допущения, что теплота смачивания обусловлена в основном уменьшением количества свободной энергии и при прочих равных условиях зависит от величины удельной поверхности твердой фазы. При полном смачивании уменьшение количества свободной энергии равно количеству свободной энергии смачивающей жидкости, т. е. для воды 115,8 эрг/см<sup>2</sup>. Формула основана на постоянстве количества энергии, выделяющейся с единицы поверхности. При этом автор не учитывал ее качественную специфику. Для почв, имеющих свою природу удельной поверхности, особенно в верхних гумусовых горизонтах, необходимо ввести при пользовании формулой Овчаренко безразмерные коэффициенты перехода, изменяющиеся в интервале 0,50—0,74 в зависимости от механического состава почв [13,5].

Метод расчета полной удельной поверхности по теплоте смачивания достаточно достоверен хотя бы потому, что калориметрический метод и метод газовой хроматографии определения удельной поверхности дают совпадающие результаты, несмотря на то, что принципиальные основы этих методов совершенно различны [12].

В табл. 1 приводятся значения полной удельной поверхности почв, вычисленные по формуле Овчаренко с учетом поправочных коэффициентов для каждого горизонта. Как видно из таблицы, удельная поверхность почвы находится в полном соответствии со значениями теплоты смачивания, наибольшая величина которой отмечена у чернозема сли-



Распределение теплоты смачивания по профилю:  
а — серо-коричневой слитой почвы; б — сероземно-луговой почвы; в — серо-коричневой (темно-каштановой) почвы; г — чернозема слитого

того в горизонте 22—46 см — 223,1 м<sup>2</sup>/г, а наименьшая — у сероземно-луговой почвы в горизонте 87—168 см — 36,6 м<sup>2</sup>/г.

В настоящее время гидрофильность и гидрофобность принятого рассматривать как характеристики интенсивности молекулярного взаимодействия веществ с водой. Мерой гидрофильности (гидрофобности) может служить удельная теплота смачивания (эрг/см<sup>2</sup>), т. е. теплота смачивания, отнесенная к единице поверхности. Условной границей между гидрофильной и гидрофобной поверхностями является величина, равная 116 эрг/см<sup>2</sup>. Существует также оценка гидрофильности

Таблица 1

## Теплота смачивания и удельная поверхность почв

Глубина, см	Теплота смачивания, Q кал/г	Удельная поверхность S, м <sup>2</sup> /г	Удельная теплота смачивания, эрг/см <sup>2</sup>	Гигроско- пическая влажность, %	Теплота смачивания/ гигр. влаж.
Серо-коричневая слитая почва					
0-6	5.06	108.4	195	7.92	0.64
6-20	5.42	112.3	202	9.37	0.58
20-40	6.16	121.0	213	9.54	0.65
40-64	5.62	114.4	206	9.97	0.56
64-85	4.35	94.8	192	6.50	0.67
85-128	3.71	82.2	189	5.75	0.65
128-170	3.39	76.3	186	5.71	0.59
Серо-коричневая (темно-каштановая) почва					
0-28	4.22	84.4	209	8.23	0.51
28-38	4.82	91.2	221	6.65	0.72
38-57	4.14	84.3	206	8.22	0.50
57-102	2.68	58.4	192	5.90	0.45
102-121	2.52	55.8	189	5.90	0.43
Чернозем слитой					
0-22	10.71	198.9	225	8.64	1.24
22-46	11.36	223.1	213	10.97	1.04
46-72	10.87	205.8	221	11.04	0.98
72-91	9.07	191.1	199	9.75	0.93
91-106	8.12	176.9	192	7.10	1.14
106-153	7.65	174.8	183	7.92	0.97
Сероземно-луговая почва					
0-24	3.81	76.2	209	6.09	0.63
24-43	4.37	85.8	212	5.70	0.77
43-68	3.67	76.0	202	5.63	0.65
68-87	3.58	75.4	199	5.08	0.70
87-168	1.60	36.6	183	4.46	0.36

Таблица 2

## Оценка гидрофильности почв по величине теплоты смачивания

Теплота смачивания кал/г	Характеристика почвы в отношении гидрофильности
>15	Активные, весьма гидрофильные
10-14	Гидрофильные
5-10	Умеренно гидрофильные
<3	Слабо гидрофильные

почв по Долгову [6] (табл. 2). Во всех наших случаях (см. табл. 1) удельная теплота смачивания оказалась значительно выше 116 эрг/см<sup>2</sup>, что свидетельствует о высокой гидрофильности исследуемых почв.

Одновременно с измерением теплоты смачивания образцов почв

мы определяли их гигроскопическую влажность, изменение которой по профилю в основном аналогично изменению величины теплоты смачивания. Однако отношение величин теплоты смачивания к величинам гигроскопической влажности, принятое Андриановым [1] постоянным и равным 1.08, нашими опытами, равно как исследованиями, проведенными ранее Уткаевой [13], не подтвердилось. Это соотношение для наших почв изменяется в пределах 0.36—1.24.

В заключение отметим, что теплота смачивания является тонкой и надежной энергетической характеристикой почв, с привлечением которой могут быть исследованы многие специфические стороны генетического профиля почв различных типов, и несомненно полезной для целей оценки почв в практическом отношении.

## Литература

1. Андрианов П. И. О пропорциональности между теплотой смачивания высушенных почв и гигроскопической их влажностью. — Почвоведение, 1949, № 6, с. 332—337.
2. Батюк В. П. Применение полимеров и поверхностно-активных веществ в почвах. — М.: Наука, 1978.—242 с.
3. Волобуев В. Р. Введение в энергетику почвообразования. — М.: Наука, 1974. — 128 с.
4. Димо В. Н. К вопросу о теплоте смачивания почв, минералов и пород и связи их с поверхностными свойствами. — Почвоведение, 1946, № 5, с. 301—308.
5. Димо В. Н., Уткаева В. Ф. Теплота смачивания как одно из энергетических свойств почвы. — Почвоведение, 1984, № 2, с. 37—46.
6. Долгов С. И. Методы изучения водных свойств и водного режима почв. В кн.: Агрофизические методы исследования почв. М.: Наука, 1966, с. 72—122.
7. Золотарева Б. Н. Гидрофильные коллоиды и почвообразование. — М.: Наука, 1982.—57 с.
8. Искендеров И. Ш. Теплота смачивания и ее связь с некоторыми физико-химическими свойствами почв. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1966, № 3, с. 62—66.
9. Искендеров И. Ш. Влияние термических процессов, происходящих в почве, на ее физико-химические свойства. — Баку: Элм, 1972. — с. 67.
10. Овчаренко Ф. Д. Гидрофильность глин. — В сб.: Материалы по геологии, минералогии и использованию глин в СССР. М., 1958, с. 107—115.
11. Овчаренко Ф. Д. Изучение стабилизирующего действия гидроокиси натрия на водные свойства дисперсии глин. — Укр. хим. ж., 1964, т. 30, вып. 7, с. 709—715.
12. Поляков Ю. А., Зацепина Л. Н. Определение удельной поверхности почв и других природных сорбентов методом газовой хроматографии. — Почвоведение, 1976, № 5, с. 75—82.
13. Уткаева В. Ф. Теплота смачивания и ее связь с некоторыми физическими свойствами почв. — Бюллетень Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, 1983, вып. XXXIII, с. 24—28.

Ф. Т. Надиров

## АЗЭРБАЙҶАН ССР-НИН БӘ'ЗИ ХАРАКТЕР ТОРПАГЛАРЫНЫН ИСЛАТМА ИСТИЛИЈИ, ХҮСУСИ СӘТҲИ ВӘ ГИРОФИЛЛИЈИ

Мәғаләдә ДАК-1-1А микрокалориметриндә Азәрбајҹанын бә'зи характер торпагларынын ислатма истилијини муәјјән едилмәси вә алынған нәтичәләри кәстәрилмишдир. Һәр бир торпаг типини вә кенетик горизонтларынын ислатма истилијинә кәрә бир-бириндән фәргләнмәси гејд едилмишдир.

Ислатма истилијини гијмәтләри чәм хусуси сәтһини вә енеркетик әсасда өјрәнилән торпагларынын гидрофиллијини муәјјән едилмәсинә хидмәт едир.

УДК 598.2

Э. Г. СУЛТАНОВ

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОКАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПЯТИ ВИДОВ ПТИЦ КАВКАЗА С ТИПОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРОЙ ПЕСНИ

Институт зоологии АН АзССР

Проанализированы вокальные характеристики пяти видов певчих птиц Кавказа. Применен комплексный анализ, охватывающий все стороны вокальной активности особи, — как структуру отдельных песен, так и характер пения. Выявлено три типа пения (секвенций) у птиц с типологической структурой песни и три уровня структурной организации песни. Обнаружено, что одни вокальные характеристики (тип секвенций, временные интервалы между песнями, усечение песни) имеют, в первую очередь, ситуативную и сезонную изменчивость, другие (частотный диапазон песни, средний видовой интервал между песнями и др.) определяются систематическим положением вида, третьи (величина репертуара особи, морфология и длительность элементов) проявляют зависимость от экологических особенностей вида. Все вокальные характеристики в той или иной мере сочетают в себе эти признаки.

Изучением видов птиц с типологической структурой песни имеет особое значение. У разных видов в репертуаре особи может быть от 1 до 100 и более типов песен [2, 3, 6]. Репертуар особи может выполнять роль индивидуального маркера, успешнее привлекать самку и отпугивать соперника. Набор типов песен и характер их исполнения могут маркировать тип поведения, мотивационное и физиологическое состояние особи, ситуацию, в которой в данный момент она находится [1, 5, 4].

Запись песен птиц проведена в 34 точках 22 районов Кавказа с мая по июнь 1980 и 1983 гг. и с апреля по июль 1982 г. в Тебердинском, Рицинском, Пицундском, Колхидском, Боржомском, Сагурамском, Караязском, Гейгельском, Гирканском и Пиркулинском заповедниках, а также в окрестностях городов и сел Зангелан, Шуша, Нуравнд, Закаталы, Барда, Алты-Агач, Куба, Набрань Азербайджанской ССР и Хунчи, Араканы, Дубки, Махачкала (г. Таркитау) Дагестанской АССР. Всего собрано и обработано 12005 песен пяти видов птиц с четко выраженной типологической структурой песни. В их числе большая синица (*Parus major* 2533 песни от 91 особи в 14 районах записи, выделено 83 типа песни), москковка (*Parus ater* 720 песен, 54 особи, 11 районов записи, 40 типов песен), малая мухоловка (*Ficedula parva* 292 песни, 15 особей, 6 районов записи, 20 типов песен), обыкновенная чечевичка (*Carpodacus erythrinus* 362 песни, 27 особей, 5 районов записи, 16 типов песен), зяблик (*Fringilla coelebs* 8098 песен, 282 особи, 20 районов записи, 296 типов песен). Всего выделено 455 типов песен от 469 особей. Получены спектрограммы всех песен на приборе «Спектр-1».

Среди изученных видов песни синиц наиболее просты. Принципы

построения песни у большой синицы и москвки практически одинаковы. Песня представляет собой повторение одного и того же типа слога, который у большой синицы может состоять из 1—6 элементов (в среднем 2,65), а у москвки — из 2—3 (в среднем 2,55). Количество слогов в песне может широко варьировать от 1—2 до 7 (у москвки) — 27 и более (у большой синицы). При более высоком уровне эмоционального возбуждения, в частности, в начале брачного сезона или второго цикла размножения, большинство особей исполняет более длинные песни (за счет увеличения числа слогов в песне) с меньшим временным интервалом между ними. При испуге, беспокоестве число слогов в песне уменьшается (усечение песни), а интервал между ними возрастает. Формула песни у обоих видов идентична:  $A \cdot n$ , где  $A$  — тип слога, а  $n$  — среднее число слогов в песне данного вида. У большой синицы  $n = 5,6 \pm 0,84$ , а у москвки —  $n = 3,8 \pm 0,3$ . В репертуаре отдельной особи большой синицы нам удалось зарегистрировать от 1 до 6 типов песен, а москвки — от 1 до 4. Часто не удается записать полный репертуар особи, так как оба вида очень подвижны при пении и редко поют подолгу на одном месте, что затрудняет запись.

В песне малой мухоловки четко выделяются отдельные колена (фразы, строфы). Если песню изученных видов синиц можно представить в виде одного колена, то в полной песне малой мухоловки — 4, редко 5 колен, состоящих из простых (включает один элемент) или сложных (сочетание двух или более элементов) слогов. Первое и последнее колена, как правило, состоят из простых слогов. Песня имеет ступенчатую структуру. Каждое последующее колено обычно ниже по частоте предыдущего. Среди изученных видов песня малой мухоловки в среднем наиболее длинная ( $3,4 \pm 0,16$  с), имеет наиболее высокий частотный диапазон (2,6—7,2 кГц, у синиц — 2,5—6,6 кГц) и исполняется с наибольшим средним интервалом ( $12,3 \pm 2,1$  с). Формула песни  $Al_1Bn_2Vn_3Gn_4(Dn_5)$ , где прописная буква обозначает тип слога, а  $n$  — число слогов (в среднем) в данном колене (в скобках указано возможное число колен).  $n$  в разных коленах варьирует от  $1,9 \pm 0,76$  до  $3,6 \pm 2,4$ , а общее число слогов в песне от 8 до 15 (в коленах от 1 до 8). В репертуаре одной особи зарегистрировано от 1 до 3 типов песен.

Обыкновенная чечевичка и зяблик обнаруживают ряд общих черт в построении песни, что, по-видимому, отражает их родство на уровне семейства *Fringillidae*: 1. У обоих видов практически одинаковый частотный диапазон песни 1,7—5,8 (2—6) кГц. 2. Песня начинается от тихих элементов, а заканчивается наиболее громкими, предназначенными, по-видимому, для дистантной связи. 3. Обычно песня начинается в верхней части частотного спектра и далее расширяется за счет его нижней части. 4. При усечении песни чаще всего не исполняется только один последний элемент. Среди изученных видов обыкновенная чечевичка обладает наиболее короткой песней ( $1,2 \pm 0,1$  с), включающей наименьшее число элементов (3—6 в среднем  $5 \pm 0,3$ ). Наиболее важные особенности песни — это отсутствие повторения подряд какого-либо элемента и наличие на конце всех типов песен элемента с понижающейся частотой. По-видимому, это — видоспеци-

фичная деталь песни. Формула песни — АБВ (ГДЕ), где каждая буква означает тип элемента.

Зяблик обладает наиболее сложной песней среди изученных видов. Наряду с четким разделением песни на колена в большинстве типов песен встречаются отдельные не повторяющиеся так называемые вставочные или одиночные элементы (простые слоги). Наиболее громкая часть песни — концовка или росчерк, который может представлять собой простой или сложный слог. Песня без росчерка может включать 1—6 типов слогов (как одиночных, так и в составе колена), в среднем  $3,5 \pm 0,1$ . Росчерк может состоять из 1—6 элементов различной структуры, в среднем из  $1,5 \pm 0,2$  элементов. Простые слоги (вставочные элементы) всегда расположены между коленами, иногда группами до трех подряд. В редких случаях колена состоят из сложных слогов. Такие колена чаще располагаются в начале песни. 82% всех выделенных нами на Кавказе типов песен зяблика 3—4-сложные, то есть включают 2 или 3 колена и вставочный элемент. Формула песни  $Al_1(Bn_2Vn_3Gn_4Dn_5En_6)Pn_7$ , где А—Е типы слогов, Р — росчерк,  $n$  — числе слогов,  $n$  может варьировать в разных типах песен и в разных по счету слогах от 1 до 15, а число слогов во всей песне от 6 до 23 (в среднем  $15 \pm 0,8$ ). Длительность песни 1,5—3 с, в среднем  $2,2 \pm 0,08$  с. В репертуаре особи мы зарегистрировали 1,5 типов песен.

Таким образом, можно выделить три типа структурной организации песни у исследованных видов: 1) коленный (большая синица, московка, малая мухоловка), когда песня состоит из одного или нескольких колена; 2) неколенный (элементный), когда песня состоит только из простых слогов (не повторяющихся элементов), как у обыкновенной чечевички; 3) смешанный или коленно-элементный (зяблик), когда в песне встречаются как колена, так и одиночные элементы.

Наиболее устойчивая песня, характерна для обыкновенной чечевички (число элементов в типе песни неизменно). Наименее устойчивая песня у обоих видов синиц. Различные варианты типов песен отличаются числом слогов в песне. Варианты каждого типа песни у малой мухоловки и у зяблика отличаются числом элементов в каждом колене. У зяблика можно выделить устойчивые и неустойчивые типы песен. Устойчивые типы песен короче, включают меньше вариантов, наиболее предпочтительный вариант в них превышает половину всех исполнений данного типа песни.

В вокализации видов с типологической структурой песни можно выделить три типа пения (секвенций): а) монотипический, характерный для птиц с единственным типом песни в репертуаре. Формула пения  $A_n$ , где А — тип песни,  $n$  — количество песен в данном цикле пения; б) серийный, отмеченный у большой синицы, московки и зяблика, когда каждый тип песни особь исполняет несколько раз подряд (сериями) прежде, чем перейти к следующему. Формула пения  $Al_1Vn_2Sl_3Vn_4...$ , где А, В, С — типы песен,  $n$  — число песен в серии, которое у большой синицы варьирует от 16 до 129 (обычно 30—60), у московки — от 7 до 17, у зяблика — от 2 до 23 (в среднем 6,3, а у разных особей — от 2,5 до 14,5); в) несерийный (микросерийный), когда особь «перебирает» типы песен своего репертуара, не повторяя их подряд или исполняя с очень малой повторяемостью (микросериями). Формула пения такая же, как и при серийном пении, однако  $n$  варьирует от 1 до 8 (у малой мухоловки до 6), у большой синицы составляя в

среднем 2,75, у малой мухоловки 1,6 (у разных особей 1—3,3) у зяблика 2,6 (1,4—4,8). Таким образом, для обыкновенной чечевички характерно только монотипическое пение, для малой мухоловки — монотипическое и несерийное, для остальных видов — все типы пения.

Типы секвенций связаны с типами поведения. Так, у зяблика несерийное пение зафиксировано при попытке к спариванию. В целом несерийное пение чаще используется при более высоком уровне эмоционального возбуждения. У большой синицы и у московки при несерийном пении используется больше типов песен, чем при серийном. Как правило, определенные типы песен используются при определенных типах пения, следовательно, в определенных ситуациях. Однако у зяблика нет жесткой связи типов песен с типами пения, одни и те же типы песен используются при обоих типах пения. По-видимому, с этим связано и отсутствие у зяблика резкой границы между серийным и несерийным пением. Как при серийном, так и несерийном пении можно выделить статистически достоверно отличающиеся предпочитаемые и редкие типы песен. Встречаемость (доля от общего числа исполненных песен) первых доходит до 90%, а вторых — может падать до 3—8%. У зяблика встречаемость любого типа песни обычно не превышает 0,5.

Усечение (недопевание) песни — феномен, выявленный у всех исследованных видов. Птицы усекают песню в состоянии тревоги, при беспокойстве, в частности, при приближении наблюдателя. Чаще усекаются песни в конце брачного сезона перед линькой, когда птицы постепенно прекращают петь. У малой мухоловки при усечении песни сокращается не только число слогов в последнем колене, но и число колена в песне. В песне чечевички усечению подвергается последний и очень редко — два последних элемента. У зяблика доля усеченных песен не превышает 3—6% от общего числа исполненных. При этом разные типы песен в репертуаре особи в разной степени подвержены усечению. У чечевички повторяемость и встречаемость усеченных песен в среднем ниже, чем полных (1—3,3 против 3,75—5,3 и 0,09—0,36 против 0,91—0,64). У малой мухоловки встречаемость и повторяемость (среднее число песен в серии или микросерии) усеченных песен может даже превышать полные, с большой полнотой отражая эмоциональное состояние особи.

У всех исследованных видов величина интервала между песнями заметно увеличивается при беспокойстве, испуге, в состоянии тревоги и часто перед прекращением пения. Среднее значение интервала между песнями у разных особей может статистически достоверно отличаться, при этом в пределах любого района записи можно обнаружить особей как с большим, так и малым значением интервала между песнями. У большой синицы и у московки интервал между песнями при несерийном пении в среднем меньше, чем при серийном. У зяблика такой связи не наблюдается. У обоих видов синиц и у малой мухоловки перед началом брачного сезона и в первой половине каждого цикла размножения средний интервал для данного района записи имеет более низкое значение, чем в конце брачного сезона. У вьюрковых птиц зависимости между средним интервалом и фазами сезона размножения не обнаружено.

Интервал между песнями у большой синицы в среднем составляет  $3,5 \pm 0,5$  с (у разных особей в среднем  $3,5-8,9$  с при абсолютных значениях  $1,0-18$  с), у московки —  $3,6 \pm 0,5$  с ( $1-8,3$ ;  $1,2-16$  с), у малой мухоловки —  $12,2 \pm 2,14$  с ( $6,5-19$ ;  $5-28$  с), у обыкновенной чечевницы —  $5,2 \pm 0,6$  с ( $3,13-7,7$ ;  $2-19$  с), у зяблика —  $7 \pm 1$  с ( $3-12$ ;  $1,5-17$  с). Интервал более  $20-30$  с следует считать остановкой пения. Интересно, что средний интервал между песнями для исследованных видов оказался критерием отличия на уровне семейств, т. е. статистически достоверные отличия по этому показателю обнаружены только между представителями разных семейств. По нашим данным, интервалы между разными типами песен в среднем такие же, как и между одинаковыми.

Все изученные виды характеризуются мозаичным типом изменчивости песни. Одинаковые типы песен можно обнаружить как у соседних особей, так и на расстоянии в десятки и сотни километров. Максимальная популярность типа песни (доля птиц, имеющих наиболее распространенный тип песни в своем репертуаре) в пределах района записи изменялась от 15 до 45%, а вьюрковых — от 20 до 30%. Специфичность репертуара особи (отношение числа выделенных типов песен к числу исследованных особей данного вида) оказалась выше у видов с более сложным (наибольшим средним зарегистрированным) репертуаром. Так, по нашим данным, у обыкновенной чечевницы специфичность репертуара составляет 0,6, а средний зарегистрированный репертуар особи — 1, у московки — соответственно 0,74 и 1,15; у большой синицы — 0,91 и 1,43; у зяблика — 1,05 и 2,3; у малой мухоловки — 1,3 и 1,6 (единственное исключение). Отличия статистически недостоверны только между чечевницей и московкой, зябликом и малой мухоловкой.

Одинаковые типы песен обнаружены нами у синиц на расстоянии до 750 км, у малой мухоловки — до 550 км, у обыкновенной чечевницы — до 420 км, у зяблика — только до 325 км. Таким образом, чем проще по структуре песня, тем на большем расстоянии она устойчива. Чем больше повторяемость типа песни, тем выше его встречаемость.

Более протяжные и сложные, в отличие от большой синицы, по структуре элементы в песне московки, по-видимому, отражают большую звукопоглощаемость в хвойном лесу, где происходило формирование данного вида, по сравнению с листовым, характерным для большой синицы. Простота морфологии элементов чечевницы по сравнению с зябликом, по-видимому, отражает привязанность ее к открытым биотопам, где звук рассеивается слабее, чем в лесу.

Величина репертуара особи часто обнаруживает широкую изменчивость даже у видов одного рода [6] — это, по-видимому, также экологически зависимая характеристика. У лесных видов (синицы, малая мухоловка, зяблик) более богатый репертуар, чем у обыкновенной чечевницы, связанной с открытыми пространствами. Упрощение репертуара до 1—2 типов песен, по-видимому, вообще свойственно птицам открытых пространств в связи с общим падением значения акустических форм сигнализации.

Частотный диапазон песни в пределах семейства достаточно стабилен, однако в зависимости от экологии вида элементы песни могут

быть сосредоточены, главным образом, в какой-то более узкой его полосе.

Мозаичность изменчивости репертуара исследованных видов в той или иной степени отражает генетическую неоднородность отдельных поселений птиц и существующие между ними процессы обмена особями.

#### Литература

1. Симкин Г. Н. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц. — Орнитология, 1982, вып. 17, с. 36—53.
2. Симкин Г. Н. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц. — Бюлл. МОИП, Отд. биол., 1983, т. 88, вып. 1, с. 15—27.
3. Kroodsma D. E., Verner L. Complex singing behaviours among Cistothorus wrens. — Auk, 1978, vol. 95, No. 4, p. 703—716.
4. Payne R. Song structure, behaviour and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. — Anim. Behav., 1979, vol. 27, No. 4, p. 997—1013.
5. Smith W. J., Pawlukiewicz J., Smith S. F. Kinds of activities correlated with singing patterns of the yellow-throated vireo. — Anim. Behav., 1978, vol. 26, No. 3, p. 862—884.
6. Wiens J. A. Song pattern variation in the sage sparrow (*Amphispiza belli*): dialects or epiphenomena? — Auk, 1982, vol. 99, No. 2, p. 208—229.

Е. Н. Султанов

#### ГАФГАЗЫН ТИПОЛОЖИ СТРУКТУРА МАЛИК БЕШ НӨВ ГУШУН ВОКАЛ ХАРАКТЕРИСТИКАЛАРЫН МҮГАНСЭЛИ АНАЛИЗИ

Гафгазын 22 районунда беш нөв сэрчэки гүшларын 469 фәрдини 12000 чох нөгмөсү магнитофона жазылып тәһлил едилмишдир. Үч тип нөгмө секвенсиясы /охунмасы/: монотипик, серијалы, микросеријалы /серијасыз/ вә үч дәрәжә нөгмө структуру тәшкилаты: күшәли /фразалы/, элементли /күшәсиз/ вә гарышыг /күшә-элементли/ ашкар олунуб. Мүәјјән едилмишдир ки, бәзи вокал характеристикалар /охума тили, нөгмә арасы вахт интерваллары, нөгмәни касиб-гьсалтмасы/ биринчи нөвбәдә шәранти вә мөвсүми дәјишкәнлијә маликдир; бәзиләри /нөгмәни тезлик диапазоно, нөвәмәх-сус орта нөгмә арасы интервалы/ нөвүн систематик мөвгәјиндән асылдыр; бәзиләри исә/ фәрдин репертуар һәмми, нөгмә элементләрини морфолокијасы вә вахт узунлугу/ нөвүн еколоки хусусијәтләриндән асылдыр. Бүтүн вокал характеристикалары мұх-тәлиф дәрәжәдә бу хусусијәтләри өзүндә бирләшдирир.

УДК 595.799/471.61

Л. М. РЗАЕВА, Г. А. ЯМИНОВА

**МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ФАУНЫ АФЕЛИНИД (Hymenoptera Aphelinidae) АПШЕРОНСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Институт зоологии АН АЗССР

Приводятся 24 вида афелинид, паразитирующих на кокцидах, алейродидах, тлях. Среди них 8 видов новых для фауны Азербайджана; в том числе 1 вид — для фауны СССР, 2 вида — для фауны Закавказья отмечаются впервые.

Среди естественных врагов кокцид, алейродид, тлей афелиниды имеют большое значение. Но фауна афелинид в условиях Азербайджана, в частности, на Апшеронском п-ове изучена крайне недостаточно. Всего для фауны республики известно 29 видов афелинид, среди которых 11 видов отмечены в фауне Апшеронского полуострова [3].

Материалом для настоящей статьи послужили сборы Г. А. Яминовой, проводившиеся в течение полевых сезонов 1983—1984 гг. на Апшеронском п-ове. Сбор паразитов производился в основном путем выведения из хозяев по общепринятой методике, а также с помощью энтомологического сачка [2, 6].

Сведения о пищевых связях и распространении видов приводятся по М. Н. Никольской и В. А. Яснош [2, 3].

Виды, отмеченные одной звездочкой, являются малочисленными и редко встречающимися, а отмеченные двумя звездочками, — многочисленными, часто встречающимися.

Виды афелинид проверены или определены докт. биол. наук В. А. Яснош. Хозяева афелинид — белокрылки определены к.б.н. Г. А. Кулиевым, тли — к.б.н. Н. Д. Везириным, а кокциды — к.б.н. А. Г. Имамкулиевым, которым выражаем свою благодарность.

1. *Eretmocerus haldemani* Howard\* — выведен из пупариев *Trialetrodes vaporariorum* Westw. на помидоре, *Aleurodes proletella* L. на *Lactuca scariola* L. Известен как паразит многих видов алейродид в том числе *Trialetrodes vaporariorum* Westw. Распространение: Северная Америка [2], позднее найден на Гавайских островах и в Индии. Отмечен в Японии, где производится попытка его использования в борьбе с тепличной белокрылкой [7]. Для фауны СССР отмечается впервые.

2. *Marletta picta* (Andre)\* — выведен из *Planococcus citri* Ris. на винограднике. Является вторичным паразитом многих кокцид и грушевой медяницы. Распространение: Западная Европа, юг Европейской части СССР, Крым, Кавказ, Восточный Казахстан, Приморский край.

3. *Aphelinus fulvus* Jasnoch.\* — паразит *Chaetophorus capreae* Koch. на тополе. По литературным данным, является специфическим паразитом *Chaetophorus capreae* Koch. [2]. Распространение: юг

Европейской части СССР (Украина). Впервые отмечается для Закавказья.

4. *Aphelinus asychis* Walker\* (= *A. semiflavus* Howard.) — выведен из *Hyalepterus pruni* Geoff. на персике, из *Aphis gossypii* Glov на траве. Является паразитом персиковой, гороховой, бахчевой, капустной, сорговой, большой злаковой и ряда других тлей. Распространение: Европейская часть СССР, Закавказье (Аджария), Западная Европа, Израиль, Турция, Иран, Северная Америка, Аргентина.

5. *Aphelinus chaonta* Walker.\*\* — выведен из *Aphis genistae* на дроке из *Dysaphis devector* Wlk. на яблоне, из *Brachycaudus helichrysi* Kalt. на клевере, из *Aphis umbrella* C. В. на маке; *Aphis farinosa* Gmell на иве, *Aphis fabae* Scop. на тыкве, *Aphis craccivora* Koch. на акации. Является паразитом многих тлей из родов *Aphis*, *Dysaphis*, *Toxoptera*, *Brachycaudus* [1—3]. Нами он впервые выведен из следующих видов: *Aphis genistae* *Brachycaudus helichrysi* Kalt., *Aphis craccivora* Koch. Распространение: Грузия, Европейская часть СССР, Средняя Азия, Западная Европа, Южный Китай завезен в США (Калифорния).

6. *Aphelinus mali* Haliday. — паразит *Eriosoma lanigerum* Hausm на яблоне. Паразитирует лишь на кровяной яблоне тле. Распространение: Северная Америка, отсюда завезен в Европу, Южную Африку, в Корею, в Японию, в Австралию, в Новую Зеландию, в Южную Америку и в СССР, для борьбы с кровяной тлей.

7. *Aphelinus flavipes* (= *A. kurdjumovi*) Mercet. — выведен из *Dysaphes devector* Wlk. на яблоне, из *Brachycaudus helichrysi* Kalt. на клевере. Материал собран также сачком. Заражает обыкновенную злаковую тлю, сорговую и серую свидинно-злаковую тлей [1—3]. *Dysaphis devector* Wlk., *Brachycaudus heliochrysi* Kalt.

— как хозяева этого паразита указываются впервые. Распространение: Европейская часть СССР, Закавказье, Средняя Азия, Венгрия, Индия. Вид указан для Азербайджана Л. М. Рзаевой и В. А. Яснош [4].

8. *Aphelinus chilensis* Howard — выведен из *Aspidiotus nerii* Vche. на олеандре, мелии, самшите, маслине. Является паразитом *Hemiberlesia rapax* Comst., *Chrysomphalus dictyospermi* Morg., *Chrysomphalus berlesii* Leon., *Hemiberlesia latani* и *Aspidiotus nerii* Vche. Распространение: Черноморское побережье Кавказа, юг Западной Европы, Северная Африка, Южная и Северная Америка, Австралия. Для Азербайджана отмечается впервые.

9. *Aphytis proclia* Walker. — паразит *Aulacaspis rosae* Vche. на розе. Заражает многих щитовок. Распространение: Европейская часть СССР, Закавказье, Кавказ, Крым, Средняя Азия, Приморский край, Западная Европа. Вид для Азербайджана указан Л. М. Рзаевой и В. А. Яснош [4].

10. *Aphytis maculicornis* (Masi) — выведен из *Parlatoria oleae* Colvée на маслине, ясене, шиповнике, лохе, боярышнике, японской мушмуле, алыче, сливе, миндале, яблоне, груше. Специфический паразит самок, реже самцов фиолетовой щитовки. Распространение: Западная Европа, Кавказ, Закавказье, Средняя Азия, Иран, Ирак, Индия, Пакистан, Афганистан, Египет, ввезен в США.

11. *Aphytis mytilaspidis* (Le Baron)\*\* — выведен из *Diaspidiotus caucasicus* Borchs., из *Salsicola kermanensis* Lndgr. на тополе, из *Lepi-*

dosaphes sp. на гранате, из *Lepidosaphes ficus* S. на инжире. Паразит многих щитовок. *Lepidosaphes* sp. на гранате, *Lepidosaphes ficus* S. на инжире, как хозяева этого паразита указываются впервые. Распространение: Европейская часть СССР, Крым, Кавказ, Закавказье, Средняя Азия, Западная Европа, Северная Африка, Ирак, Индия, Япония, Америка.

12. *Aphytis aonidia* (Mercet)\* — паразит *Lepidosaphes* sp. на гранате. Является паразитом многих щитовок. *Lepidosaphes* sp. на гранате, как хозяин этого паразита в литературе ранее не указывался. Распространение: юг Европейской части СССР, Кавказ, Западная Европа. Вид для Азербайджана указан А. Имамкулиевым (1966) из Ленкоранской зоны [4].

13. *Phycus* sp. является паразитом *Lepidosaphes ficus* S. на инжире, *Lepidosaphes* sp. на гранате. Впервые отмечается для Закавказья.

14. *Coccophagus lycimna* Walker.\*\* — выведен из личинок *Coccus hesperidum* L. на мандарине, лимоне, лавре, клевере, мушмуле; из *Partenolecanium corni* Bche. на акации, из *Partenolecanium persicae* L. на шелковице, винограде, из *Sphaerolecanium prunastri* F. на алыче. Паразит личинок 2-го возраста, реже самок многих ложнощитовок. Распространение: юг Европейской части СССР, Крым, Кавказ, Средняя Азия, Приморский край, Западная Европа, Иран, Африка, Австралия, Северная Америка.

15. *Coccophagus semicircularis* Först (= *C. scutellaris* Dalman) — паразит личинок *Coccus hesperidum* L. на пальме, мандарине, канплине. Заражает многих ложнощитовок и пульвинарий. Распространение: Европейская часть СССР, Крым, Кавказ, Средняя Азия, Приморский край, Западная Европа, Иран, Африка, Австралия, Северная Америка. Вид для Азербайджана указан В. И. Русановой на *Pulvinaria* sp. (4).

16. *Azotus atomon* (Walker) — выведен из *Diaspidiotus caucasicus* Borchs на тополе. Вторичный паразит многих щитовок. Распространение: Европейская часть СССР, Ленинградская область, Кавказ, Закавказье, Средняя Азия, Приморский край, Западная Европа, Северная Америка. Для Азербайджана впервые отмечен Л. М. Рзаевой и В. А. Яснош из *Parlatoria oleae* Colvee. (4).

17. *Azotus celsus* (Walker)\* — выведен из *Lepidosaphes* sp. на гранате. Вторичный паразит многих щитовок. *Lepidosaphes* sp. на гранате, как хозяин этого вида указывается впервые. Распространение: юг Европейской части СССР, Крым, Кавказ, Закавказье, Средняя Азия, юг Западной Европы.

18. *Archenomus maritimus* (Nik.)\* — получен из *Lepidosaphes* sp. на гранате. Заражает *Diaspidiotus perniciosus* Comst., *D. gigas* Th et Gern., *Lepidosaphes ulmi* L., *Eridiaspis leperii* Ston. Впервые выведен из *Lepidosaphes* sp. на гранате. Распространение: юг Европейской части СССР, Северный Кавказ, Приморский край, Венгрия. Паразит для фауны Азербайджана указывается впервые.

19. *Archenomus caucasicus* (Jasnoch)\*\* — является паразитом *Diaspidiotus caucasicus* Borchs на тополе. Заражает *Diaspidiotus caucasicus* Borchs., *D. gigas* Th et Gern., *D. ostreaformis* Curt.

и ряд других. Распространение: Закавказье. Для Азербайджана указывается впервые.

20. *Hispanitella lauri* (Mercet)\*\* — выведен из *Diaspidiotus caucasicus* Borchs., *Salicicola kermanensis* Ind. на тополе. Является паразитом многих щитовок. Распространение: юг Европейской части СССР, Кавказ, Закавказье, Приморский край, Западная Европа.

21. *Aspidiotiphagus citrinus* (Craw) — выведен из *Parlatoria oleae* Colvee. на леруструме, яблоне, алыче; из *Aspidiotus nerii* Bche. на олеандре, аспарагусе; из *Diaspis echinocacti* Bche. на кактусе. Является паразитом многих щитовок. Распространение: всемирно.

22. *Encarsia* (= *Trichaporus*) *partenopea* Masl.\*\* — выведен из пупариев *Trialeurodes vaporariorum* West. на помидоре, на тыкве, из пупариев *Aleurodes prolella* L. на *Lactuca serriola* L.; из *Siphoninus phellyreae* Hal. на боярышнике. Внутренний паразит многих алейродид. Распространение: Закарпатье, Восточный Казахстан, Западная Европа, Северная Америка.

23. *Encarsia* (*Prospaltella*) *aurantii* Howard. — выведен из *Aspidiotus nerii* Bche на олеандре; из *Cryosphalus dictyospermi* Morg. на фикусе. Является паразитом многих щитовок. Распространение: Черноморское побережье Кавказа, Иран, Северная Америка, Аргентина, Чили, Китай, Австралия. Для Азербайджана указан Л. М. Рзаевой и А. Имамкулиевым, как паразит палочковидной щитовки на цитрусовых в Ленкоранской зоне [5].

24. *Encarsia* (*Prospaltella*) *fasciata* Malen.\*\* — выведен из *Aulacaspis rosae* Bche. на розе; из *Diaspidiotus caucasicus* Borchs. на тополе; из *Aonidia lauri* Boche. на лавре; из *Unaspis evonymi* Comst. на бересклете. Является паразитом ряда щитовок. *Aonidia lauri* Boche., *Unaspis evonymi* Comst. — как хозяева этого паразита указываются впервые. Распространение: Черноморское побережье Кавказа, Закавказье, Западная Европа, Северная Америка. Вид для фауны Азербайджана указывается впервые.

Таким образом, на Апшеронском п-ове выявлено паразитирование 24 видов афелинид на алейродидах, тлях, кокцидах. На алейродидах паразитирует 2 вида 2 родов, на тлях — 5 видов одного рода, в червцах — 1 вид, на ложнощитовках — 2 вида одного рода, на щитовках — 14 видов 7 родов. Для 7 видов афелинид выявлены 12 новых видов хозяев.

#### Литература

1. Ахвледиани М. П. Фауна и экология паразитов тлей Восточной Грузии. — Тбилиси, 1981, с. 33—38.
2. Никольская М. Н., Яснош В. А. Афелиниды Европейской части СССР и Кавказа. — М.—Л., 1966, с. 114—281.
3. Определитель насекомых Европейской части СССР. — Л., 1978, т. 3, ч. 2, с. 469—501.
4. Рзаева Л. М., Яснош В. А. Материалы к изучению фауны хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) Азербайджана. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1975, № 2, с. 89—94.
5. Рзаева Л. М., Имамкулиев А. Г. Палочковидная щитовка и ее паразит в условиях Талыша. — В кн.: Материалы сессий Закавказского совета по координированным науч.-иссл. работ по защите растений, Баку, 1966, с.
6. Тряпицын В. А., Шапиро В. А., Щепетельникова В. А. Паразиты и хищники вредителей сельхозкультуры. — Л., 1965, с. 87—109.

Л. М. Рзаева, К. Э. Яминова

#### АБШЕРОН ЯРЫМАДАСЫНЫН АФЕЛИНИДЛЭРИ

Бу магаләдә Абшерон жарымадасынын паразит чүчүлэри-афелинидлэри һаггында мә'лумат верилр. Алејродидларда 2 нөв, мәнәңләрда 5 нөв, јастычаларда 1 нөв, јаланчы чанаглыјастычаларда 2 нөв, чанаглы јастычаларда 14 нөв афелинид паразитлик едир. 8 нөв афелинид Азербайчаны, 1 нөв ССРИ-нин, 2 нөв Загафгазијанын фаунасы үчүн илк дөфа олараг гејд едилр.

УДК 631.523:575:633.11

И. Д. МУСТАФАЕВ, А. А. АЛЕКСАНИН

#### НАСЛЕДОВАНИЕ ВЫСОТЫ РАСТЕНИЯ И ПРОДУКТИВНОСТИ В ГИБРИДНЫХ ПОКОЛЕНИЯХ ТВЕРДОЙ ПШЕНИЦЫ

*Институт генетики и селекции АН АзССР*

Обсуждаются результаты изучения характера наследования длины стебля, верхнего междоузлия и массы зерен с растения при скрещивании высокорослых сортов твердой пшеницы с короткостебельными. Показано, что высокорослость и длина верхнего междоузлия контролируются аллелями 2—4 генов, а сочетание их рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии определяет короткостебельность и меньшую длину верхнего междоузлия. Получены промежуточные по длине стебля формы твердой пшеницы с продуктивностью на уровне лучшего из родителей и выше.

Современная селекция пшеницы на продуктивность неразрывно связана с селекцией на короткостебельность.

При селекции высокопродуктивных низкостебельных устойчивых к полеганию сортов твердой пшеницы в осенних сроках сева особую актуальность представляет изучение наследования признаков высоты растений и продуктивности. Известна большая амплитуда изменчивости по этим признакам в  $F_2$  популяций твердой пшеницы, особенно при скрещивании резко различающихся по высоте и продуктивности сортов [1—3].

Стародавние и районированные сорта твердой пшеницы Азербайджана (Севиндж, Шарк и др.) отличаются высокорослостью (135—170 см) и склонностью к полеганию. Для снижения высоты растений и получения высокопродуктивных низкостебельных форм твердой пшеницы необходимо проводить скрещивания их с короткостебельными формами и сортами. При этом важно знать характер наследования этих признаков у различных гибридов.

В качестве родительских форм использованы местные сорта твердой пшеницы и короткостебельные сортообразцы из коллекции ВИРа,  $F_1$  и  $F_2$  и их родительские формы. Посев проводили на орошаемом участке КНЭБ осенью по чистому пару с междурядьями 20 см и расстоянием между зернами в 5 см.

При лабораторном анализе индивидуально у всех растений гибридов и выборочно у 30 растений родительских пар измеряли высоту и длину верхнего междоузлия стебля, а также определяли массу зерен с каждого растения.

Степень доминирования ( $h_p$ ) определяли по Beil, Atkins [5]. Степень соответствия фактически полученных данных при гибридологическом анализе и теоретически ожидаемым определяли с помощью хи-квадрат [4].

Анализ характера наследования высоты растений и длины верхнего междоузлия, а также массы зерен с растения показал, что в зависимости от комбинации скрещивания наследование изучаемых призна-

ков осуществлялось в основном по типу неполного доминирования и сверхдоминирования, в единичных случаях имело место промежуточное наследование (табл. 1). Так, по высоте растений в  $F_1$  промежуточное наследование отмечено в комбинации И-282204×Севиндж и обратно. В  $F_1$  остальных комбинаций и во всех  $F_2$  высота растений наследовалась по типу частичного доминирования признака высокорослого родителя.

Длина верхнего междоузлия как в  $F_1$ , так и в  $F_2$  всех комбинаций наследовалась по типу частичного доминирования родителя с большим выражением этого признака (см. табл. 1).

Масса зерен с растения в  $F_1$  всех комбинаций наследовалась по типу сверхдоминирования, истинный гетерозис (% к лучшей родительской форме) при этом по комбинациям колебался от 12 до 46,3%. В  $F_2$  этот признак наследовался по типу сверхдоминирования (в четырех комбинациях), полного или частичного доминирования признака одного из родителей (две комбинации) и промежуточно (две комбинации).

По признакам: высота растений и длина верхнего междоузлия стебля характер наследования в  $F_1$  и  $F_2$  одной и той же комбинации был одинаковым (кроме прямой и обратной комбинации И-282204×Севиндж). По массе же зерен с растения в четырех комбинациях имело место изменение характера наследования этого признака (табл. 1). При этом некоторые рецессивные комбинации (Севиндж×И-282204 и Сары бугда×И-282199) различались по характеру наследования массы зерен с растения (табл. 1).

По анализированным трем признакам в  $F_2$  имело место широкое варьирование, о чем можно судить по амплитуде изменчивости в сравнении с родительскими парами. Характерно, что при расщеплении в  $F_2$  по высоте и длине верхнего междоузлия растений не выщеплялись фенотипы с более низкими показателями этих двух признаков, чем у меньшего из родителей. Наоборот, в  $F_2$  появлялись растения с показателями этих признаков, превышающих более высокорослый родитель. Эти фенотипы могли представлять модификации или + трансгрессии.

Количественное распределение растений  $F_2$  по высоте и длине верхнего междоузлия показало на выщепление с различной частотой форм типа отцовских, различной степени промежуточных и материнских. Подсчет числа растений, относящихся к этим группам, и оценка соответствия их определенным генотическим соотношениям с помощью критерия хи-квадрат, показали, на двух- и четырехфакторную схему расщепления и их модификаций, т. е. наследование этих признаков осуществляется с участием двух—четырёх полимерных доминантных генов. Генетические соотношения при этом следующие: 1:15; 1:63; 1:255, что с высокой степенью вероятности доказано критерием хи-квадрат (табл. 2). Выявилось, что высокорослость и большая длина верхнего междоузлия стебля контролируются у местных сортов двумя—четырьмя доминантными генами, а короткостебельность и меньшая длина верхнего междоузлия зарубежных сортов — сочетанием их рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии. Различная высота и различная длина верхнего междоузлия стебля промежуточных форм и зависят от числа полимерных доми-

Таблица 1  
Средние показатели трех количественных признаков и степень ( $h_p$ ) доминирования в  $F_1$  и  $F_2$  твердой пшеницы

Родительские формы и гибридные комбинации	Длина верхнего междоузлия			Высота растений			Масса зерен с растения				
	$F_1$	$F_2$	$h_p$	$F_1$	$F_2$	$h_p$	$F_1$	$F_2$	$h_p$		
	$\bar{X}$	$\bar{X}$	lim	$\bar{X}$	lim	$\bar{X}$	$\bar{X}$	lim	$h_p$		
И-282232, гордиформе, Чили	26	33	25-56	65	76	65-85	7,7	6,4	3,5-11,5	-0,2	
И-282204, мелянолус, Чили	25	35	22-45	60	86	76-105	8,4	7,7	2,4-16,9	-1,0	
И-282199, мелянолус, Чили	24	40	32-52	65	88	75-95	10,8	9,7	7,1-14,4	1,5	
Севиндж	59	72	60-87	145	169	160-180	10,3	9,2	4,2-17,2	7,6	
Кара кылчык	61	61	52-70	140	147	135-155	10,0	8,9	3,3-14,2	5,6	
Сары бугда	63	63	48-80	155	167	140-180	9,5	8,4	5,0-15,3	0,54	
И-282204×Севиндж	66	0,82	61	125	0,06	146	11,8	14,6	8,3	3,2-23,8	
Севиндж×И-282204	58	0,94	56	125	-0,06	141	11,7	13,6	7,7	2,0-24,2	
И-282232×Кара кылчык	50	0,37	59	123	0,54	139	12,8	28	9,5	4,0-17,7	
Кара кылчык×И-282232	50	0,37	58	120	0,47	136	11,2	2,0	12	3,2-14,5	
И-282204×Сары бугда	51	0,30	57	125	0,37	143	13,4	8,0	41	10,7	
Сары бугда×И-282204	51	0,35	56	125	0,37	145	13,9	9,0	46,3	10,0	
Сары бугда×И-282199	56	0,51	56	130	0,44	143	11,0	17,5	14,2	6,2	
И-282199×Сары бугда	51	0,17	54	128	0,40	145	98-175	13,7	5,5	26,9	
											9,0
											3,2-13,8

Таблица 2

Характер расщепления длины верхнего междоузлия и высоты растений в F<sub>2</sub> твердой пшеницы

Гибридная комбинация	Признак	n	Распределение в F <sub>2</sub> растений		ХИ— квадрат	Уровень значимости P
			генетиче- ское соот- ношение	фактическое		
И-282204 × Севиндж	Длина верхнего междоузлия	355	1:15	20*:335**	22,2:332,8	0,95**—0,50*
	Высота р-ний	355	1:15	20:335*	22,2:332,8	0,50—0,20
Севиндж × И-282204	Дл. верхн. м.	435	1:63	10:425	6,8:428,4	0,95—0,50
	Высота р-ний	435	1:63	10:425*	6,8:428,4	0,95—0,50
И-282232 × Кара-кылчык	Дл. верхн. м.	250	1:63	5:245*	3,9:245,7	0,95—0,50
	Высота р-ний	250	1:63	5:245*	3,9:245,7	0,95—0,50
Кара-кылчык × И-282232	Дл. верхн. м.	240	1:63	5:235*	3,75:236,25	0,99—0,95
	Высота р-ний	240	1:63	5:235*	3,75:236,25	0,99—0,95
И-282204 × Сары бугда	Дл. верхн. м.	325	1:63	5:320*	5,08:319,9	0,99—0,95
	Высота р-ний	325	1:63	5:320*	5,08:319,9	0,95—0,50
Сары бугда × И-282204	Дл. верхн. м.	415	1:15	25:390	25,62:384,4	0,20—0,10
	Высота р-ний	410	1:255	0:410*	1,5:408,4	0,95—0,50
Сары бугда × И-282219	Дл. верхн. м.	190	1:15	10:180*	11,87:178,13	0,50—0,20
	Высота р-ний	190	1:63	1:189*	2,9:187,1	0,50—0,20
И-282199 × Сары бугда	Дл. верхн. м.	270	1:15	13:257*	16,9:253,5	0,95—0,50
	Высота р-ний	270	1:63	4:266*	4,22:265,8	0,95—0,50

нантных аллелей в генотипе. При накоплении доминантных полимерных генов их действие, как известно, суммируется. Взаимодействие таких генов приводит к кумулятивному эффекту.

Некоторая часть промежуточных форм (например, типа A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>a<sub>3</sub>a<sub>3</sub> или A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub>a<sub>3</sub>a<sub>3</sub> и др.) в F<sub>2</sub> не расщеплялась, представляя собой гомозиготы по одной—трем парам доминантных аллелей. Среди полученных выделены продуктивные (на уровне лучшего из родителей или выше) формы с устойчивой к полеганию соломинной. Масса зерен с высоты растений, полученной от скрещивания И-282204 с сортом Сары бугда, масса зерен с растения составила в среднем 21 г.

Таким образом, можно сделать следующие выводы.

1. Установлено, что в исследованной группе гибридов твердой пшеницы высота растений и длина верхнего междоузлия наследуются по типу неполного доминирования более высокорослой формы. Масса зерен с растения наследуется по типу неполного доминирования лучшего из родителей или сверхдоминирования.

2. Высота растений и длина верхнего междоузлия наследуются по типу полимерии. Установлено, что высокорослость и длина верхнего междоузлия у местных сортов определяются доминантными аллелями двух—четырёх генов, а сочетание их репрессивных аллелей в гомозиготном состоянии определяет короткостебельность зарубежных сортообразцов и меньшую длину их верхнего междоузлия.

3. В расщепляющихся поколениях гибридов от скрещивания высокорослых сортов с короткостебельными отобраны промежуточные константные по длине стебля формы с продуктивностью на уровне лучшего из родителей или выше.

#### Литература

1. Али-заде А. В. Ботанический состав и генофонд тетраплоидных видов рода тритикум Азербайджана, его использование и сохранение. — Докт. дисс., Л., 1980.—461 с.
2. Миргасанов Н. М. Изменчивость и наследование некоторых количественных признаков у гибридов озимой твердой пшеницы: Авт. дис... канд. биол. наук.— Баку, 1979.—25 с.
3. Мустафаев и др. Изменчивость и наследование количественных признаков у гибридов пшеницы. — Генетика, № 8, с. 10.
4. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1965.—422 с.
5. Veil G. M., Atkins R. E. Inheritance of quantitative characters in grain Sorghum — JOMA cdate coll. J. Sci., 1965, № 3, 39, 3.

И. Д. Мустафаев, А. А. Алексанян

#### БЭРК БУГДАНЫН ГИБРИД НЭСИЛЛЭРИНДЭ БИТКИЛЭРИ НУДҮРЛҮҮНҮН ВЭ МЭЪСУЛДАРЛЫГЫНЫН ИРСЭН КЕЧМЭСИНЭ ДАИР

Мәгаләдә уча боҗлу вә гыса боҗлу бугда гибридариндә ахырынчы бугумун узунлугу, 1000 дәнин чәкиси вә бу аламәтләрин ирсән кечмәсинә даир алынмыш тәдгигат материаллары музакирә едилир.

Мүәјјән едилмиш ки, јерли сортларда уча боҗлулуг вә ахырынчы көвдә бугумун узунлугу 2—4 х аллел кенләрдә нәзарәт едилир.

Гомозигот вәзјјәтдә һәмни кенләрин ресессив аллелләри биткиләрин гыса боҗлулуғуну вә сонунчу көвдә бугумунун гыса олмасыны нәзарәт едир. Гибридарлашма нәтижәсиндә бәрк бугданын елә формалары алынмыш ки онлар көвдәнин бојуна көрә орта боҗлу, мәнсулдарлығына көрә исә ән јахшы валидејинә бәрәбәр олмуш.

УДК 612.833.81+612.821+159.9

Г. Г. ГАСАНОВ, А. Р. АЛЛАХВЕРДИЕВ, Ш. Т. ЭФЕНДИЕВ

## ОСОБЕННОСТИ ЭМОЦИОНАЛЬНО-АФФЕКТИВНЫХ РАССТРОЙСТВ ПРИ НЕВРОЗАХ ЮНОШЕСКОГО ВОЗРАСТА

Институт физиологии им. А. И. Караева АН АзССР

В настоящей работе исследована эмоционально-эффективная сфера у здоровых и ее особенности при неврозах у юношей 17—18 лет. Выявлена полная адекватность использования теста МИЛ для исследования эмоциональной и психологической сферы в данном возрасте. Выделено три ведущих синдрома при невротических расстройствах. Установлено, что в юношеском возрасте, в отличие от взрослого, истерический и ипохондрический синдромы встречаются чаще, чем тревожно-депрессивный.

В литературе имеются сведения о том, что заболеваемость неврозами за последние полвека значительно возросла. По опубликованным данным, число психических заболеваний за последние 65 лет возросло в 1,6 раза, а число неврозов — в 24 раза [9]. По данным Т. Г. Морозовой и Г. Я. Лукачера [6], по всей стране неврозы среди заболеваний занимают второе место [18, 2%]. Этим прогрессирующим ростом заболеваемости и обусловлен повышенный интерес к их изучению.

Одним из патогенетических звеньев невротических расстройств является нарушение функционирования эмоционально-мотивационных систем, что отражается на формировании поведения и адекватной оценке его результатов [3]. Это проявляется в различного типа акцентуациях характера и особенностях личности больного.

Однако при всей многочисленности исследований данной проблемы, затрагивающих детский и взрослый периоды развития [7, 4, 5, 12, 1], остаются недостаточно изученными особенности эмоционально-аффективных нарушений психической деятельности при невротических расстройствах юношеского возраста (17—18 лет).

Недостаточность психической защиты личности и обилие возможных психотравмирующих ситуаций (окончание школы, поступление и начало учебы в вузе, начало производственной деятельности) дают основание предположить, что данный возраст является интересным объектом исследования различных аспектов личностных характеристик и актуального психического состояния в норме и при неврозах.

С этой целью нами было обследовано 9 больных и в качестве контроля 7 здоровых юношей в возрасте 17—18 лет. Использовались методы сбора психологического анамнеза и психологического исследования личности, т. е. как субъективный, так и объективный методы.

Психологический анамнез включал в себя выявление акцентуаций характера, особенностей межличностных отношений, поведения и привычек испытуемого. Для больных неврозами он дополнялся жало-

бами, причинами болезни, сведениями о начале заболевания, тем, насколько оно изменило поведение больного, отношение к окружающим, к самому себе.

С целью объективного психологического исследования личностных характеристик использовался наиболее распространенный и прожективный тест — Миннесотский многопрофильный личностный опросник (ММРТ или МИЛ), в адаптации Ф. Б. Березина с сотр. [2]. Нужно отметить, что данный тест адаптирован на взрослых испытуемых и для психологических исследований в возрасте 17—18 лет не применялся. Следовательно, одной из задач работы являлось определение адекватности и правомерности его использования в этом возрастном периоде.

Среди здоровых юношей преобладали лица с нормостенической конституцией. В анамнезе отсутствовали какие-либо психические и неврологические расстройства. При психологическом исследовании общительны, активны, уверены в себе. Это подтверждалось и усредненным профилем личности теста МИЛ, где все шкалы находились в пределах принятой психической нормы (менее 70 Т-баллов). Отмечался ведущий пик профиля по 9-й (гипоманиакальные черты) шкале и низкая 2-я (тревожно-депрессивные черты) шкала, что также свидетельствует об общительности, оптимистичности и активности испытуемых (рис. 1).

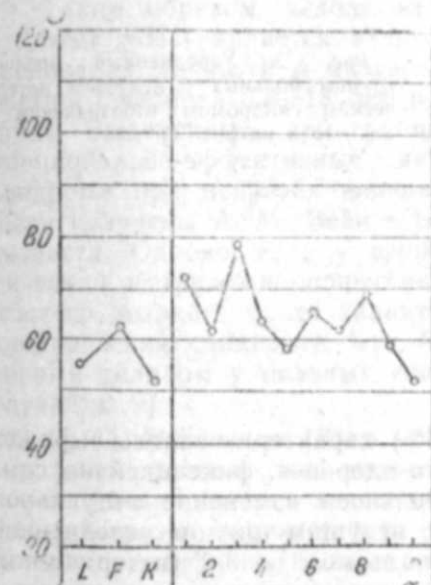


Рис. 1. Усредненный профиль группы здоровых по методике МИЛ. По оси абсцисс — шкалы МИЛ (L, F, K — оценочные, 1—9 — клинические); по оси ординат — Т-баллы

В анамнезе юношей, больных неврозами, имела место психотравма, острое начало заболевания, которое приходилось в основном на возраст 7—14 лет. После соответствующего лечения наблюдался период ремиссии и повторное обострение заболевания в 17—18 лет. Большинство исследуемых связывали рецидив болезни с нервным пе-

ренапряжением и конфликтами личного характера. Предъявлялись различного рода жалобы, отмечались расстройства межличностных контактов, эмоциональная лабильность, пессимизм. На электроэнцефалограммах неврологически органической патологии не выявлено.

При подробном психологическом исследовании были выделены три группы больных.

У больных I группы (4 чел. — 44,4%) эмоционально-эффективные расстройства в виде снижения настроения и затруднения межличностных контактов сочетались с такими чертами личности, как эгоцентризм, недостаточность критической оценки ситуации, демонстративность в поведении. Указанные особенности больных нашли свое отражение в характеристике усредненного профиля личности теста МИЛ с пиком по 3-й (истерической) и подъемом по 1-й (ипохондрической) шкале. Самая низкая шкала — 0-я (социальной интроверсии) (рис. 2).

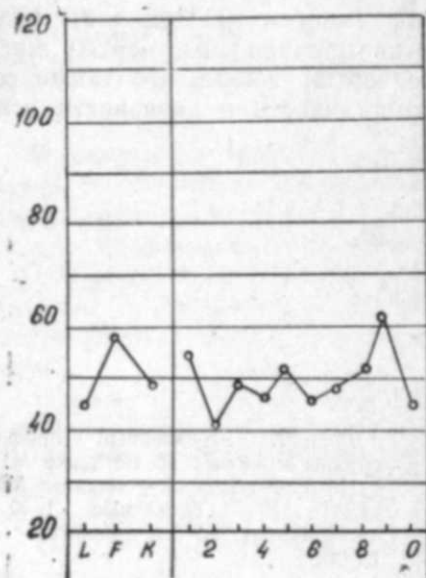


Рис. 2. Усредненный профиль группы больных с ведущим истерическим синдромом (обозначения те же, что и на рис. 1)

Больные II группы (4 чел. — 44,4%) характеризовались выраженным беспокойством за состояние своего здоровья, фиксацией на соматических жалобах. Выявлено значительное изменение актуального психического состояния исследуемых с ведущим циклом усредненного профиля по 1-й (ипохондрической) и подъемом по 3-й (истерической) шкале (рис. 3).

III группа состояла из 1 человека (11,2%). Здесь на первый план выступало сниженное настроение, почти постоянная тревожность пониженной самооценки. Данные психологического анамнеза подтверждались и результатом объективного психологического исследования: профиль личности превышал границы принятой психической нормы по 2-й (тревожно-депрессивные черты) и 7-й (психастенические черты) шкалам, при этом  $2 > 7$  (рис. 4).

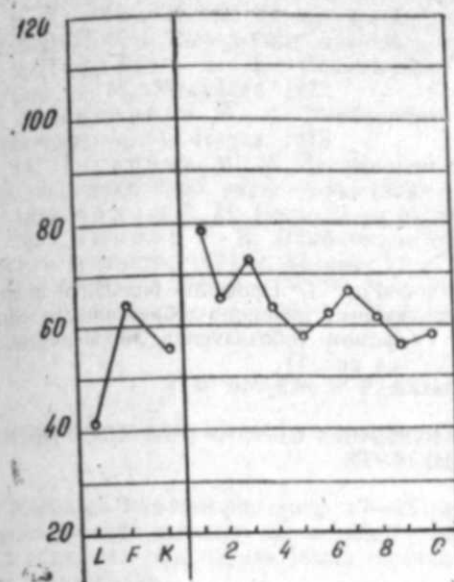


Рис. 3. Усредненный профиль группы больных с ведущим ипохондрическим синдромом (обозначения те же, что и на рис. 1)

Таким образом, исходя из вышесказанного, можно заключить, что тест МИЛ является адекватной методикой психологического исследования личности и актуального психического состояния для возрастного периода 17—18 лет в норме и при невротических расстройствах. Выделенные три группы больных полностью характеризуют эмоционально-эффективные нарушения и определяют три ведущих синдрома при неврозах юношеского возраста. Аналогичные данные были получены А. М. Вейн с сотр. [1] при неврозах у лиц взрослого возраста. Однако, если у взрослых больных чаще выявлялись истерический и тревожно-депрессивный синдромы, то для неврозов юношеского возраста более характерными являются истерический и ипохондрический синдромы. Как было показано выше, тревожно-депрессивный синдром у больных юношей выявляется значительно реже (1 случай из 9).

И. П. Павловым [8] в его нейродинамической концепции невров было показано, что невроз является одной из форм нарушения корково-подкорковых взаимоотношений. При этом для различных форм неврозов характер этих нарушений также различен. Так, для истерии специфично преобладание подкорки над корой, для невроза навязчивости патофизиологической основой является патологическая инертность нервных процессов, а при неврастении отмечаются общие расстройства корковой динамики.

На современном этапе данная концепция разрабатывается более широко и детально. А. М. Вейн с сотр. [1] на основании многочисленных результатов исследований было сделано заключение, что у лиц взрослого возраста с ведущим ипохондрическим синдромом выявляется избыточная активация деятельности неспецифической активирующей

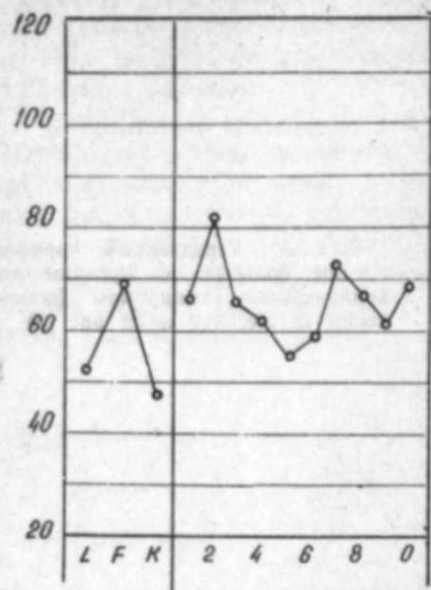


Рис. 4. Профиль больного с ведущим тревожно-депрессивным синдромом (обозначения те же, что и на рис. 1).

шей системы, у больных с истерическим синдромом — преобладание синхронизирующих систем, а для больных с тревожно-депрессивным синдромом характерна генерализованная активация неспецифических систем.

П. В. Симонов [13], обобщив результаты ряда исследователей, изучавших экспериментальные и клинические неврозы [10, 11, 14, 15] выдвигает гипотезу о том, что патология системы лобная кора — гипоталамус проявляется симптомами истерии или невроза навязчивых состояний, а нарушение функций системы гиппокамп—миндалины ведет к неврастении или психастеническим явлениям, если в патологический процесс, помимо миндалины, оказываются вовлечены передние отделы новой коры.

Учитывая вышесказанное и результаты наших исследований, можно предположить, что при неврозах юношеского возраста кортикально-субкортикальные взаимоотношения нарушены и преобладающая роль принадлежит последним, среди которых ведущее значение, по-видимому, имеют образования лимбической системы.

#### Литература

1. Айрапетянц М. Г., Вейн А. М. Неврозы в эксперименте и в клинике. — М.: Наука, 1982.
2. Березин Ф. Б., Мирошников М. П., Рожанец Р. В. Методика многостороннего исследования личности. — М.: Медицина, 1976.
3. Вейн А. М. Лекции по неврологии неспецифических систем мозга. — М.: Минздрав СССР, 1974.
4. Гарбузов В. И. Неврозы у детей и их лечение. — Л.: Медицина, 1977.
5. Карвасарский Б. Д. Неврозы. — М.: Медицина, 1980.

6. Морозова Т. Г., Лукачер Г. Я. О структуре неврологической заболеваемости в СССР. — Невропат. и психиатр., 1970, т. 70, вып. 7, с. 1060—1066.
7. Мясищев В. Н. Личность и неврозы. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1960.
8. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных, изд. 61-е. — Л., 1938.
9. Петраков Б. Д. Психическая заболеваемость в некоторых странах в XX веке. — М.: Медицина, 1972.
10. Пигарева М. Л. Лимбические механизмы переключения (гиппокамп и миндалина). — М.: Наука, 1978.
11. Пигарева М. Л. Экспериментальная нейропсихологическая эмоций. Автореф. дис... докт. биол. наук. — М., 1983.
12. Свядош А. М. Неврозы. — М.: Медицина, 1982.
13. Симонов П. В. Лимбические структуры мозга и патогенез неврозов. Невропат. и психиатр., 1984, т. 84, вып. 11, с. 1665—1670.
14. Хананашвили М. М. Информационные неврозы. — Л.: Медицина, 1978.
15. Хананашвили М. М. Патология высшей нервной деятельности. — М.: Медицина, 1983.

h. h. hāsānov, Ə. P. Аллаһвердијев, Ш. Т. Әфондијев

#### НЕВРОЗЛУ КӘНЧЛӘРДӘ ЭМОСИОНАЛ-АФФЕКТИВ ПОЗГУНЛУГЛАРЫН ХҮСУСИЈҖӘТЛӘРИ

Магаләдә һал-һазырки ишдә 17—18 јашлы сағлам кәнчләрин емоционал-аффектив даирәси вә онун неврозлу хәстәләрдә хусусијҖәтләри өјрәнилмишдир. Эмоционал вә психики сферанын гејд олуна јашда өјрәнилмәсиндә МИЛ тестини там ујғунлуғу мүәјјән олуимушдур.

Неврозлу кәнчләрдә үч әсас синдром ајрымшыдыр. Мүәјјән олуимушдур ки, кәнч јашларда јашлылардан фәргли оларағ, истерик вә ипохондрик синдромлара, һәјәчанлы-депрессив синдрома нисбәтән даһа чох раст кәлинир.

УДК 612.821.7

Э. М. МЕЛИКОВ

### ТРИ ТИПА ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ДОРЗАЛЬНОГО ГИППОКАМПА В ФАЗЕ ПАРАДОКСАЛЬНОГО СНА КОШЕК

Институт физиологии им. А. И. Караева АН АзССР

На взрослых кошках изучались электрофизиологические и моторные корреляты парадоксального сна. Установлено, что в фазе парадоксального сна в гиппокампе генерируются три типа электрической активности; тета-ритм в полосе частот 4—5 Гц, сопровождаемый мышечной атонией и отсутствием быстрых движений глаз; тета-ритм с доминирующей частотой 6,5 Гц, сопровождаемый физическими моторными реакциями, и низкоамплитудная высокочастотная десинхронизация, сопровождаемая полной атонией или небольшой тонической активацией мышц шеи.

Немногочисленными исследованиями на крысах было обнаружено, что парадоксальный сон делится на два компонента: тонический и физический [6, 8]. Установлено, что тонический компонент у крыс характеризуется генерацией в гиппокампе медленноволнового тета-ритма в диапазоне частот 4—7 Гц, сопровождаемый полной атонией мышц тела; физический компонент характеризуется наличием в гиппокампе быстроволнового тета-ритма в полосе частот 7—12 Гц, сопровождаемый физическими реакциями в виде быстрых движений глаз, подергиванием отдельных мышечных групп тела. Вопрос о существовании таких закономерностей у других видов животных, в частности, у кошек оставался не изученным. Следует лишь сослаться на работу Т. Н. Ониани [5], который в фазу парадоксального сна кроме тета-ритма выделил и десинхронизацию, которая сопровождается альфа-волнами в неокортексте.

Ранее нами [2, 3] на бодрствующих кошках, на моделях условных рефлексов были выделены два функционально различных типа тета-ритма, отличающихся не только частотным диапазоном, но и морфологией тета-волн.

Цель настоящих исследований — изучить электрофизиологические (неокортекс и гиппокамп), и моторные корреляты парадоксального сна.

Опыты проводились на 6 взрослых кошках весом 3—4 кг. В операционных условиях под нембуталовым наркозом (40 мг/кг) в сенсомоторную кору (Ф—21; Л—10; Гл—2,5) и в дорзальный гиппокамп, в поле СА3 и зубчатую фасцию вживляли отводящие электроды по координатам сФ—5; Л—3; Гл—(+7). Кроме структур мозга электроды накладывались на шейную мышцу и через лобную пазуху в орбитальную область глазных впадин. Все отводящие провода коммутировались на фишке, которая крепилась на черепе быстротвердеющей пластмассой — акрилом.

Опыты проводились в экранированной, приглушенной камере размером 40×55×40 см. На опыт животные ставились через два дня после ночной депривации парадоксального сна методом бассейна.

Полигарфическая запись ЭЭГ, электромиограммы и электроокулограммы производилась на 8-канальном полиграфе фирмы «Нихон Кохден» (Япония). Эпоха анализа электрической активности гиппокампальных осуществлялась по критерию Стьюдента.

После проведения экспериментов мозг животных подвергался морфологической обработке для уточнения локализации электродов.

Результаты проведенных экспериментов показали, что в фазу парадоксального сна в неокортексе регистрируется выраженная низкоамплитудная, высокочастотная активность — десинхронизация (рис. 1).

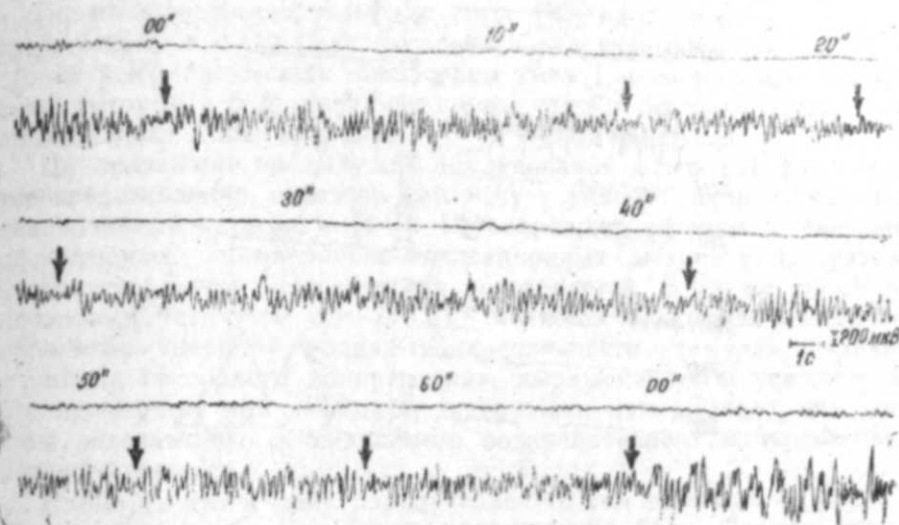


Рис. 1. Характерные типы электрической активности гиппокампа кошек в фазе парадоксального сна:

1 — сенсомоторная кора; 2 — гиппокамп. Цифры 00''—00'' — обозначение временных отрезков (с) от начала его развития до перехода в ортодоксальную фазу. Стрелками указываются периоды десинхронизации

В то же время в гиппокампе можно было даже визуально выделить различные паттерны электрической активности. Как показано на рис. 1, после завершения ортодоксального сна дельта-волны гиппокампа трансформируются в кратковременную десинхронизацию, которая сменяется высокоамплитудными медленными волнами в полосе тета-частот, которые в свою очередь периодически прерываются небольшими периодами десинхронизации. И так несколько раз до завершения парадоксального сна. Обычно фаза парадоксального сна заканчивается более длительной десинхронизацией, сопровождаемой альфа-волнами в неокортексте, за которой появляются дельта-волны ортодоксального сна (см. рис. 1).

Из рис. 1 можно заметить неоднородность строения тета-волн, составляющие тета-ритмы гиппокампа. Как показано на рис. 2, один тип тета-ритма имеет небольшую амплитуду и состоит из медленно нарастающих тета-волн, тогда как другой тип тета-ритма состоит из

высокоамплитудных и быстронарастающих тета-волн. Анализ доминирующей частоты двух типов тета-ритма показал, что медленный тета-ритм генерируется с доминирующей частотой 4—5 Гц ( $p < 0,05$ ), быстроволновый тета-ритм — с доминирующей частотой 6,5 Гц ( $p < 0,05$ ), (см. рис. 2). Частотный анализ десинхронизации гиппокампа показал, что этот тип электрической активности имеет пик доминант на частотах 10 и 15 Гц (см. рис. 2).

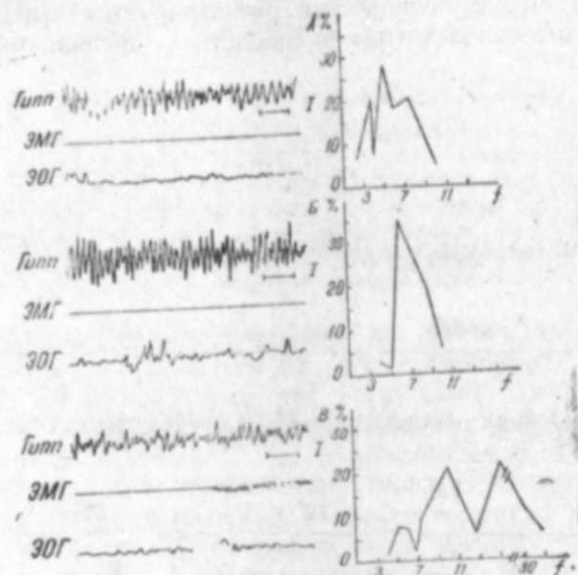


Рис. 2. Три типа электрической активности гиппокампа кошек в фазе парадоксального сна:

А — медленноволновый тета-ритм (4—5 Гц); Б — быстроволновый тета-ритм (6,5 Гц); В — десинхронизация с пиком доминант на частотах 10—15 Гц. Справа — гистограмма частот электрической активности гиппокампа. По оси ординат — процентное содержание исследуемых частот. По оси абсцисс — исследуемые частоты

При изучении периферических — моторных коррелятов в фазу парадоксального сна было установлено, что определенным типам электрической активности гиппокампа соответствует свой тип периферических реакций. Так, при генерации тета-ритма 4—5 Гц регистрируется полная атония мышц шеи (см. рис. 2). При генерации в гиппокампе тета-ритма с доминирующей частотой 6,5 Гц в мышечной активности шеи появлялись фазические разряды, наблюдалось усиление быстрых движений глаз (см. рис. 2). Мышечная атония и блокада быстрых движений глаз сопровождали и реакцию десинхронизации гиппокампа. Однако когда десинхронизация регистрировалась перед появлением ортодоксального сна наблюдалось некоторое тоническое усиление мышечной активности шеи (см. рис. 2).

Таким образом, в течение парадоксального сна в гиппокампе кошек попеременно генерируются три типа электрической активности.

В литературе имеется ряд гипотез, связывающих отдельные паттерны электрической активности гиппокампа с определенными меха-

низмами мозга, которые функционируют как в состоянии бодрствования, так и в состоянии парадоксального сна.

Так, согласно гипотезе Т. Н. Оннани [5] в период парадоксального сна, при генерации тета-ритма гиппокампа, который он не разделял на два типа, активируются мотивационные центры мозга, тогда как в период десинхронизации гиппокампа как в бодрствовании, так и в парадоксальной фазе сна происходит «символическое удовлетворение возникших потребностей. Другими словами, в фазу парадоксального сна происходит периодическая смена отрицательного эмоционального состояния, коррелятами которого является тета-ритм, и эмоционально-положительного состояния, коррелятами которого является десинхронизация.

По мнению Вандервольфа с сотр. [8], наличие двух типов тета-ритма у крыс в фазу парадоксального сна указывает на то, что происходит конфликт между поведением типа I и состоянием иммобилизации, которые в бодрствовании соответствуют быстроволновые и медленноволновые типы тета-ритма.

На основании предыдущих исследований нами [3] было выдвинуто представление, согласно которому у кошек в бодрствовании медленноволновый тета-ритм (4—5 Гц) отражает активность безусловно-рефлекторных, эмоционально-мотивационных механизмов, связанных с удовлетворением биологических потребностей. В то же время быстроволновый тета-ритм (5—7 Гц) является электрофизиологическим коррелятом «нервной модели подкрепляющего стимула», активности механизма сенсорного подкрепления, выраженность и усиление которого происходят при дефиците, задержке и препятствиях при поступлении релевантного и ожидаемого подкрепляющего экстеросенсорного условного стимула.

Известно, что в фазу парадоксального сна повышается порог экстерорецепции и поведенческого пробуждения [4]. Отсюда нетрудно заметить, что как в бодрствовании, так и в фазе парадоксального сна имеются сходства физиологических процессов, обуславливающих, по крайней мере, появление быстроволнового тета-ритма. Можно предположить, что в фазу парадоксального сна на фоне дефицита экстерорецепции происходит попеременная активация мотивационных центров и компенсаторная активация механизма сенсорного подкрепления, работа которой направлена на поддержание информационного гомеостаза [3].

Как показали эксперименты, третий тип электрической активности гиппокампа — десинхронизация появлялась при переходах от ортодоксального сна в парадоксальный и обратно. Внутри парадоксального сна десинхронизация регистрируется при переходах от одного типа тета-ритма на другой, или же при возвращении к прежнему типу тета-волн. Можно предположить, что десинхронизация гиппокампа в фазу парадоксального сна, вероятно, отражает переходные процессы, связанные с центральными механизмами переключения. Это мнение подтверждается данными, полученными на бодрствующих животных [3].

На бодрствующих кошках при фармакологических вмешательствах нами было установлено, что медленноволновый тип тета-ритма генерируется в состоянии поведенческого покоя [1, 2], Саган с соавт.

[7] показал, что в бодрствовании быстрые движения глаз, как и другие фазические реакции, сопровождают реакцию внимания и слежения за сенсорным стимулом. Можно предположить, что, как и в бодрствовании, в фазу парадоксального определенным паттерном электрической активности гиппокампа соответствуют свои паттерны периферических реакций.

Таким образом, проведенные эксперименты позволяют считать, что фаза парадоксального сна кошек включает работу трех различных физиологических процессов, отражающихся в трех типах электрической активности гиппокампа.

#### Литература

1. Гасанов Г. Г., Меликов Э. М. Синаптическая специфика моноаминов мозга и роль их в структурах лимбической системы в процессах обучения, эмоционально-мотивационного поведения. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1982, № 6, с. 82—89.
2. Меликов Э. М. Тета-ритм гиппокампа в ситуациях мотивированных форм поведения и его моноаминергическая модуляция. — В кн.: Материалы VIII Всесоюз. конф. по электрофизиологии ЦНС. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980, с. 362.
3. Меликов Э. М. Функциональная дифференциация тета-ритма гиппокампа у кошек. — Журнал. Высш. нервн. деят., 1985, т. 35, № 3.
4. Мэгун Г. Бодрствующий мозг. — М.: Мир, 1965.—207 с.
5. Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. — Тбилиси: Мецниереба, 1980.—299 с.
6. Robinson T. E., Kramis R. C., Vanderwolf C. H. Two types of cerebral activation during active sleep: Relations to behavior.—Brain Research, 1977, v. 124, No. 2, p. 544—549.
7. Sakai K., Sano K., Iwahara S. Eye movements and hippocampal theta activity in cats.—EEG and Clinical Neurophysiology, 1973, v. 34, No. 2, p. 547—549.
8. Vanderwolf C. H. The role of the cerebral cortex and ascending activating systems in the control of behavior.—In: Handbook of behavioral neurobiology, Plenum Publishing Corporation, 1983, v. 6, p. 67—103.

Е. М. Меликов

#### ПИШИКЛЭРИН ПАРАДОКСАЛ ЈУХУ ФАЗАСЫНДА ДОРЗАЛ ГИППОКАМПЫН ҮЧ ТИП ЭЛЕКТРИК АКТИВЛИЈИ

Мәгаләдә пишикләрдә парадоксал јухунун электрофизиоложи вә һәрәки коррелјатлары өјрәнилмишдир. Мүәјјән едилмишдир ки, парадоксал јуху фазасында гиппокампада 4—5 һс тезликли золагда тета-ритм, 6,5 һс тезликли тета-ритм вә десинхронизасија әзәлә активлијинин енемәсилә мүшајәт едилдији һалда, 6,5 һс тезликли тета-ритм көзүн тез-тез һәрәкәти вә әзәлә бошалмасы илә мүшајәт едилдир.

Белә тәсәввүр едилдир ки, гиппокампын бу үч тип электрик активлији үч физиоложи механизмин ишини әкс етдирдир.

УДК 612.822.3

Н. Г. МИХАЙЛОВА, Э. И. КУЛИЕВ

#### НЕЙРОННАЯ АКТИВНОСТЬ ЛАТЕРАЛЬНОЙ ПРЕОПТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ И ЛАТЕРАЛЬНОГО ГИПОТАЛАМУСА ПРИ МОТИВАЦИОННЫХ И ЭМОЦИОНАЛЬНО ПОЗИТИВНЫХ СОСТОЯНИЯХ

Институт физиологии им. А. И. Караева АН АзССР,  
Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР

В экспериментах, проведенных на бодрствующих, свободно передвигающихся крысах, исследовалось влияние различного уровня мотивационных и эмоционально позитивных состояний, вызываемых естественными стимулами и электрическим раздражением ЛПО и ЛГ на активность нейронов симметричных образований мозга, а также характер и временные параметры ответов этих нейронов на одиночную стимуляцию ЛПО и ЛГ.

Было показано, что:

1. Нейроны ЛПО и ЛГ специфически реагируют на мотивационные и эмоционально позитивные состояния и относятся к различным типам. Активность нейронов I типа коррелировала с мотивационными, а II и III типов — с эмоционально позитивными состояниями. Причем активность нейронов II типа зависела от различного уровня водной и пищевой мотивации.

2. Нейроны ЛПО и ЛГ I, II и III типов функционально связаны в ипси- и контралатеральных направлениях с одноименными областями мозга.

3. Нейроны I типа находятся в конкурентных взаимоотношениях с нейронами II типа.

В поведенческих экспериментах с хирургическими воздействиями электрической и химической стимуляцией была показана инициирующая роль латеральной преоптической области (ЛПО) и латерального гипоталамуса (ЛГ) в организации мотивационных и эмоционально позитивных состояний [3, 8]. Исследование нейронной активности этих областей мозга позволило выявить нервные клетки, специфически реагирующие на такие гомеостатические параметры крови, как осмотическое давление, уровень глюкозы, инсулина и т. д. [7], имеющие конвергентные входы от рецепторов растяжения желудка, глюкорепторов печени [9, 10], специфически реагирующие на позитивное подкрепление пищей и электрической стимуляцией областей самораздражения мозга [4, 6]. Однако вопрос, являются ли мотивационные и эмоционально позитивные состояния отражением различного функционального уровня одних и тех же нервных структур или имеют собственный морфофизиологический субстрат, остается до конца не разрешенным. В пользу последней точки зрения свидетельствуют данные о различ-

ных порогах возникновения мотивационных реакций и поведения СР при электрической стимуляции ЛПО и ЛГ [2], их неодинаковых рефракторных свойствах [5].

В соответствии с этим целью настоящей работы явилось исследование нейронной активности ЛПО и ЛГ при мотивационных и эмоционально позитивных состояниях, а также временных параметров и характера их связей с симметричными областями мозга.

Эксперименты проведены на 17 белых беспородных крысах-самцах весом 250—300 г. Вживление электродов проводили в условиях нембуталового наркоза (1%-ный раствор из расчета 40 мг/кг). Регистрирующие семиствольные (нихром диаметром 30 мкм) и биполярные стимулирующие (нихром диаметром 100 мкм) электроды имплантировались в ЛПО и ЛГ по стереотаксические координаты: для ЛПО  $A=0,0$  мм;  $l=2,0$  мм;  $H=8,2$  мм; для ЛГ  $A=-3,5$  мм;  $l=1,5$  мм;  $H=8,5$  мм.

Регистрация нейронной активности производилась при помощи предусилителей, размещенных на голове животного и усилителей УБП-2—03. Нейрограмма записывалась на магнитную ленту при помощи магнитофона «Юпитер-203». Электрическую стимуляцию мозга проводили при помощи стимулятора ЭСУ-1 в двух режимах. В первом режиме стимуляции на объект подавались серии прямоугольных импульсов тока длительностью 0,1 мс, частотой 100 Гц. Исследование нейронной активности проводили по методике, описанной ранее [1]. Во втором режиме стимуляция осуществлялась одиночными импульсами тока длительностью 0,2 мс, подаваемых раз в 2 с. Интенсивность стимула постепенно увеличивалась в физиологически допустимых пределах до появления ответов из области регистрации.

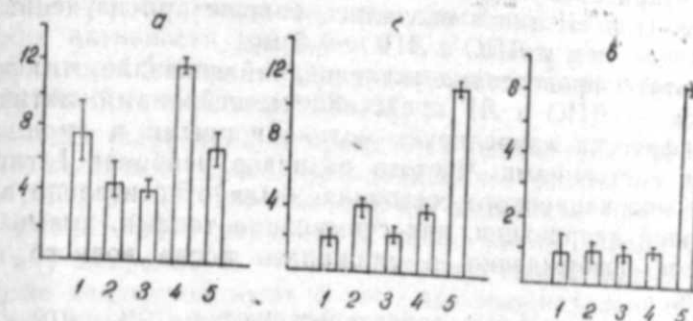
Выделение спайков из исходной активности производили 3-уровневым дискриминатором при соотношении сигнал/шум не менее, чем 3:1. Для статистической обработки результатов экспериментов при помощи анализатора сигналов «Ф-37» строились гистограммы средней и текущей частоты. Достоверность полученных результатов определяли при помощи непараметрического  $Q$  критерия Розенбаума. Различия считались значимыми при  $P<0,05$ . Точность локализации определяли при помощи морфоконтроля.

Всего была зарегистрирована активность 137 отдельных нейронов: 84 — в ЛПО и 53 — в ЛГ. Анализ влияния различного уровня мотивационных и эмоционально позитивных состояний, вызываемых естественными стимулами и раздражением ЛПО и ЛГ токами нарастающей интенсивности на активность нейронов, позволил выделить 3 основных типа.

Нейроны I типа имели активационный максимум при стимуляции токами «мотивационного» уровня и снижали частоту разрядов при водном и пищевом насыщении после 1—2-суточной депривации (рис. 6, а).

Нейроны II типа максимально активировались при раздражении токами уровня СР и увеличивали частоту импульсации при насыщении (рис. 6, б). Помимо изменения частоты разрядов нейроны I и II типов при насыщении, которые в ряде случаев достигали десятков раз, наблюдалась активность до того «молчащих» нейронов (появля-

ние новых спайков) — в 3 случаях, и наоборот, прекращение импульсации ранее активных нервных клеток — в 5 случаях.



Типы реагирования нейронов на стимуляцию токами нарастающей интенсивности и на разный уровень естественной мотивации.

По оси ординат — средняя (за 10 с) частота следования спайков (имп/с). По оси абсцисс: 1 — водная и пищевая депривация; 2 — водное и пищевое насыщение; 3 — стимуляция током, не вызывающим поведенческих реакций; 4 — стимуляция током, вызывающим мотивационное поведение; 5 — стимуляция током, вызывающим СР.

Нейроны III типа имели активационный максимум при уровне СР стимулирующего тока. Их частота разрядов не зависела от уровня пищевой и питьевой мотивации (рис. 6, в).

В трех случаях при стимуляции токами большой интенсивности (больше уровня СР) наблюдалась смена позитивного поведенческого эффекта на негативный. При этом активность нейронов I типа скачком возрастала, а нейронов II типа — снижалась.

Исследование временных параметров и характера нейронов на одиночную стимуляцию ЛПО и ЛГ позволило обнаружить, что характер реагирования нервных клеток определялся их типом и не зависит от области регистрации.

Нейроны I типа независимо от области регистрации и стимуляции имели преимущественно тормозный, а нейроны II и III типов — активационный характер ответов. Причем ответы нейронов I и III типов оказались практически одинаковыми. Средние латентные периоды нейронов I типа были меньше, чем средние латентные периоды активационной реакции нейронов II и III типов.

Сравнение временных характеристик ответов нейронов I типа, зарегистрированных в ЛПО и ЛГ, расположенных ипсилатерально областям стимуляции (ЛГ и ЛПО), показало, что средние латентные периоды статистически неразличимы ( $P<0,05$ ) при проведении возбуждения в ростоаудальном и каудоростральном направлениях (3 и 2,5 мс). Средние латентные периоды ответов нейронов II и III типов были больше при проведении возбуждения в ростоаудальном направлении, чем в каудоростральном (8,2 и 5,5 мс  $P<0,05$ ).

Различия временных характеристик ответов нейронов I типа были

обнаружены при сравнении средних латентных периодов ответов в ЛПО и ЛГ при контралатеральной стимуляции симметричных областей. Было показано, что латентные периоды ответов нейронов I типа достоверно короче ( $P < 0,05$ ) в ЛПО (при стимуляции ЛПО — 3,1 мс), чем в ЛГ (при стимуляции ЛГ — 5,5 мс). Средние латентные периоды у нейронов II и III типов оказались больше при изучении связей ЛГ с ЛГ — 9,3 мс, чем у ЛПО с ЛПО — 5 мс.

Результаты проведенных исследований показали, что зоны СР гипоталамуса — ЛПО и ЛГ представлены нейронами, активность которых специфически коррелирует мотивационными и эмоционально-позитивными состояниями. Частота разрядов нейронов I типа зависела от уровня мотивационного состояния: была относительно высокой при 1—2-суточной депривации, при стимуляции токами, вызывающими мотивационное возбуждение, и снижалась после водного и пищевого насыщения.

Литературные данные свидетельствуют о том, что ЛПО и ЛГ, различные виды воздействия на которые активируют или подавляют пищевые и питьевые реакции, имеют в своем составе нейроны, специфически реагирующие на гомеостатические параметры крови, имеют конвергентные входы от глюкоресепторов печени и рецепторов растяжения желудка [7, 10].

Эти и собственные данные позволили предположить, что нейроны I типа включены в механизмы, организующие пищевое и питьевое поведение.

Нейроны II типа увеличивали частоту своих разрядов при уменьшении уровня естественной мотивации, при стимуляции токами, вызывающими поведение СР, и снижали ее в 30% случаев при раздражении токами мотивационных уровней. Полученные результаты находятся в соответствии с литературными, свидетельствующими о наличии в ЛПО и ЛГ нейроном, которые у голодных животных активировались на вид, вкус пищи и на подкрепляющую стимуляцию медиального пучка переднего мозга, а также с фактами о прямом участии этих нейронов ЛГ в реакции СР [6, 9]. На этом основании было предположено, что нервные клетки, отнесенные к II типу, являются элементами системы позитивного подкрепления, специфически связанной с механизмами водной и пищевой мотивации.

Нейроны III типа, также как и II, увеличивали свою активность при позитивных эффектах стимуляции, но в отличие от них, не реагировали на различный уровень естественной и вызываемой стимуляцией водной и пищевой мотивации. Связывая полученные результаты с данными о наличии нейронов в ЛГ, реагирующих на позитивное подкрепление, активность которых не зависела от уровня драйва (пищевого и водного) [4], нейроны III типа были предположительно отнесены к элементам эмоционально позитивной системы, специфически не связанной с водной и пищевой мотивацией.

Результаты исследования показали, что естественные и вызываемые электрической стимуляцией ЛПО и ЛГ мотивационные реакции оказывают одинаковое влияние на активность нейронов I типа, независимо от области регистрации и раздражения. Эти данные, подтверждающая литературные о схожести вызванного стимуляцией и естественного пищевого и питьевого поведения [2], свидетельствуют о наличии

тесных функциональных связей внутри механизмов, организующих эти виды поведения. Наряду с этим были получены результаты, которые свидетельствовали о наличии функциональной связи между мотивационными и эмоционально позитивными механизмами. Так, было обнаружено, что эмоционально позитивные состояния, моделируемые естественными и искусственными стимулами, вызывают противофазные изменения активности нейронов I и II типов, что подтверждается литературными данными о конкурентных взаимоотношениях мотивационных реакций и поведения СР [2].

При изучении характера и временных параметров связей между изучаемыми областями удалось установить, что ответы на одиночную стимуляцию ЛПО и ЛГ, которые обычно возникали при стимуляции токами СР диапазона, у нейронов I типа имели преимущественно тормозной, а у нейронов II типа — активационный характер. Полученные данные свидетельствуют о том, что эмоционально позитивная система, к элементам которой были отнесены нейроны II типа, оказывает тормозное влияние на нейроны I типа, отнесенные к элементам мотивационных механизмов и подтверждаются литературными данными о тормозном влиянии подкрепляющей стимуляции мозга на активность нейронов, которая снижается при пищевом поведении [6].

Данные, полученные в отношении нейронов II и III типов, показали, что стимуляция токами, вызывающими поведение СР, в большинстве случаев оказывает одинаковое влияние на их активность. В опытах с одиночной стимуляцией зон СР гипоталамуса — ЛПО и ЛГ II типа имеют активационный характер ответов. Эти результаты, подтвержденные литературными данными об активирующем влиянии подкрепления пищей и стимуляцией различных зон СР на активность нейронов, принимающих участие в организации поведения СР, а также данными о наличии тесной функциональной связи внутри систем позитивного подкрепления [1] позволили сделать вывод о том, что эмоционально позитивные системы мозга, как специфические, так и неспецифические, по отношению к водной и пищевой мотивации объединены связями активирующего характера. Результаты проведенных экспериментов позволили сделать следующие выводы.

1. Нервные клетки латеральной преоптической области и латерального гипоталамуса специфически изменяют свою активность при мотивационных и эмоционально позитивных состояниях и принадлежат к различным типам. Активность нейронов I типа коррелировала с мотивационными, а II и III типов — с эмоционально позитивными состояниями. Причем активность нейронов II типа зависела от различного уровня водной и пищевой мотивации.

2. Естественные и вызываемые электрической стимуляцией мотивационные и эмоционально позитивные состояния характеризуются сходными перестройками активности нейронов ЛПО и ЛГ.

3. Нейроны ЛПО и ЛГ, активность которых коррелирует с мотивационными и эмоционально позитивными состояниями, функционально связаны в ипси- и контралатеральных направлениях с одноименными областями мозга.

## Литература

1. Михайлова Н. Г., Кулиев Э. И. Анализ мультинейронной активности эмпионально мотивационных зон гипоталамуса свободно передвигающихся крыс. — В кн.: Материалы XIV съезда Всес. физиол. общ-ва им. И. П. Павлова. Баку, 1983, т. 2, с. 83—84.
2. Симонов П. В. Эмоциональный мозг. — М.: Наука, 1981, с. 215.
3. Anand B. K., Brobeck J. N. Localization of a feeding centre in the hypothalamus of the rat. — Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1951, v. 77, p. 323.
4. Burton M. J., Mora F., Rolls E. T. Visual and taste neurones in the lateral hypothalamus and substantia innominata: modulation of responsiveness by hunger. — J. Physiol. (Gr. Brit.), 1975, v. 252, N 2, p. 50—51.
5. Deutsch J. A. Behavioral measurements of the neural refractory period and its application to intracranial self-stimulation. — J. Comp. Physiol. Psychol., 1964, v. 58, p. 1—9.
6. Ono T., Sasaki K., Norgren R. Integrated hypothalamic neural responses to natural and artificial rewards and cue signals in the rat. — Brain Res., 1985, v. 327, N 1—2, p. 303—306.
7. Oomura Y., Ohta M., Ishibashi S., Kita H., Okajima T. and Ono T. Activity of chemosensitive neurones related to the neurophysiological mechanism of feeding. — In: G. Bray (Ed.), Recent Advances in Obesity Research, v. 2, London: Newman Publishing, 1978, p. 17—28.
8. Phillips A. G., Fibiger H. C. Dopaminergic and noradrenergic substrates of positive reinforcement: differential effects of d- and l-amphetamine. — Science, 1973, v. 179, p. 575—577.
9. Rolls E. T., Burton M. J., Judge S. J., Mogenson G. J., Mora F., Sanghera M. Activity of neurons in different areas of the brain during feeding in the monkey. — Brain Res., 1977, v. 127, N 2, p. 368—369.
10. Wayner M. Y., Barone F. C. Peripheral modulation of hypothalamic neurones involved in drinking and eating. — Brain and Behav. Proc. 28th Congr. Physiol. Sci., Budapest, July 13—19, 1980, Budapest, Oxford, 1981, p. 379—388.

Н. Г. Михайлова, Е. И. Гулиев

### МОТИВАСИОН ВЭ ЭМОСИОНАЛ-ПОЗИТИВ ВЭЗИЈЭТ ЗАМАНЫ ГИПОТАЛАМУСУН ЛАТЕРАЛ ВЭ ЛАТЕРАЛ ПРЕОПТИК САҺЭСИНИН НЕЙРОН АКТИВЛИЈИ

Мағаләдә ајыг, сәрбәст һәрәкәт едән сичанлар үзәриндә апарылан тәчрүбәләрдә гипоталамусун латерал вә латерал преоптик саһәсинин табии вә электриклә гычыг-ландырылмасы илә јарадылан мұхтәлиф сәвијјәли мотивасион вә эмосионал-позитив вәзијјәтин бејинин симметрик төрәмәләринин нейрон активлијинә, һәмчинин бу саһәләрин тәкли гычыгландырылмасынын һәмин нейрон чавабларынын характер вә параметринә тә'сири тәдгиг олуимушдур.

1. Гипоталамусун латерал преоптик саһәсинин нейронлары мотивасион вә эмосионал-позитив вәзијјәтә спесифик чаваб верир вә о мұхтәлиф типләра андир. I тип нейрон активлији мотивасион, II, III тип нейрон активлији исә эмосионал-позитив вәзијјәтлә назарәт едилир. Белә ки, II тип нейронлары активлији су вә гида мотивасијасынын мұхтәлиф сәвијјәсиндән асылы олмушдур.

2. Гипоталамусун латерал вә латерал преоптик саһәсинин I, II, III тип нейронлары бејини ејни адлы саһәләри илә ипси вә контрлатерал истигамәтдә функционал әләғә-дардыр.

3. I тип нейронлар II тип нейронларла мұбаһисәли сурәтдә гаршылыглы әләғәдә јерләшир.

УДК 577.113/663 71

А. З. МУРАДОВ, Дж. А. АЛИЕВ

### КОНСТРУИРОВАНИЕ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ВЕКТОРОВ ДЛЯ ПЕРЕНОСА И ЭКСПРЕССИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ГЕНОВ В ВЫСШИХ РАСТЕНИЯХ

Сектор физико-химической биологии АН АзССР

Методами генетической инженерии сконструированы рекомбинантные молекулы ДНК, содержащие регуляторные области гена 5 Т-ДНК рTi Ac55 *A. tumefaciens*. В этих молекулах регуляторные исследовательности гена 5 клонированы в полили-керную область плазмиды рUC 19 с уникальным сайтом между ними. По этому сайту (BamHI) предлагается выстраивать структурные области переносимых генов. В таких «химерных» молекулах ДНК структурные области переносимого гена контролируются сигнальными последовательностями, узнаваемыми растительной РНК-полимеразой II. Сконструированные системы могут служить векторами для переноса и экспрессии чужеродных генов в клетках высших растений.

Создание новых высокопродуктивных сортов культурных растений, устойчивых к различным заболеваниям, холоду, жаре, действию гербицидов и пестицидов — одна из основных задач, стоящих перед генетической инженерией растений. Все перечисленные полезные свойства (также как и другие) для культурных растений являются экзогенными, т. е. они должны быть в них перенесены от определенных доноров. В связи с этим конструирование эффективных систем для переноса и экспрессии чужеродных генов в высших растениях представляет собой актуальную задачу современной молекулярной биологии растений.

Существующие в настоящее время системы переноса генов в растения можно объединить в несколько групп: перенос посредством а) Ti-плазмиды *A. tumefaciens* [7, 8, 10, 27]; б) растительных вирусов [24]; в) липосом [23]; г) прямая инъекция генетического материала в клетку [25].

Наиболее изученным и часто используемым методом переноса в высшие растения является перенос с помощью Ti-плазмиды *A. tumefaciens* и конструирование векторов на основе клонирования различных ее фрагментов.

*Agrobacterium tumefaciens* — грамм-отрицательная почвенная бактерия, отличающаяся способностью образования опухолей — корончатых галлов у двудольных растений [3, 4, 28]. Необходимым условием образования опухолей является наличие порезов и трещин на поверхности растений [19]. Все патогенные штаммы *A. tumefaciens* содержат Ti-плазмиды, которые непосредственно ответственны за образование корончатого галла [30]. Молекулярный механизм образования опухолей объясняется способностью Ti-плазмиды переносить свой определенный фрагмент (Т-ДНК) в растительный геном, где он

ковалентно встраивается в хромосому растений [31]. Трансформированные таким образом нормальные растительные клетки превращаются в опухольные, растущие на среде без фитогормонов (ауксинов и цитокининов) [1, 2]. При этом опухоли начинают продуцировать специфические соединения — опины, чуждые для растений, но необходимые для жизнедеятельности агробактерий [6, 9, 12]. После встраивания в растительную хромосому все гены Т-ДНК с различной эффективностью транскрибируются растительной РНК-полимеразой II [29], с образованием поли-(А) + РНК. «Узнавание» эукариотическими ферментами бактериальных генов объясняется наличием у этих генов эукариотических сигналов начала и конца генов (промоторов и терминаторов) [15].

Способность Ti-плазмиды *A. tumefaciens* вводить свои гены в растительный геном широко используется для конструирования систем для переноса и экспрессии чужеродных генов в клетки растений. Для этого переносимые гены первоначально должны быть введены в Т-ДНК-область Ti-плазмиды, а затем этими бактериями трансформируют растительные клетки, из которых можно регенерировать целое растение, в котором будет «работать» введенный ген. Однако действие такой, ставшей уже классической, системы ограничено сферой двудольных растений. Хотя в настоящее время найдены опины в некоторых однодольных растениях [14], большинство их, являющиеся важными сельскохозяйственными культурами, не чувствительно к действию *A. tumefaciens*. Поэтому возникла необходимость в альтернативном пути трансформации клеток однодольных растений. Методы введения генетического материала в растительные клетки с помощью микроинъекций [25], а также введение бактериальных сферопластов [26] в протопласты растений не находят широкого применения из-за своей трудоемкости.

В настоящее время предложен простой метод прямого переноса рекомбинантной ДНК в протопласты (растений в присутствии полиэтиленгликоля) [13]. С помощью этого метода можно переносить гены как в двудольные (*N. tabacum*) [24], так и однодольные (*triticum monocossum*) [19] растения.

Однако каким бы легким в будущем ни был путь переноса генов в растения, ему обязательно предшествует сложная генно-инженерная работа по конструированию векторов — «химерных» структур, в которых структурная часть переносимого гена находится под контролем сигнальных последовательностей, узнаваемых растительной РНК-полимеразой II. Созданию таких эффективных векторов для переноса и экспрессии чужеродного гена в высшие растения посвящена настоящая работа.

Выделение и очистку плазмидной ДНК проводили по методу быстрого лизиса [20], с последующим хроматографическим разделением ДНК от РНК на колонке с биогеом А-150. Рестриктику проводили в объеме 20 мкл (14 мкл H<sub>2</sub>O + 1 мкл фермента (1 ед. а.) + 2 мкл буфера для рестрикции (10x) + 1 мкл РНКазы + 1 мкл ДНК (0,5 мкг), в течение 1 ч при 37°C. Препаративную рестриктику ДНК проводили в объеме реакционной среды — 100—150 мкл. Разделяли фрагменты ДНК методами горизонтального электрофореза в агарозном геле (0,7% гель, трис-ацетатный буфер, 80—100 В) и вертикального электрофо-

реза в полиакриламидном геле (5% гель, трис-боратный буфер). Окрашивали ДНК бромистым этидием (10 мг/мл). Элюирование фрагментов из легкоплавкой агарозы и полиакриламидного геля проводили по методу [20]. В работе использовались векторы — pBR 322 и pUC 19, которые предварительно расщеплялись по уникальному сайту и дефосфорилировались щелочной фосфатазой. Трансформацию компетентных клеток проводили по методу [20]. В работе использовались штаммы *E. Coli* — K802 и Δ M15F<sup>-</sup>. Отбор рекомбинантных клонов осуществляли высеванием клеток на среде с ампицилином и тетрациклином (для K802) и на среде X-галлом и IPTG (для pUC 19, рекомбинантные клоны — белые, дикие — синие). Первичную структуру фрагментов ДНК определяли по методу Максамма—Гилберта [21].

В качестве объекта в работе использовали октопиновую Ti-плазмиду Ach 5 *A. tumefaciens*. Известно, что в составе Т-ДНК pTi Ach 5 входят восемь транскриптов (рис. 1). Транскрипты 1 и 2 ответственны за синтез ауксинов (tms), а транскрипт 4 — за синтез цитокини-

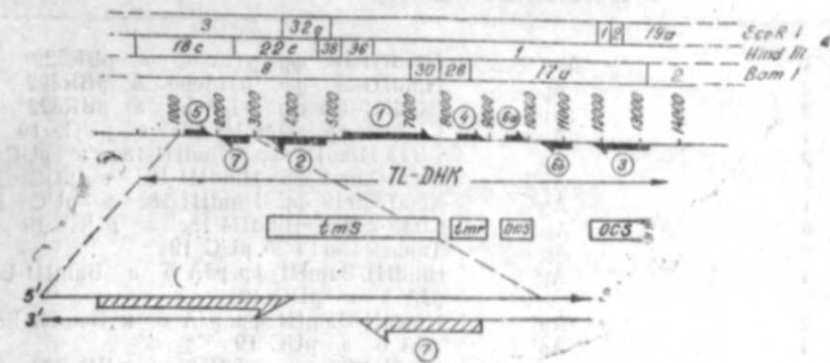


Рис. 1. Рестриктивная карта Т-ДНК октопиновой Ti-плазмиды pTi Ach5. Стрелками указаны направления генов: tms, tmr — локусы, ответственные за образование корней, побегов, ocs — синтез и секрецию октопина (пояснения в тексте)

нов (tmr). ба — за секрецию октопина, ген 3 — за синтез октопина [22]. Функция транскриптов 5, 6b и 7 неясна. В связи с этим представляет интерес изучение функций этих генов и конструирование векторов экспрессии чужеродных генов в растительных клетках с использованием сигнальных последовательностей этих генов.

На рис. 2 приведена первичная структура (5' → 3') обоих транскриптов с отмеченными эукариотическими сигнальными последовательностями, под контролем которых находятся эти гены. Позиции этих сигналов приведены в табл. 1.

Как и во всех эукариотических генах, в транскриптах 5 и 7 Т-ДНК pTi Ach 5 «ТАТА»-последовательность расположена на расстоянии 25—30 пн перед стартовым АТГ-кодоном и является сигналом для РНК. Другая сигнальная последовательность — «ССААТ» — находится на расстоянии 40—50 пн от «ТАТА» и регулирует транскрипцию эукариотических генов. 5'-нетранслируемой области гена 5 лока-

Таблица 1

Эукариотические сигналы в 5' → 3' последовательности генов № 5 и 7

Ген	«ССААТ»	Позиция	«ТАТА»	Позиция	Поли-(А) <sup>+</sup>	Позиция	Первый АТГ-кодон
5	GGCgAAT	908	AATAATA	983	AATAAT	1912	1060
	acgCAAT	935	TATAAgA	1012	AATAAT	1948	
	taCCAAT	979	TATATAT	1029			
	GGCCAtT	1001					
7	CITCCAT	2808	TATATAT	2735	AATAAA	2188	2687

Таблица 2

## Перечень полученных плазмид

Плазмиды	Устойчивость к антибиотикам	Характеристика
pIX 1	Ap <sup>r</sup>	HindIII-18c фр. pTiAch5 в pBR322
pIX 2	Ap <sup>r</sup>	HindIII-2e фр. pTiAch5 в pBR322
pIX 3	Ap <sup>r</sup>	HindIII-36b фр. pTiAch5 в pBR322
pJA 1	Ap <sup>r</sup>	Cfr13-1 фр. HindIII-18c в pUC 19
pJA 2	Ap <sup>r</sup>	Cfr13-HindIII фр. HindIII-18c в pUC 19
pJA 3	Ap <sup>r</sup>	Cfr13-XmaI фр. HindIII-18c в pUC 19
pJA 4	Ap <sup>r</sup>	XmaI-Cfr13 фр. HindIII-18c в pUC 19
pJA 5	Ap <sup>r</sup>	Cfr13-2 фр. HindIII-18c в pUC 19
pJA 6	Ap <sup>r</sup>	Тандем Cfr13-26 pUC 19
pAZ 1	Ap <sup>r</sup>	HindIII-BamHI фр. pJA 5 и BamHI-EcoRI фр. pJA 4 в pUC 19
pAZ 2	Ap <sup>r</sup>	HindIII-BamHI фр. pJA 6 и BamHI-EcoRI фр. pJA 6 в pUC 19
pHZ 1	Ap <sup>r</sup>	HindIII-23 фр. pTiC58 в pBR 322

Ap — ампицилин.

лизованы три последовательности — AATAATA, TATAACA и TTTA-TAT (позиции 983, 1012 и 1029, соответственно), гомологичные «ТАТА» и расположенные на расстоянии 77, 48 и 31 пн перед стартовым АТГ-кодом. Этим сигнальным последовательностям предшествуют четыре регуляторных сигнала — GGCGAATAT (позиция 909), ACGCAATTA (935), TACCAATAA (979) и GGCCATTTA (1001). Транскрипт 7 имеет по одной сигнальной последовательности, гомологичной «ТАТА» и «ССААТ». Это TATATAT (2737) и TTCAAGCT (2800).

Большинство эукариотических генов являются полиаденилированными. Сигналы полиаденилирования расположены на 3'-концах генов. В транскрипте 5 присутствуют две области присоединения поли-(А)<sup>+</sup> позиции 1912 и 1948, на расстоянии 172 и 208 пн от стопкодона. Позиция полиаденилирования для гена 7—2188.

Первый АТГ-кодон в транскриптах 5 и 7, как и во всех эукариотических генах, является иницирующим. Вторые АТГ-кодоны расположены на расстоянии 300 пн (для гена 5) и 231 пн (для гена 7) от первого.



На основе перечисленных фактов можно утверждать, что транскрипты 5 и 7 Т-ДНК рTiAch5 *A. tumefaciens* несмотря на свою бактериальную природу контролируются эукариотическими сигнальными последовательностями: промоторами и терминаторами. При конструировании векторов для переноса и экспрессии чужеродных генов в клетках растений необходимо, чтобы к структурной области переносимого гена были «пришиты» промоторные области генов Т-ДНК, в которые одели бы все перечисленные регуляторные сигналы. Стратегия конструирования «химерных генов», содержащих регуляторные области на 5 Т-ДНК рTiAch5, приведена на рис. 3.

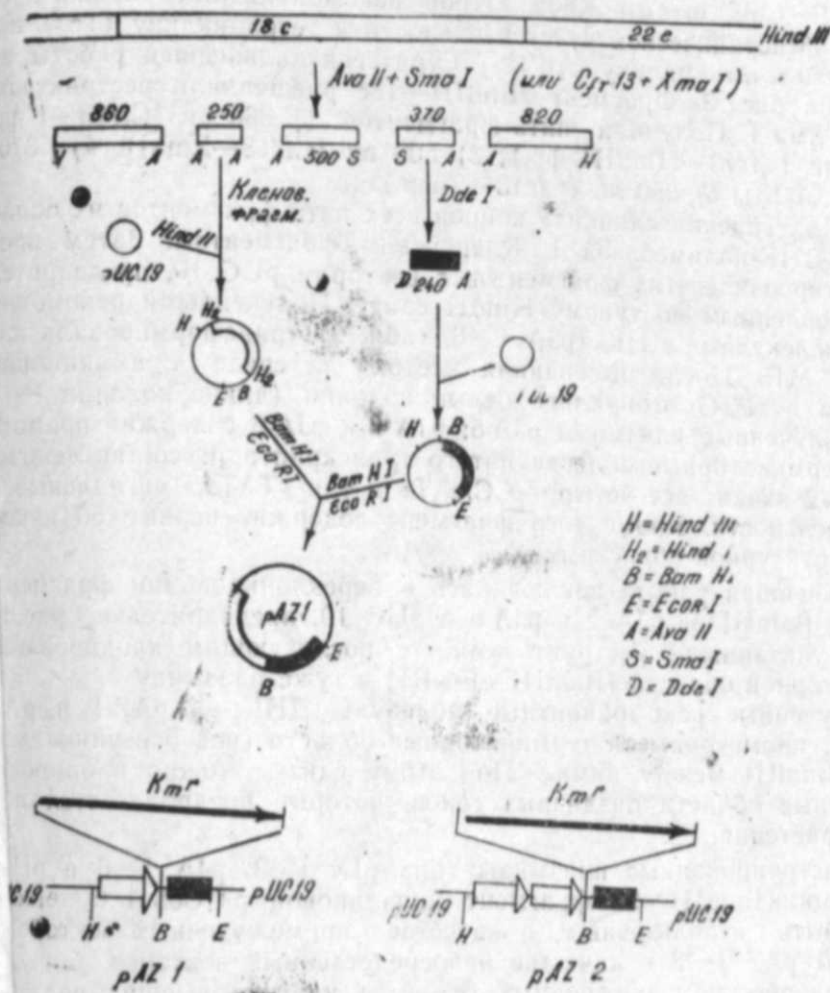


рис. 3. Стратегия конструирования векторов на основе клонирования регуляторных последовательностей гена 5 Т-ДНК рTiAch5

В качестве исходного материала использовали плазмиду рGV 0153 в которой преклонирован BamHI-фрагмент Т-ДНК рTi Ach5 в 322. Расщепление этой плазмиды рестриктазой HindIII приво-

дит к образованию шести фрагментов: 1) 4.981 тыс. пн (pBR322+фр. HindIII-1); 2) 2.800 тыс. пн. (HindIII-18с фр.); 3) 2.110 тыс. пн. (HindIII-22е фр.); 4) 695 пн (HindIII-36в фр.); 5) 430 пн (HindIII-38с фр.); 6) 343 пн (фр. pBR322). Для дальнейшей работы нужен фрагмент HindIII-18с. После проведения препаративного электрофореза в горизонтальном агарозном геле (легкоплавкая агароза „Sigma„) полоса, соответствующая HindIII-18с фрагменту, была вырезана. После элюирования и очистки фрагмента его клонировали в pBR322, предварительно расщепленного по Hind III сайту и обработанного щелочной фосфатазой. Полученными рекомбинантными молекулами ДНК (рIX 1-3, табл. 2) трансформировали кальциевые клетки *E. Coli*, штамм K802. Отбор рекомбинантных клонов проводили по фенотипической чувствительности к тетрациклину (Tc<sup>r</sup>) и устойчивости к ампицилину (Ap<sup>r</sup>). Стратегия дальнейшей работы приведена на рис. 3. Фрагмент HindIII-18с расщепляли рестриктазами Cfr13 и Xma I. Получили пять фрагментов: 1) 860 пн (Cfr13-I фр.); 2) 820 пн (Cfr13-HindIII фр.); 3) 500 пн (Cfr13-XmaI); 4) 370 пн (XmaI-Cfr13); 5) 250 пн (Cfr13-2 фр.).

Для затупления «липких» концов всех пяти фрагментов их обрабатывали ДНК-полимеразой I, Кленовским фрагментом. Затем проводили лигирование этих фрагментов с вектором pUC 19, предварительно расщепленным по тупому HindII сайту. Полученными рекомбинантными молекулами ДНК (рJA 1-6, табл. 2) трансформировали клетки *F Δ M15*. После высевания клеток на среде с ампицилином, X-галлом и IPTG отбирались белые колонии (дикие колонии — синие). Полученные плазмиды рJA 5; рJA 4 и рJA 6 содержат промоторные и терминаторные области пятого транскрипта. В состав фрагмента Cfr13-2 входят все четыре «ССААТ» и три «ТАТА» сигнальные последовательности. Кроме того фрагмент содержит первые 50 нуклеотидов структурной области гена 5.

Дальнейшая работа заключалась в переклонировании фрагментов HindIII-BamHI из рJA 2 и рJA 6 в pUC 19, предварительно расщепленную указанными рестриктазами, с последующим клонированием терминаторной области (BamHI-EcoRI) в ту же плазмиду.

Полученные рекомбинантные молекулы ДНК — рAZ 1 и рAZ 2 содержат промоторные и терминаторные области гена 5 с уникальным сайтом BamHI между ними. По этому сайту можно клонировать структурные области различных генов, которые предполагается перенести в растения.

Сконструированные плазмиды типа рIX 1-3, рJA 1-6 и рHZ 1, содержащий Hind III-23 фрагмент нопалиновой рTiC58 A. tumefaciens могут быть использованы в качестве промежуточных векторов, а плазмиды рAZ 1-2 в качестве непосредственных векторов для переноса и экспрессии чужеродных генов в клетках высших растений. Из трансформированных этими плазмидами растительных клеток можно регенерировать целое растение, в котором будет «работать» введенный ген.

Авторы выражают благодарность заведующему лабораторией генетической инженерии растений Института молекулярной биологии АН СССР профессору К. Г. Скрыбину и ст. н. сотр. В. Захарьеву за

предоставленную возможность провести работу на базе их лаборатории.

#### Литература

1. Akioshi D., Morris R., Hinz R., Mischke B., Kosuge T., Garlinkel D., Gordon M., Nester G. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1983, 80, 407—411.
2. Benoist C., O'Hare K., Breathnach R., Chambon P. (1980). — Nucleic Acid Res., 1980, 8, 127—142.
3. Braun A. C. — Am. J. Bot., 1956, 64, 234.
4. Braun A. C. — An. Rev. Plant Physiol., 1962, 13, 533—558.
5. Brinn A., Sciaky D., Wood H., 1982. — Cell, 1982, 31, 605—612.
6. Benckeleer M., Lemmers M., Vos G., Wilmitzer L., Montagu M., Schell J. Mol. Gen. Genet., 1981, 183, 283—288.
7. Chilton M. D., Montoya A., Merlo D., Drummond M., Nutter R., Gordon M., Nester G. (1977), Cell, 11, 263—271.
8. Drummond M., Chilton M. D. (1978), J. Bacteriol., 136, 1178—1183.
9. Ellis J., Murphy P. (1981), Mol. Gen. Genet., 181, 36—43.
10. Genetello C., Larebeke N., Holster M., Picker A., Montagu M., Schell J. — Nature, 1977, 265, 561—563.
11. Gieleu J., Beuckeller M., Seurinck J., Deboeck F., De Greve, Montagu M., Schell J. — The EMBO Journal, 1984, v. 3, N 4, 835—864.
12. Greve H., Seurinck J., Montagu M., Schell J.—Nature, 1982, 260, 500—563.
13. Hain R., Stabel P., Szernilogosky H., Steibib H., Herera-Estrella, Schell J. — Mol. Genet., 1985, 199, 161—168.
14. Hooykaas S., Hooykaas P., Schilperoort. — Nature, 1984, 311, 783—784.
15. Konez G., De Greve H., Andre D., Deboeck, Montagu M., Schell J. — EMBO Journ., 1983, 9, 1597—1603.
16. Krens F. A., Molendijk L., Wulleins G., Schilperoort R.—Nature, 1982, 296, 72—74.
17. Larebeke N., Engler G., Holsters M., Elsacker S., Schilperoort R., Schell J. — Nature, 1974, 252, 169—190.
18. Lippincott B., Lippincott J. 1969. — J. Bacteriol., 1969, 97, 620.
19. Lora H., Baker B., Schell J. — Mol. Gen. Genet., 1985, 199, 178—182.
20. Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook, Molecular Cloning, Laboratory Manual, Cold Spring Harbor, 1982.
21. Maxam A., Gilbert W., (1980). — Methods Enzymol., 1980, 65, 499—559.
22. Messeus E., Lenaerts A., Montagu M., Hedgers R., — MGG, 1985, 199, 344—348.
23. Nagata T. Molecular Genetics of Bacterium. — Plant Interact./Ed. by A. Puhler, Springer-Verlag, 1984, 268.
24. Potrykus I., Paszkowski J., Michael W., Petruska J., Shillito. — MGG, 1985, 199, 169—177.
25. Steinbiss H., Stabel P., Tolpter, Hirtz, Schell J. — Proc. Int. Symp., London, 1984.
26. Tanaka N., Ikegami M., Hohn T., Matsui C., Watanabe.—MGG, 1984, 195, 378—380.
27. Vos G., Benckeleer M., Montagu M., Schell J.—Plasmid, 1981, 6, 249—253.
28. Wilmitzer L., De-Benckeleer M., Lenmers, Montagu M., Schell J. — Cell, 1983, 32, 1045—1056.
29. Wilmitzer L., Schmaleubach W., Schell J. — Nucleic Acid Res., 1981, 9, 4801—4812.
30. Zaener I., VanLarebeke N., Tenchy H., Montagu M., Schel J.—J. Mol. Biol., 1974, 86, 109—127.
31. Zambriski P., Holsters, Kruger K., Depicker A., Schell J.—Science, 1974, 209, 1385—1391.

**АЛИ БИТКИЛЭРЭ ЈАД КЕНЛЭРИН КӨЧҮРҮЛМӘСИ ВӘ ЕКСПРЕССИЈАСЫ  
ҮЧҮН АРАЛЫГ ВЕКТОРЛАРЫН ГУРАШДЫРЫЛМАСЫ**

Магаләдә кен мүнәдислији үсуллары илә өз тәркибиндә 5Т—ДНТ РТi Ach 5 А. tumefaciens кенинин идарә олуна саһәсини саһлајан рекомбинант ДНТ молекуллары гурашдырылмасыдан данышылып. Бу молекулларда 5 кенинин идарә олуна ардычылыгы, рис 19 плазмидинин полиминкер саһәсини арасында јерләшән ваһид сајында јерләшдирилмишдир.

Бу сајына көрә (Ват НТ) көчүрүлмүш кенләрин гурулуш саһәләрини гошмаг нәрдә тутулар.

Көчүрүлән кенләрин гурулуш саһәләри «химер» ДНТ молекулларында биткинин РНТ—полумераза П ферменти илә танынан сигнал ардычылыгылары тәрәфиндән нәзарәт олунар. Белә гурашдырылмыш системдәр али биткиләрин һүчәрәсинә јад кенләрин көчүрүлмәси вә экспрессиясы үчүн вектор кими истифадә олуна биләр.

УДК 577.352.5

В. Ф. АДЫГЕЗАЛОВ, Ф. Р. ГУСЕЙН-ЗАДЕ

**О РОЛИ ЭЛЕКТРОГЕННОГО ПРОТОННОГО НАСОСА  
В ФОТОИНДУЦИРОВАННОЙ ГИПЕРПОЛЯРИЗАЦИИ  
МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ**

Сектор физико-химической биологии ИФАН АзССР

Изучены действия ряда химических факторов, влияющих на работу Н<sup>+</sup>-насоса, на фотоиндуцированную гиперполяризацию мембранного потенциала (МП) клеток листьев пшеницы. Показано, что если под действием 10<sup>-6</sup>М ДЦКД и 10 мкТ/мл олигомицина происходит значительное подавление, то при обработке клеток 10<sup>-4</sup>М ИУК и 10<sup>-4</sup> АТФ наблюдается существенное увеличение уровня фотоиндуцированной гиперполяризации МП. Найдена тесная корреляция между уровнем гиперполяризации МП и изменением рН на свету в зависимости от рН омывающей клетки среды.

Сделан вывод, что фотоиндуцированная гиперполяризация МП клеток листьев пшеницы в основном определяется работой электрогенного протонного насоса.

Исследования последних лет по мембранному транспорту и электрогенезу растений все более ясно показывают, что Н<sup>+</sup>-насос играет важную роль в фотоиндуцированных изменениях потенциалов зеленых растительных клеток. Отметим, что эти данные получены в экспериментах с водорослями [3, 4, 6] и водными высшими растениями [5, 7].

Настоящая работа посвящена изучению возможной роли Н<sup>+</sup>-насоса в фотоиндуцированной гиперполяризации мембранного потенциа-

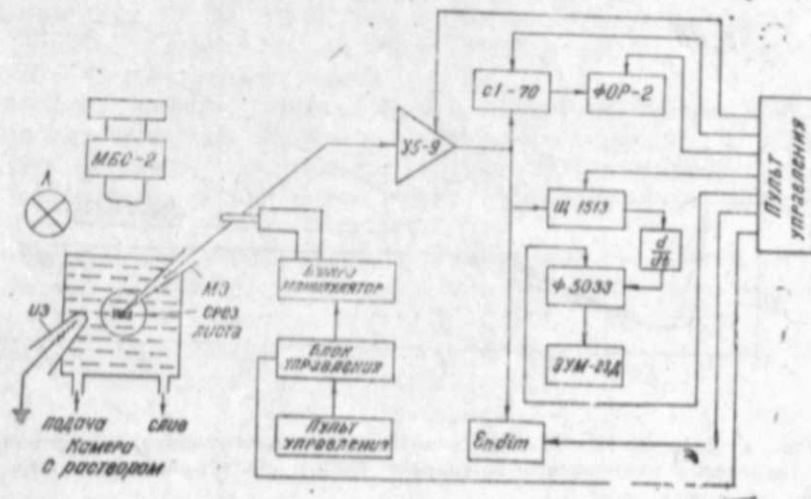


Рис. 1. Блок-схема контрольно-измерительной системы для микроэлектродных исследований: ИЭ — индифферентный электрод; МЭ — микроэлектрод; МБС-2 — микроскоп; У5-9 — усилитель напряжения постоянного тока; С1-70 — осциллограф; ФОР-2 фоторегистратор осциллограмм; Endim — координатный самописец; Ц1513 — вольтметр универсальный цифровой; Ф5033К — транскриптор; d/dt — дифференциатор; ЭУМ-23Д — цифровая печатающая машина

ла (МП) клеток листьев наземных высших растений, в частности пшеницы.

В экспериментах были использованы третьи листья 14—16-дневных проростков пшеницы сорта Шарк, выращенной в лабораторных условиях на полной смеси Кюпа. Регистрация электрических параметров клеток палисадной паренхимы листа интактного растения осуществлялась с помощью контрольно-измерительной системы, состоящей из приборов, указанных на рис. 1. Отметим, что данная автоматизированная контрольно-измерительная система, состоящая из чувствительной и надежной современной аппаратуры со взаимным контролем до, в течение и после эксперимента, позволяет производить микроэлектродные измерения с высокой точностью и большой интенсивностью исследований\*.

В качестве омывающей среды были использованы растворы (мМ): 0,5  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ; 0,2  $\text{MgSO}_4$ ; 0,65  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 0,25  $\text{KOH}$ ; 0,5  $\text{KNO}_3$  с pH 6,6. Изменения pH осуществлялись с помощью  $\text{KOH}$  и  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . Измерения pH омывающей клетки раствора регистрировали pH электродом типа ЭСЛ-43-07, а кинетику изменения записывали на координатном самописце «Endim 620.02», подключенном к выходу иономеров ЭВ-74.

Поскольку при фиксации одного листа нам не удалось зарегистрировать существенного изменения pH омывающей среды на свету, то в подобных экспериментах было использовано в среднем 40 растений.

Благодаря усовершенствованию метода измерения МП клеток листьев наземных растений [1, 2] выявлены оптимальные условия (pH 8,6,  $I=25 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) при которых наблюдается фотондуцированная гиперполяризация МП с амплитудой в среднем 50 мВ и с

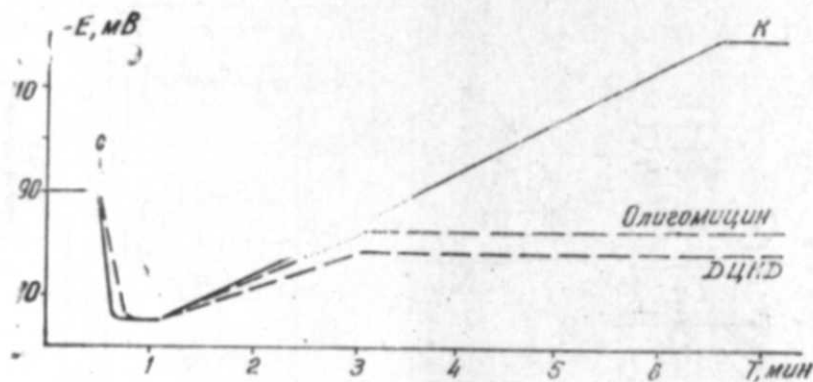


Рис. 2. Действие  $10^{-6}$ М ДЦКД и 10 мкг/мл олигомицина на фотондуцированные изменения мембранного потенциала клеток листьев пшеницы. Стрелка вниз — момент включения света (С).

\* Автоматизированная установка для микроэлектродных исследований была представлена на конкурс на лучшую разработку в области приборостроения, средств автоматизации и систем управления, проведенный Азербайджанским республиканским правлением НТО прибором им. академика С. И. Вавилова в 1985 г., и по итогам конкурса была награждена второй премией.

длительностью не менее 30 мин (рис. 2). В дальнейшем, как мы уже отметили, необходимо было выяснить природу фотондуцированной гиперполяризации МП. Поэтому изучали влияние ингибиторов ( $\text{N,N'$ -дициклогексилкарбодимид и олигомицин) и стимуляторов (индолуксусная кислота и АТФ)  $\text{H}^+$ -насоса на фотондуцированные изменения МП. Действия  $10^{-6}$ М ДЦКД и 10 мкг/мл олигомицина показаны на рис. 2. Как видно, под действием указанных ингибиторов в течение двух минут происходит значительное подавление (в среднем

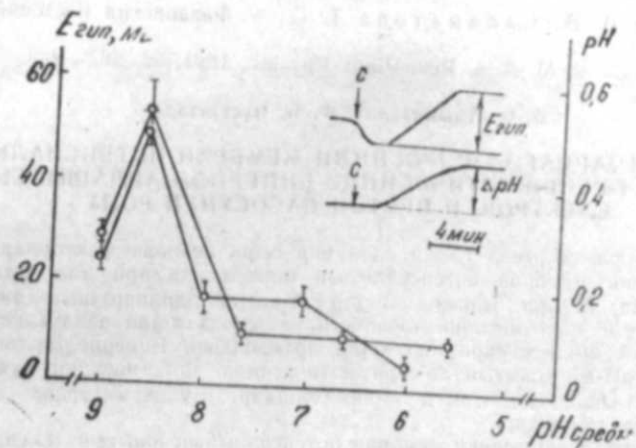


Рис. 3. Зависимость амплитуды фотондуцированной гиперполяризации мембранного потенциала (о) и изменения pH на свету (Δ) от pH омывающей среды. В правом верхнем углу показана кинетика изменения МП и pH среды на свету:  $E_{гип}$  Δ pH — определяемые параметры

на 40 мВ) уровня гиперполяризации МП. В отличие от ингибиторов при действии как  $10^{-4}$ М ИУК, так и  $10^{-4}$ М АТФ наблюдается увеличение самого значения МП на 20 и 35 мВ, а уровень гиперполяризации на 20 и 40 мВ, соответственно.

Полученные данные говорят о том, что гиперполяризация МП клеток листьев пшеницы на свету связана, по-видимому, с деятельностью электрогенного протонного насоса, осуществляющего вынос  $\text{H}^+$  из цитоплазмы в наружную среду против электрохимического градиента.

Подтверждением этому может служить регистрация изменения pH омывающей клетки среды на свету, так как подкисление окружающей среды является одним из критериев функционирования  $\text{H}^+$ -насосов в растительных тканях [6]. На рис. 3. представлена зависимость амплитуды фотондуцированной гиперполяризации МП ( $E_{гип}$ ) и изменения pH на свету ( $\Delta \text{pH}$ ) от pH омывающей среды. Как видно из рисунка наблюдается тесная корреляция  $r=0,98$  между  $E_{гип}$  и  $\Delta \text{pH}$  во всем диапазоне pH окружающей среды. Отметим, что при значении pH 8,6 зарегистрировано как максимальное значение  $E_{гип}$  (50 мВ), так и максимальное уменьшение  $\Delta \text{pH}$  на 0,5 ед. pH (от pH 8,6 до 8,1).

Таким образом, показано, что фотондуцированная гиперполяризация МП клеток листьев пшеницы в основном определяется работой электрогенного протонного насоса.

### Литература

1. Адыгезалов В. Ф., Магеррамов М. Г. Физиология и биохимия культурных растений, 1984, т. 16, № 1, 88—94.
2. Алиев Д. А., Адыгезалов В. Ф., Магеррамов М. Г. — Докл. АН АзССР, 1982, т. 38, № 9, 39—41.
3. Волков Г. А. — Биофизика, 1981, т. 26, № 16, 1021—1026.
4. Денеш М., Саксена Р., Курелла Г. А. — Докл. АН СССР, 1983, т. 26, № 4, 1014—1016.
5. Новак В. А., Иванкина Н. Г. — Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 2, 315—332.
6. Полевой В. В., Саламатова Т. С. — Физиология растений, 1980, т. 5, 78—125.
7. Spanwick R. M. Ann. Rev. Plant Physiol., 1981, 32, 267—289.

В. Ф. Адыгезалов, Ф. Н. Гүсєјизаде

#### БУГДАНЫН ЖАРПАГ ҺҮЧЄЈРЄСИННИН МЕМБРАН ПОТЕНСИАЛЫНЫН ИШЫГЫН ТЭ'СИРИ НЭТИЧЄСИНДЕ ҺИПЕРПОЛЖАРЛАШМАСЫНДА ЕЛЕКТРОКЕН ПРОТОН НАСОСУНУН РОЛУ

H<sup>+</sup>-насосун фаалијетинэ тэ'сир едэн бир сыра кимјөви факторларын бугданын жарпаг Һүчєјрєсинин мембран потенциалынын ишыгын тэ'сири илэ артан фазасына (Һиперполјарлашма) тэ'сири өјрөнилмишдир. Һиперполјарлашманын сєвијєси 10<sup>-6</sup>М ДСКД вэ 10 мкг/мг олигомисинин тэ'сири нэтичєсиндэ хєјли азалмышса, 10<sup>-4</sup>М ИУК вэ 10<sup>-4</sup> АТФ-ни тэ'сири илэ хєјли артмышдыр. Һиперполјарлашманын амплитудасынын вэ рН-ын ишыгын тэ'сири нэтичєсиндэ дэјишмєсинин Һүчєјрєни эһатэ едэн мөһлулун рН-ындан асылылыгы өјрилмишдир. Бу параметрлэр арасында сых алага олдугу көстөрилмишдир.

Бугданын жарпаг Һүчєјрєсинин мембран потенциалынын ишыгын тэ'сири илэ Һиперполјарлашмасында электрокен протон насосунун эсас рол ојнамасы фикри ирэли сүрүлүр.

АЗƏРБАЈЧАН ССР ЕЛМЛƏР АКАДЕМИЈАСЫНЫН ХƏБƏРЛƏРИ  
Биолокјја елмлери сєријасы, 1986, № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР  
Серия биологических наук, 1986, № 3

УДК 620.193.82

М. А. МАМЕДЈАРОВ, Р. С. АЛИМАРДАНОВ, Ж. М. МАМЕДОВА,  
Р. Л. АКОПЯН

#### БИОЛОГИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ЭФИРОВ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ С КАРБАМИЛЬНОЙ ГРУППОЙ

Институт нефтехимических процессов АН АзССР,  
Сектор микробиологии АН АзССР

Исследовали биологическую устойчивость ряда смешанных эфиров целлюлозы—ацетокарбаматов C<sub>1</sub>—C<sub>4</sub>к воздействию целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Показали, что введение карбамильных групп в эфиры целлюлозы позволяет предохранить их от биodeградации. Причем, эфиры со степенью замещения по N-алкилкарбамильным группам 0,02—0,05 подвержены частичному разрушению микроорганизмами, а со степенью замещения 0,40—1,10 полностью сохраняют свою механическую прочность, в то время как образцы исходного материала — ацетата целлюлозы — полностью разрушаются.

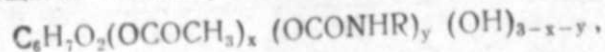
Целлюлоза и ее производные широко используются в различных отраслях народного хозяйства и в быту. Наряду с текстильными материалами, использующими целлюлозу и ацетат целлюлозы — ацетатный шелк, эфиры целлюлозы, — ацетат, ацетобутират, нитрат используются в получении пленок и различных пластинок. При использовании по назначению эти материалы часто оказываются в контакте с различными микроорганизмами, деструктивно действующими на него.

Для защиты изделий из целлюлозы и ее производных от биodeградации обычно составляют композиции с введенным низкомолекулярных биоцидных компонентов. Однако подобно пластификаторам такие компоненты со временем могут удаляться. Введение эфирных групп с биоцидными свойствами также склонно предохранять изделия из этого материала от биоповреждений. В частности, посредством эфирных групп вводят соединения ртути, олова или роданистых соединений [5]. Эти пути защиты требуют проведения многостадийных синтезов.

Зная о биологической активности карбаматов [3], в настоящей работе проведено исследование биологической устойчивости ряда смешанных эфиров целлюлозы — ацетокарбаматов, полученных взаимодействием вторичного ацетата целлюлозы с алкилизотиоцианатами. Реакция взаимодействия соединений со свободными гидроксильными группами, в частности спиртов с изотиоцианатами, хорошо известна [6]. Вторичный ацетат целлюлозы с ацетильным числом 52,5, что соответствует степени замещения 2,3 и 3,0 гидроксильных групп элементарного звена целлюлозы, растворяли в ацетоне, предварительно высушенном хлористым кальцием, и в присутствии небольшого количества

ва катализатора — триэтиламина постепенно прибавляли алкилизацианат. Реакцию вели 8—10 ч. Полимер осаждали в воде, промывали, сушили. Затем снимали ИК-спектры и проводили элементарный анализ.

Получающиеся ацетокрбаматы целлюлозы общей формулы:



где R=CH<sub>3</sub>; C<sub>2</sub>H<sub>5</sub>; C<sub>3</sub>H<sub>7</sub>; x — степень замещения по ацетильным группам; y — степень замещения по N-алкилкарбамильным группам, имеют следующие характеристики, приведенны в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика N-алкилкарбамилацетатов целлюлозы

Алкилизацианат	Степени замещения		Количество свободных гидроксильных групп	Содержание азота, %
	по ацетильным группам	по N-алкилкарбамильным группам		
Метилизацианат	2,33	0,02	0,65	0,11
Этилизацианат	2,41	0,04	0,55	0,20
Пропилизацианат	2,26	0,05	0,69	0,28

имеют следующие характеристики, приведенные в табл. 1. Для этих эфиров было проведено исследование их биоустойчивости.

Одним из основных условий проведения исследований по определению биоустойчивости различных целлюлозосодержащих материалов является необходимость наличия целлюлозоразрушающих микроорганизмов, обладающих сравнительно высоким уровнем активности системы целлюлозолитических ферментов. Из литературных данных известно, что наибольшее количество ферментов, расщепляющих целлюлозу, образуют грибные организмы [4].

Вследствие этого для изучения биоустойчивости N-алкилкарбамилацетатов целлюлозы были взяты следующие штаммы грибов, выделенные из различных природных субстратов и характеризующиеся активностью по целлюлозам в пределах 4,2—6,8 условных единиц: *Trichoderma lignorum*, *Trichoderma viride*, *Trichoderma koningii*, *Aspergillus niger*, *Penicillium sp.*, *Chaetomium sp.*, *Helminthosporium sp.*, *Cladosporium sp.* [1].

Для определения биоустойчивости N-алкилкарбамилацетатов целлюлозы вышеуказанные микроорганизмы выращивались на минеральной среде Чапека в условиях строгой специфичности субстрата — в качестве единственного источника углерода использовались образцы N-метил-, N-этил-, N-пропилкарбамилацетатов, а в случае контроля — ацетата целлюлозы, которые вносились в реакционную смесь в виде пленок размеров 1×5 см и в виде порошка из расчета 10 г/л среды [2]. Культивирование проводили в термостате при температуре 28—30°C.

Для определения биоустойчивости алкилкарбамилацетатов целлюлозы учитывались следующие параметры: степень: роста микроорганизмов (по накоплению биомассы), образование продуктов гидролиза (по редуцирующим веществам — РВ) и снижение механической прочности (МП) полосок из эфиров целлюлозы (по визуальной оценке изменения субстрата). Длительность эксперимента 30 сут.

В табл. 2 представлены данные, характеризующие устойчивость субстратов (N-алкилкарбамилацетатов) к возведению различных штаммов грибов — продуцентов целлюлолитических ферментов. Наибольшую активность по отношению к N-алкилкарбамилацетатам проявили штаммы *Trichoderma lignorum*, *Trichoderma viride*, *Trichoderma koningii*; причем наиболее подверженным их воздействию оказался вариант (ацетатцеллюлозы) и в этом случае отмечается наличие обильного и хорошо развитого мицелия гриба, что приводит к разрушению отдельных участков субстрата и, естественно, к разрыву пленки, а также к образованию сравнительно больших количеств редуцирующих веществ.

x

Что касается опытных вариантов, то в этом случае наблюдается менее интенсивное накопление биомассы и образование продуктов гидролиза, что хотя и не приводит к разрыву пленки, но вполне достаточно для частичной деградации и снижения механической прочности субстрата.

Из этой серии исследований согласно табл. 2 прослеживается рост биологической устойчивости по мере увеличения содержания азота в смешанном эфире, т. е. степени замещения по карбамильным группам. Для доказательства факта придания биоустойчивости этой группе были изменены условия синтеза для получения более высокозамещенных по карбамильной группе смешанных эфиров целлюлозы. Для этой цели проводили более тщательную сушку компонентов среды и ацетата целлюлозы. Причем сорбированную влагу ацетата целлюлозы перегоняли азеотропной отгонкой с бензолом, для чего вторичный ацетат целлюлозы предварительно заливали бензолом, затем после его отгона растворяли в тщательно обезвоженном ацетоне, добавляли большее количество катализатора (триэтиламина) и алкилизацианата. Обработывали полимер аналогично предыдущему. Анализы синтезированных образцов показали, что они имеют следующие характеристики (табл. 3). Из табл. 3 видно, что по содержанию азота они значительно превосходят синтезированные ранее.

Образцы этих эфиров были также подвергнуты испытаниям на биоустойчивость к действию целлюлозоразрушающих микроорганизмов в условиях, приведенных выше. Результаты показали, что в условиях эксперимента не наблюдалось развития биомассы гриба и образования продуктов гидролиза, что способствовало полному сохранению прочности образца. Что касается контрольного варианта, то в этом случае, как и в предыдущем опыте, наблюдается картина полного распада эфира.

Полученные данные являются подтверждением того, что введение карбамильных групп в эфиры целлюлозы позволяет придать изделиям из них биоустойчивость в средах, содержащих целлюлозоразрушающие микроорганизмы.

Таблица 2  
Показатели, характеризующие степень биостойкости N-алкилкарбамилацетатов целлюлозы по отношению к микроорганизмам

Название штаммов	Контроль—ацетат целлюлозы			N-метилкарбамил—ацетат целлюлозы			N-пропилкарбамил—ацетат целлюлозы			N-этилкарбамил—ацетат целлюлозы		
	биомасса, мг	РВ, мг/мл	МП	биомасса, мг	РВ, мг/мл	МП	биомасса, мг	РВ, мг/мл	МП	биомасса, мг	РВ, мг/мл	МП
<i>Frichoderma lignorum</i>	0,24	38	Визуально отмечается депрессия субстрата и разрыв пленки	0,22	32	Визуально отмечается депрессия субстрата	0,21	34	Визуально отмечается депрессия субстрата	0,20	35	Визуально отмечается депрессия субстрата
<i>Frichoderma viride</i>	0,31	39		0,28	34		0,27	35		0,26	37	
<i>Frichoderma konningii</i>	0,23	36		0,20	32		0,19	33		0,20	34	
<i>Aspergillus niger</i>	0,21	25		0,19	20		0,18	21		0,17	22	
<i>Penicillium sp.</i>	0,18	25		0,16	20		0,17	22		0,18	24	
<i>Chaetomium sp.</i>	0,14	23		0,12	20		0,12	21		0,13	22	
<i>Halmintosporium s</i>	0,12	18		0,10	16		0,08	17		0,10	18	
<i>Cladosporium sp.</i>	0,12	19		0,10	18		0,10	19		0,11	21	

Характеристика N-алкилкарбамилацетатов целлюлозы

Таблица 3

Алкил-изоцианат	Степени замещения		Число свободных гидроксильных групп	Содержание азота, %
	по ацетильным группам	по N-алкилкарбамильным группам		
Метилизоцианат	2,04	0,49	0,56	2,00
Этилизоцианат	2,17	0,80	0,03	3,48
Пропилизоцианат	1,85	1,10	0,05	4,62

#### Литература

1. Билай В. И., Билай Т. И., Мусия Е. Т. Трансформация целлюлозы грибами. — Киев: Наукова думка, 1982.—295 с.
2. Методы экспериментальной микробиологии/Под ред. В. И. Билая. — Киев: Наукова думка, 1973. — 102 с.
3. Мельников Н. Н. Химия пестицидов. — М.: Химия, 1968.—203 с.
4. Родионова Н. А. Целлюлоза микроорганизмов. — М.: Наука, 1981.—40 с.
5. Свистунова Р. П., Айходжаев Б. И., Погосов Ю. Л. — Пластмассы, — 1965, № 6, 57 с.
6. Ullmann, 3 Aufl., Bd 9, B, 1957, S. 1.

М. Э. Маммадjarов, Р. С. Элимарданов, Ж. М. Маммадова, Р. Л. Аконjan

#### КАРБОМИЛ ГРУПУ ИЛЭ СЕЛЛУЛОЗА ЕФИРНИННИ БИОЛОЖИ САБИТЛИЈИ

Селлулоза ефирларинин биоложи сабитлијинин тэдгиги кестарди ки, N-алкилкарбамил групларынни селлулоза ефирларинин дахил едилмаси онлара селлулозапарчалајчы микроорганизмлар олан мунитлерде давамлылыг хассаси верир.

УДК 634.0

Ф. А. АМИРОВ, В. К. КАЗАНФАРОВА

## ВЛИЯНИЕ РЕКРЕАЦИИ И ВЫПАСА СКОТА НА РАСТИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО

*АзНИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации*

Изложены результаты изучения влияния антропогенных факторов на растительное сообщество. Выявлено, что на исследованных стационарах в зависимости от стадии дигрессии уменьшаются лесная подстилка, проективное покрытие живого напочвенного покрова и резко сокращается самосев лесных пород; снижается также продуктивность надземной фитомассы, что отрицательно влияет на нормальное развитие растительного сообщества леса. Рекомендуется нормировать количество рекреантов и регулировать выпас скота.

В условиях возрастающего антропогенного влияния на природные комплексы различных регионов все большее значение имеют естественные леса, зеленые зоны, лесопарки, лесополосы, которые благоприятно влияют на окружающую среду в самом древостое и определенным образом на прилегающие безлесные участки, обогащая воздух кислородом. Поглощая вредные газы, они улучшают микроклимат и и водный режим, увеличивают плодородие земель, повышают урожай сельскохозяйственных культур, что играет немаловажную роль для их рекреационного использования.

Однако в результате длительного периода леса Азербайджана, подвергаясь воздействию антропогенных нагрузок, сократили свою площадь, стали изреженными, сильно ухудшились по качественному составу, а также по общему состоянию растительного сообщества. Значительный ущерб лесу наносят пожары, пастьба и прогон скота, заметно влияют сенокосения на полянах, опушках, окнах и редианах, которые богаты травянистыми растениями. В последнее время в пределах республики, особенно в зонах промышленных городов и крупных населенных пунктов, резко возросли рекреационные нагрузки на пригородные леса. Бессистемный, неупорядоченный отдых наносит непоправимый ущерб лесным насаждениям, снижает их защитные функции.

Нужно отметить, что с 1960 г. исследовательские работы по проблемам рекреации стали проводиться с наибольшей интенсивностью [3—7]. В Азербайджане, начиная с 1976 г., нами проводятся комплексные исследования по выявлению влияния рекреационных нагрузок на лесорастительные условия.

В настоящем сообщении описываются результаты изучения влияния антропогенных факторов на лесное растительное сообщество за период 1982—1984 гг. на Апшеронском стационаре в искусственных лесонасаждениях вокруг Джейран-Батанского водохранилища и на стационарах в Яламинском (Хачмасском) и Закатальском районах

соответственно в естественном лесу и городском парке, которые являются кратковременным и продолжительным местами отдыха населения городов Баку и Сумгаита, р-на Закаталы, а лесная дача «Набрань», относящаяся к Яламинскому лесхозу, является всесоюзной туристической базой.

В связи с тем, что в лесном растительном сообществе травостой повреждается больше других ярусов, травяной покров является главным индикатором рекреационной дигрессии. Нами здесь в основном освещено состояние травянистых растений живого напочвенного покрова (его видовой состав, обилие, проективное покрытие, продуктивность).

Как известно из работ исследователей, авторы по-разному оценивали степень повреждения леса в зависимости от рекреационной нагрузки и всегда эти оценки зависели от исходного типа лесного биогеоценоза [2, 3, 7, 8]. Например, И. Л. Трапидо [8] выделяет три степени повреждения лесного биогеоценоза, Н. И. Казанская с сотр. [3] — пять стадий дигрессии, а нами выделены три секции лесного участка с двумя стадиями дигрессии [1]. Рекреационные дигрессии изучались стационарными путем, для чего подбирались наиболее характерные участки с различной интенсивностью вытаптывания. Первый из них — контрольный — здесь тропинки не превышают 5% или отсутствуют, второй участок характеризуется слабой и средней степенью вытаптанности, где тропинки занимают 10—15% общей площади участков, а третий участок характеризуется сильной степенью вытаптанности, в котором тропинками занято до 60% площади участка. На этих участках пробные площади заложены по общепринятой методике. Здесь проведены таксационные описания древостоя, определена масса и мощность подстилки (табл. 1). Обилие травянистых растений указано по пятибальной шкале А. А. Гроссгейма, надземная масса определялась путем среза травостоя с площади в 5-кратной повторности.

Таблица 1

Таксационное описание исследуемых объектов

Исследованные объекты	Типы леса и состав	Почва	Бонитет	Полнота	Средние значения		
					возр., лет	выс., м	диам., см
Лесонасаждения вокруг Джейран-Батанского водохранилища (стационар 1)	Ясенево-дубово-шелковичный разнотравный 7Яс 2Д 1 Шел	Сероземно-бурая	III	0,5—0,9	30	8	12
Лесная зона Набрань (стационар 2)	Грабово-дубовый разнотравный 6Гр3Д 1Яс	Серо-бурая	III	0,6		12	21
Лесопарк г. Закаталы (стационар 3)	4Лп3С 2Гип 1Бир	Бурая	IV	0,3	35	12	28

Стационар 1 характерен своим континентальным климатом, почва его сероземно-бурая. Участки представлены смешанной лесной культурой из ясенево-дубово-шелковичных насаждений разнотравного типа. В подросте ясень зеленый, дуб длинноножковый. Подстилка мощностью 1,5—2,5 см в зависимости от степени вытаптывания. В первом (контрольном) участке мощность подстилки 2—2,5 см с массой 2,6—3,09 т/га (в воздушно-сухом состоянии), во втором участке подстилка мощностью 1,5—2 см, масса ее 2,2—2,5 т/га, подстилка местами сохранилась также на невытопанных местах третьих участках, где масса ее доходит по 1 т/га. Здесь пешеходные тропинки очень близки друг к другу.

В лесной зоне «Набрань» климат умеренный. Почва на стационарном участке серо-бурая лесная: аллювиально-лугово-лесная почва, слабовыщелоченная глубокогогалецниковая, среднеспонная, легкогоглинистая. Этот стационар характеризуется естественным грабово-дубовым лесом разнотравного типа. На стационарном участке под лесом имеются подросты граба, дуба длинноножкового, ясеня обыкновенного, клена полевого. Подлесок редкий, состоит из мушмулы, боярышника. Контрольный участок почти сплошь покрыт подстилкой, мощность которой 1,5—2,5 см, масса за 2,2—3,2 т/га. На втором участке между протоптанными пешеходными тропинками покрытие подстилки составляет 75—80%, мощность ее 1,5—1,6 см, а масса доходит до 1,45 т/га. Наблюдаемый третий участок, являясь настоящим «рекреационным» типом структуры биогеоценоза, лишен подстилки.

Третьим стационаром является городской парк, созданный искусственным путем в 1950—1952 гг., в районе Закаталов. Почва стационара бурая суглинистая. Этот стационар состоит из сосны эльдарской, кипариса вечнозеленого, липы кавказской, бирючины обыкновенной.

На контрольном участке стационара толщина подстилки до 1 см, масса ее 0,7—0,8 т/га, второй участок мощностью 0,5 см, массой до 0,4 т/га, на третьем участке подстилка отсутствует.

Как видно из сказанного, на всех трех исследуемых стационарах на контрольном участке масса подстилки на 0,7—3,2 раза больше, чем на сильно вытопанных участках, т. е. в настоящем рекреационном типе леса. Анализ почвы показали, что на вытопанных участках содержание гумуса снижается в 2—2,5 раза, резко сокращается также содержание фосфора и калия, что является результатом уменьшения запасов лесной подстилки и постепенно приводит к снижению плодородия почвы [1].

Проведенные наблюдения показали, что в зависимости от интенсивности рекреации и пастбы уменьшаются не только масса и мощность подстилки, уменьшается также и проективное покрытие травостоя.

Сравнение данных табл. 2 показывает, что если на стационарах на контрольном участке проективное покрытие составляет 50—60%, то на вытопанных участках проективное покрытие травянистых растений снижается: в первой дигрессии до 35—40%, а во второй — до 8—10%.

Из табл. 2 также видно, что усиление рекреационной нагрузки отражается на продуктивности надземной фитомассы трав. Например, на стационаре 1 при уменьшении проективного покрытия от 50 до

Таблица 2

Изменение травостоя в зависимости от стадии дигрессии

Исследованные объекты	Стадии дигрессии	Тропическая сеть, %	Проект. покрытие травостоя, %	Ср. высота травостоя, см	Вес фитомассы в надзем. частях, ц/га
Стационар 1	Контроль	5	50	30—35	5,6—6,5
	Участок 1 (I)	10—15	35—40	20—25	4,4
	Участок 2 (II)	60—65	8—10	До 20	1,0
Стационар 2	Контроль	5	55—60	14—30	20
	Участок 1 (I)	10—15	35—45	10—18	8
	Участок 2 (II)	Более 60	10	До 10	0,5
Стационар 3	Контроль	5	60	30	6,6
	Участок 1 (I)	10—15	40	15—20	3,8
	Участок 2 (II)	Более 60	—	—	—

8—10% продуктивность надземной фитомассы снижается в 5—6 раз, на стационаре 2 при уменьшении проективного покрытия от 60 до менее 10% продуктивность снижается в 40 раз, а на стационаре 3 при уменьшении проективного покрытия от 60 до 40% — в 1,7 раза. Следовательно, в зависимости от стадии дигрессии не только уменьшаются подстилка, проективное покрытие травянистых растений напочвенного покрова, но и снижается продуктивность надземной фитомассы, что является отрицательным моментом для нормального развития растительного сообщества леса или лесонасаждения. С целью сопоставления флористического состава трех участков каждого исследуемого стационара дается сводный список травянистых растений (табл. 3).

Несмотря на то, что эти стационары были заложены в различных почвенно-климатических зонах республики, прослеживается общая закономерность в том, что с усилением рекреационной нагрузки уменьшаются фитомасса трав и лесная подстилка, увеличиваются площади тропинок, на которых почти исчезает живой и мертвый покров. Здесь количество видов и обилие каждого вида в зависимости от вытаптывания также уменьшаются. Наблюдается изменение видового состава травянистых растений. Из отмеченного видно, что некоторые виды, не выдерживая с усилением стадии дигрессии нагрузки, постепенно исчезают из травостоя. К таким видам можно отнести следующие растения: *Festuca silvatica*, *Rumex acetoselloides*, *Ophrys caucasica*, *Euphorbia botsseriana*, *Viola septum*, *Orchis caspia*, *Panicum millaceum* и др. Другие виды — *Potentilla recta*, *Betonica grandiflora*, *Fragaria vesca*, *Scandix pecten-veneris*, *Viola odorata*, *Chondrilla juncea*, *Linum lthurnicum*, *Malva silvestris* исчезают уже во второй стадии дигрессии. Это объясняется в первую очередь их нежными вегетативными и генеративными органами. Как видно из табл. 3 такие виды, как *Torilis arvensis*, *Briza elatior*, *Ophrys oestriifera*, *Geum urbanum*, *Cares sp.*, на участках трех исследуемых стационаров, которые относятся ко второй стадии рекреационной дигрессии, встречаются и в единичных экземплярах, что свидетельствует об их относительной устойчивости. На таких участках встречаются в большом количестве и такие виды, как *Lepidium ruderale*, *Cynodon dactylon*,

Флористический состав травянистых растений

Таблица 3

Исследованные объекты	Название растений	Обилие			
		контр.	уч. 1	уч. 2	
Стационар 1	<i>Festuca sulcata</i> Hack.	3	2	1	
	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link	2	1	(1)	
	<i>Briza elatior</i> Sibth. et Smith	2	1,3	(1)	
	<i>Zerna rubens</i> (L.) Grossh.	1	—	—	
	<i>Zerna benekeni</i> (Lange) Lindl.	1	—	(1)	
	<i>Hordeum leporinum</i> Link	1	1	—	
	<i>Avena pilosa</i> Bieb.	1,2	1	—	
	<i>Taraxacum desertorum</i> Schischk.	1	—	—	
	<i>Medicago coerulea</i> Less.	1	1	—	
	<i>Agropyrum cristatum</i> (L.) Gaertn.	1	—	—	
	<i>Ophrys oestrifera</i> Bieb.	1	1	(1)	
	<i>Lepidium ruderales</i> L.	—	—	(1)	
	Стационар 2	<i>Festuca silvatica</i> (Pall.) Vill.	3	2	—
		<i>Festuca sulcata</i> Hack.	—	—	1
<i>Rumex acetoselloides</i> Bal.		2	2	—	
<i>Urtica dioica</i> L.		2	2	1	
<i>Ophrys caucasica</i> G. Woron.		1	1	—	
<i>Geum urbanum</i> L.		1,5	1	(1)	
<i>Galium humifusum</i> (W.) Stapf.		—	1	—	
<i>Briza media</i> L.		—	1	—	
<i>Potentilla recta</i> L.		1	—	—	
<i>Roripa islandica</i> (Oeder) Schinz et Thell.		—	(1)	—	
<i>Carex</i> sp.		2	1	(1)	
<i>Betonica grandiflora</i> W. (G. Woron.) Proch.		1	—	—	
<i>Euphorbia boissieriana</i>		1	1	—	
<i>Fragaria vesca</i> L.		1	—	—	
<i>Scandix peeten-veneris</i> L.		1	—	—	
<i>Viola odorata</i> L.		1	—	—	
<i>Vicia ciliatula</i> Lipsky		1	(1)	—	
<i>Vicia sepium</i> L.		1	1	—	
<i>Vulpia ciliata</i> Link		—	1	—	
<i>Chondrilla juncea</i> L.		1	—	—	
<i>Lithospermum officinale</i> L.		—	1	—	
<i>Orchis caspia</i> Trautv.		1	(1)	—	
<i>Linum liparnicum</i> Scop.		1	—	—	
<i>Alopecurus textilis</i> Boiss.		—	(1)	—	
<i>Panicum miliaceum</i> L.		1	(1)	—	
<i>Trifolium pratense</i> L.		1	(1)	—	
<i>Malva silvestris</i> L.	1	—	—		
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	—	(1)	4		
Стационар 3	<i>Fragaria vesca</i> L.	1	—	—	
	<i>Hordeum leporinum</i> Link	(1)	(1)	—	
	<i>Achillea cetaeae</i> Waldst. et Kit.	1	—	—	
	<i>Hypericum perforatum</i> L.	2	1	—	
	<i>Galium humifusum</i> (W.) Stapf	1	1	—	
	<i>Phleum phleoides</i> (L.) Simk	1	—	—	
	<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	1	—	—	
	<i>Medicago lupulina</i> L.	1	—	—	
	<i>Medicago coerulea</i> Less.	1	(1)	—	
	<i>Plantago lanceolata</i> L.	2	1	—	
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	1	2	3		

которые совсем не встречались на контрольных участках, или же встречались в малом количестве.

Аналогичные явления нами были отмечены и на лесных участках, где проводятся неурегулированный выпас скота. Чем чаще и длительнее проводится пастбища скота, тем интенсивнее разрушается напочвенный покров.

Следовательно, вытаптывание леса человеком и животным приводит к его деградации и распаду. Несмотря на то, что выпас скота и рекреация по-разному воздействуют на состояние почвы, в их конечном результате есть много общего. В результате проведенных стационарных исследований в трех природных зонах установлено, что с усилением антропогенной нагрузки нарушается структура лесной подстилки, снижается проективное покрытие, обилие и продуктивность травянистых растений и резко сокращается самосев лесных пород. В результате рекреации и выпаса скота в составе травяного покрова в значительной степени появились сорные растения, а количество ценных травянистых растений заметно уменьшилось.

Неблагополучное состояние леса, связанное с рекреационной нагрузкой, убедительно доказывает, что необходимо нормировать количество рекреантов, провести необходимые лесохозяйственные мероприятия, направленные на оздоровление и улучшение состояния рекреационных лесов, для чего необходимо благоустроить лесные территории, провести прогулочные тропинки, организовать место стоянок индивидуального автотранспорта, палаток и т. д. Необходимо также уход за лесонасаждениями: уборка сухоствольных, поврежденных и больных деревьев путем санитарных рубок, улучшение породного состава и ландшафтного состояния насаждений рубками, содействие естественному возобновлению ценных пород, проведению мер борьбы с вредителями и болезнями леса. По нашим наблюдениям, рекреационные нормы на 1 га для кратковременного посещения — 20—25 чел. и для сезонного (летнего) посещения — 10—15 чел., одновременно довести количество выпасаемого скота до нормальной величины с учетом продуктивности пастбищ и выгонов. При этом необходимо, чтобы площадь уплотнения в насаждениях не превышала 20% от общей площади. На особо истощенных участках следует ввести запрет для рекреации и выпаса скота продолжительностью не менее 3—5 лет, что является самым простым и доступным способом в деле восстановления плодородия почвы и растительного покрова и увеличения продуктивности лесных и травянистых растений.

Литература

1. Амиров Ф. А., Казанфарова В. К., Балабеков З. А. Изменение почва и растительности под влиянием рекреационного лесопользования. — Лесоведение, 1982, № 6.
2. Васильева И. Н. Влияние вытаптывания на физические свойства почвы и корневых систем растений. — В кн.: Лесоводственные исследования в Серебряноборском опытном лесничестве. М.: Наука, 1973.
3. Казанская Н. С., Ланна В. В., Марфенин Н. Н. Рекреационные леса. — М.: Лесная промышленность, 1977.
4. Каламкарлова О. А. К вопросу о мерах сохранения лесов в зонах массового загородного отдыха. — В сб.: Рефераты докладов научно-техн. конф. МЛТИ. М., 1969.
5. Карпионов Р. А. Изменения в растительном покрове Останкинской дубравы. — Бюлл. Главного ботан. сада АН СССР, 1962, вып. 46.

6. Спиридонов В. Н. Индикаторная роль травяного покрова в лесах рекреационного назначения. — В кн.: Современные проблемы рекреационного лесопользования. М., 1985.

7. Таран И. В., Спиридонов В. Н. Устойчивость рекреационных лесов. — Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1977.

8. Трапидо И. Л., Бутова Л. Г. Микологические особенности березняка волосисто-осокового в связи с длительным рекреационным воздействием. — Лесоведение, 1975, № 4.

Ф. Э. Эмиров, В. Г. Гезенферова

#### РЕКРЕАСИЈА ВӘ ОТАРМАНЫН БИТКИ ГРУПЛАШМАСЫНА ТӘСИРИ

Мәгаләдә Абшерон (Чејран-Батан), Хачмаз (Јалама) вә Зәкатала районларында мешәдә вә шәһәр паркында сечилмиш стасионар шәраитдә антропоген факторларын чанлы битки өртүјүнә тәсиринин нәтичәләри верилмишдир.

Апарылан тәдқиғатлар әсасында мүәјјән едилмишдир ки, бу стасионарларда дигрессия мәрһәләсиндән асылы оларағ мешәнни өлү өртүјү вә чанлы от өртүјүнүн боллуғу азальр, бу да өзүнү јерүстү фитокүтләнин мәнсулдарлығынын азлмасында бирузә верир.

Бизим мушәһидәләримиз нәтичәсиндә гыса мүддәтли истираһәт үчүн 1 гектар сәһәдә норма оларағ 20—25, бүтүн јәј мөвсүмү үчүн 10—15 адам, гарамалыи мигдары исә норматив гәдәринә мувафиғ кәтүрүлмәлидир.

АЗӘРБАЈЧАН ССР ЕЛМЛӘР АКАДЕМИЈАСЫНЫН ХӘБӘРЛӘРИ

Биолокија елмлери серијасы, 1986, № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНСКОЙ ССР

Серия биологических наук, 1986, № 3

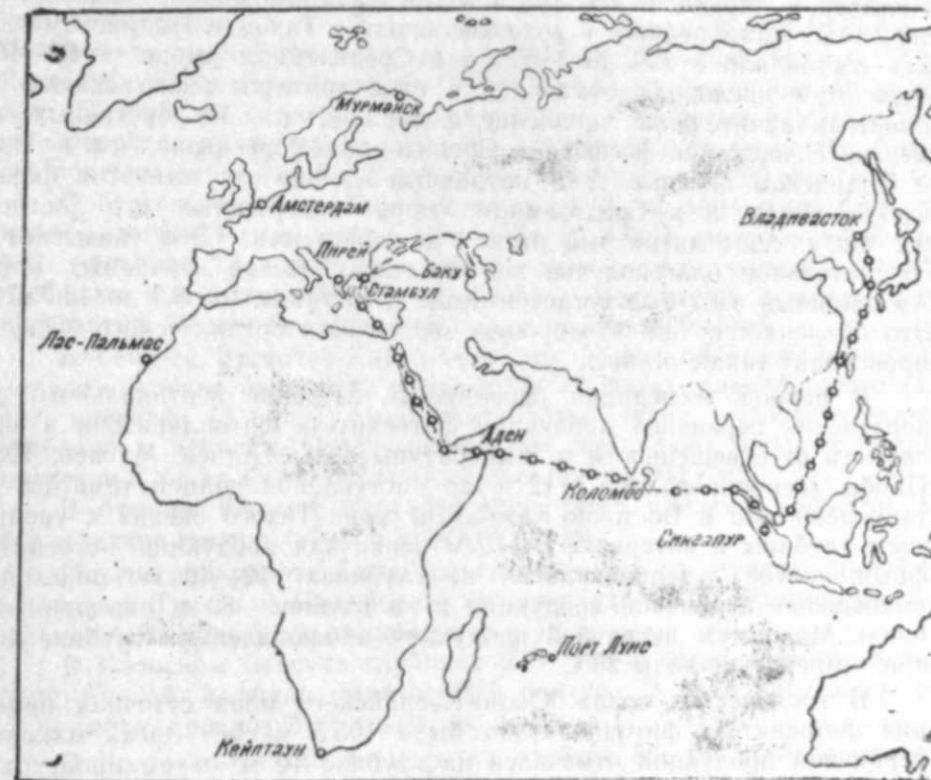
#### СООБЩЕНИЯ

А. Г. КАСЫМОВ

#### ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПЕРВОМ РЕЙСЕ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО СУДНА «ЭЛМ» ПО ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ ТИХОГО И ИНДИЙСКОГО ОКЕАНОВ, А ТАКЖЕ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ

За последние годы во многих странах все большее внимание уделяется изучению и использованию биологических ресурсов Мирового океана. Это объясняется возрастающим дефицитом белковой пищи для быстро увеличивающегося населения Земного шара и громадными ресурсами водных объектов, обитающих в морях Мирового океана.

Экспедиция организована Институтом зоологии АН Азербайджанской ССР для комплексных биологических исследований Тихого



и Индийского океанов, а также Средиземного моря и проходила с 31 сентября по 20 ноября 1982 г. (рисунок). Начальником экспедиции был А. Г. Касымов.

Программа рейса предусматривала изучение гидрохимического режима морской воды, фотосинтеза фитопланктона, зоопланктона, зообентоса, обрастания и рыбного населения. Кроме того, проводились географические исследования. В рейсе участвовали сотрудники институтов зоологии (Р. М. Багиров, Д. Б. Рагимов, Ю. Л. Семенов, Н. Б. Талыбов, Ч. М. Магеррамов, В. М. Гасанов), геологии (Г. Гасанов, Э. Сулейманов), географии (И. Марданов) и Сектора физико-химической биологии (Н. Мусаев) АН Азербайджанской ССР.

Во время рейса выполнены комплексные работы на 12 полигонах по маршруту судна Находка—Сингапур, Сингапур—Коломбо, через Суэцкий канал до Пирей (Греция). В период рейса заходили в Сингапур, Коломбо и Пирей. При этих исследованиях особое внимание уделялось изучению животного мира Восточно-Китайского и Южно-Китайского морей, Индийского океана и Средиземного моря.

Результаты гидролого-гидрохимических исследований вод Тихого и Индийского океанов, а также Средиземного моря показали, что температура воды в поверхностных слоях Тихого океана колеблется от 24,5 до 28°C. В тропических водах Индийского океана температура воды в октябре составляла 28°, а в Средиземном море — 18,7°C.

Соленость воды в морях Тихого океана была 34,87—35,81‰, в Индийском океане — 35,52‰ и в Средиземном море — 38,83‰. Содержание растворенного в воде кислорода в Тихом и Индийском океанах составляло от 99 до 115%, а в Средиземном море — 92—97%. Максимум кислорода отмечался в слое температурного скачка, где имеется значительное скопление фитопланктона. Из биогенных элементов содержание фосфора в Средиземном море выше, чем в Тихом и Индийском океанах. Азот нитратный вообще отсутствует в океанических водах, а в Средиземном море содержание его достигает 9,2 мкг/л. Азот нитритный нигде не обнаружен. Это указывает на сравнительное благополучие вод открытых частей изучаемых морей. Аммонийный азот был встречен везде и составлял от 8,3 до 15,7 мкг/л. Это объясняется тем, что процесс деструкции органического вещества происходит также осенью.

В период экспедиции проводилось изучение вертикального распределения первичной продукции фотосинтеза фитопланктона в зависимости от освещенности и температуры воды (Алиев, Мусаев, 1983). Пробы экспонировались с 12 ч. до наступления полной темноты. Установлено, что в Восточно-Китайском море Тихого океана с увеличением глубины в интервале 0—10 м первичная продукция фотосинтеза фитопланктона увеличивалась, на глубинах 12—40 м происходило уменьшение первичной продукции и на глубине 80 м она равнялась нулю. Максимум первичной продукции наблюдался на глубине 15 м при температуре воды 25°C.

В тропических водах Южно-Каспийского моря суточная продукция фотосинтеза фитопланктона была 105,3 мкг/м<sup>3</sup>. Здесь максимум первичной продукции отмечался на глубине 10 м, затем происходило ее уменьшение и на глубине 60 м она равнялась нулю. Следует отметить, что до глубины 20 м суточная продукция не зависела от ос-

вещенности водного горизонта, а на глубине 20 м наблюдалось ее монотонное снижение до нуля.

Для Индийского океана была характерна очень высокая средняя суточная продукция фотосинтеза фитопланктона. Максимум ее отмечался на глубине 10 м. В Средиземном море максимум первичной продукции наблюдался также на 10-метровой изобате и уменьшалась до минимума на глубине 40 м.

В Японском море в портовых сооружениях были обнаружены 8 видов обрастателей. К ним относятся гидронид, мшанка, 2 вида многощетинковых червей, метилластер, баянусы и изопода. Руководящую роль в обрастаниях по биомассе (8600 г/м<sup>2</sup>) играли моллюски, в частности, мидии. Численность их достигала 8000 экз/м<sup>2</sup>. Вторым по значению видом был баянус, численность его была около 7000 экз/м<sup>2</sup>. Из многощетинковых червей преобладал *Hydrofides elegans* длина трубочек которого достигала 15—40 мм. Мшанки и гидрониды значительной роли в обрастании данного района не играли.

Обрастания Индийского океана изучались в районе Шри-Ланка (Коломбо). Здесь было обнаружено всего 3 вида обрастателей: морская уточка, сверлящий рачок и краб. Практически обрастание состояло только из морских уток, численность которых была 190 тыс. экз/м<sup>2</sup>, при биомассе 4000 г/м<sup>2</sup>.

В Японском море (бухта Преображения) были встречены 32 вида бентических животных, в том числе губок—1 вид, кишечнополостных — 2, многощетинковых червей — 5, ракообразных — 7, моллюсков — 10, иглокожих — 5 и асцидий — 2 вида. По числу видов доминировали моллюски, которые составляли 31% всей фауны. Второе место занимали ракообразные (21%) и третье — полихеты и иглокожие. По частоте встречаемости преобладали креветки и крабы. Большое развитие имели также морские звезды. Общая биомасса бентоса в Японском море была 2,2 кг/м<sup>2</sup> при плотности от 280 до 1500 экз/м<sup>2</sup>.

В бентосе Восточно-Китайского моря были обнаружены красный коралл, морские ежи, раки-отшельники (2 вида), ракообразные (4 вида), креветки (3 вида), многощетинковые черви, изоподы, морские гребешки и асцидии. Основу зообентоса составляют морские звезды и креветки. Общая биомасса бентоса составляла 800 г/м<sup>2</sup>.

В бентосе Восточно-Китайского моря были обнаружены красный коралл, морские ежи, раки-отшельники (2 вида), ракообразные (4 вида), креветки (3 вида), многощетинковые черви, изоподы, морские гребешки и асцидии. Основу зообентоса составляют морские звезды и креветки. Общая биомасса бентоса составляла 800 г/м<sup>2</sup>.

В бентосе Южно-Китайского моря были найдены креветки, крабы, морские звезды, губки и морские лилии.

Интересная работа была проведена также по изучению ихтиофауны морей Тихого и Индийского океанов, где Д. Б. Рагимовым было выявлено 42 вида рыб, относящихся к 40 родам.

В Японском море на глубинах 220—230 м было поймано 8 видов рыб: минтай, камбала, стрелозубый палтус, 2 вида роговых, морская собака, редкозубый ликод, еж-рыба.

В Восточно-Китайском море на глубине 55—60 м были отмечены 20 видов рыб: камбала, японский звездочет, морской язык, зеркальный карп, рыба-сабля, один вид из лососевых, дракон-рыба, скат,

стрелозубый палтус, пурпуроцветная мурена, соля зебровая, спинорог, морской черт, морской петух, шар-рыба, золотистая макрель, морской лещ, рыба-утконос, каранчи, японский приакант и др.

В бухте у г. Находки были пойманы дальневосточная красноперка и навага, в Суэцком заливе Красного моря — скалозуб, трехполосый терапон, большеглазая ставрида. В бухте у г. Пирей был выловлен черный бычок.

В тропических водах Тихого и Индийского океанов ночью на палубу научно-исследовательского судна «Элм» попадались летучие рыбы — *Herundichthus gondelatti*, *Cheilopogon pinnata*, *barbatus*, *Exocoetus volitans*. Тралирование было произведено только в Японском и Восточно-Китайском морях, а в остальных морях не проводилось из-за отсутствия троса. По численности рыб наиболее богатым оказалось Японское море, где за час тралирования было выловлено более 1000 экз. рыбы, большинство из которых были промысловыми видами. К ним относятся летучие рыбы, минтай, палтус, камбала, ставрида, морской лещ, рыба-сабля, макрель.

В настоящее время ведущее место в мировой добыче рыб принадлежит сельдевым, среди которых большое промысловое значение имеют сардины и сельдь менхеден. В последние годы уменьшились уловы атлантической и тихоокеанской сельди, а также анчоусов (Моисеев, 1983).

В океаническом рыбном промысле второе место занимают тресковые, в основном за счет минтая и путтасу. Увеличение улова рыбы в Мировом океане идет за счет ставридовых, скумбриевых и корюшковых (мойва). Большое значение имеют также тунцовые рыбы, обитающие в прибрежных районах западной части Тихого океана и в бассейне Атлантического океана. Увеличиваются также уловы ранее мало используемых промыслом рыб: рыбы-сабли, песчанки, горбылевых и др. В настоящее время улов лососевых и корюшковых снижается. В целом улов водных животных составляет около 75,0 млн. т, из них беспозвоночных более 9,22 млн. т, а водных растений—3,3 млн. т. Однако потребность человечества в водных объектах составляет не менее 130—140 млн. т., в том числе СССР — 16 млн. т.

Необходимо рационально использовать биологические ресурсы Мирового океана, в дальнейшем только за счет морского рыболовства невозможно обеспечить полностью потребность населения, поэтому следует особое внимание уделить развитию прудового рыбоводства и увеличению рыбных запасов пресноводных водоемов.

Литература

1. Алиев Д. А., Мусаев Н. А. Продуктивность фотосинтеза фитопланктона различных районов Мирового океана. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1983, № 5, с. 26—34.

2. Моисеев П. А. Мировой океан и его биологические ресурсы. — М., 1983. — 37 с.

Е. Н. Газыбаева, Ч. Э. Элиев. Донор-акцептор нисбәти мухталиф олан бугда кенотипләриндә хлоропластларын фәаллыгы	3
К. К. Раһимова, А. А. Элиев, У. К. Эләкбаров. Физики вә кимјәви мутагенләрлә индукса олуңмуш соғанын меристем һүчәрәләриндә маннитин антимутокен эффекти	13
В. Ч. Начыев, А. Ш. Ибраһимов, Ф. К. Мөвсүмова. Нахчыван МССР-нын биткиләринин екобиоморфоложи таркиби	20
Р. А. Гәнијева, З. К. Әбилов, Р. А. Һәсанов. Етнолашдырылмыш чүчәртиләрин јашыллашма просесиндә О <sub>2</sub> -нин ајрылма фотосинтетик системинин еркәи формалашмасы һагғында	29
Һ. Һ. Әсәдов, Т. Мәһдијев. Аралығдәнизи мәншәли бәзи ағач вә кол биткиләринин загадавамлылығы	35
А. Н. Әләскәрова, С. В. Сәркәров. Дәстәли, Нахчыван вә сүмбүлвари јовшанларын сесквиптерпен лактонлары	43
З. А. Новрузова, М. А. Шихијева. Нүмајәндәләринин анатомик вә морфоложи анализи	46
А. М. Әскәров. Һименосистис—Гафгаз флорасынын ендемик чинсидир	52
Г. Ш. Мәмәдов. Торпаг кадастры мәғсәдилә Азәрбајҗан ССР-нин агроэкологји рајонашдырылмасы	56
Ф. Т. Надиров. Азәрбајҗан ССР-нин бәзи характер торпағларынын ислатма истиляји, хусуси сәһни вә Һирофиллији	63
Е. Һ. Султанов. Гафгазын тиположи структура малик беш нөв гушун вокал характеристикаларын мұғнаисали анализи	68
Л. М. Рзајева, К. Ә. Јаминова. Абшерон јарымадасынын афелиндләри	74
И. Д. Мустафајев, А. А. Алексанјан. Бәрк бугданын Һибрид нәсилләриндә биткиләри һүндүрләјүнүн вә мәһсулдарлығынын ирсән кечмәсинә даир	79
Һ. Һ. Һәсанов, Ә. Р. Аллаһвердијев, Ш. Т. Әфәндијев. Неврозлу кәччләрдә емоционал-эффектив позгунлуғларын хусусијәтләри	84
Е. М. Мәликов. Пишикләрин парадоксал јуху фазасында дорзал Һиппокампын үч тип електрик активлији	90
Н. Г. Михајлова, Е. И. Гулијев. Мотивасион вә емоционал позитив вәзијјәт заманы Һипоталамусун латерал вә латерал преоптик саһәсинин нейрон активлији	95
А. З. Мурадов, Ч. Э. Элиев. Али биткиләрә јад кенләрин кәчүрүлмәси вә експресснасы үчүн аралығ векторларын гурашдырылмасы	101
В. Ф. Адыкәзәлов, Ф. Һ. Һүсәјизадә. Бугданын јарпағ һүчәрәсинин мембран потенсиалынын ишығын тәсири нәтичәсиндә Һиперполјарлашмасында електрокен протон насосунун ролу	109
М. Ә. Мәмәдјаров, Р. С. Әлимәрданов, Ж. М. Мәмәдова, Р. Л. Ақопјан. Карбомил групу илә селлүлоза ефиринин биоложи сабитлији	113
Ф. Ә. Әмиров, В. Г. Гәзәнфарова. Рекреасија вә отарманын битки гурулашмасына тәсири	118

## СОДЕРЖАНИЕ

Э. Г. Казибекова, Д. А. Алиев. Активность хлоропластов при различных донорно-акцепторных отношениях генотипов пшеницы	3
Г. К. Рагимова, А. А. Алиев, У. К. Алекперов. Антимутагенный эффект маннита в клетках апикальной меристемы корешков семян лука—багуна при индукции аберации хромосом химическими и физическим мутагенами	13
В. Д. Гаджиев, А. Ш. Ибрагимов, Ф. К. Мовсумова. Состав экобиоморф в растительности Нахичеванской ССР	20
Р. А. Ганиева, З. К. Абилов, Р. А. Гасанов. О раннем формировании системы фотосинтетического выделения O <sub>2</sub> в процессе зеленения этиолированных проростков	29
Г. Г. Асадов, Т. А. Мехтиева. Газоустойчивость некоторых деревьев и кустарников из флоры средиземноморья	35
А. Н. Алескерова, С. В. Серкерова. Сесквитерпеновые лактоны полыни пучковатой, п. нахичеванской и п. колосоносной	43
З. А. Новрузова, М. А. Шихиева. Анатомо-морфологический анализ представителей семейства Lythraceae Jaume	46
А. М. Аскеров. Гименоцистит — эндемичный род флоры Кавказа	52
Г. Ш. Мамедов. Агроэкологическое районирование Азербайджанской ССР в целях земельного кадастра	56
Ф. Т. Надиров. Теплота смачивания, удельная поверхность и гидрофильность некоторых характерных почв Азербайджанской ССР	63
Э. Г. Султанов. Сравнительный анализ вокальных характеристик пяти видов птиц Кавказа с типологической структурой песни	68
Л. М. Рзаева, Г. А. Яминова. Материалы к изучению фауны афелинид (Hymenoptera Aphelinidae) Апшеронского полуострова	74
И. Д. Мустафаев, А. А. Александрия. Наследование высоты растений и продуктивности в гибридных поколениях твердой пшеницы	79
Г. Г. Гасанов, А. Р. Аллахвердиев, Ш. Т. Эфендиев. Особенности эмоционально-аффективных расстройств при неврозах юношеского возраста	84
Э. М. Меликов. Три типа электрической активности дорзального гиппокампа в фазе парадоксального сна кошек	90
Н. Г. Михайлова, Э. И. Кулиев. Нейронная активность латеральной преоптической области и латерального гипоталамуса при мотивационных и эмоциональных позитивных состояниях	95
А. З. Мурадов, Дж. Алиев. Конструирование промежуточных векторов для переноса и экспрессии чужеродных генов в высших растениях	101
В. Ф. Адыгезалов, Ф. Р. Гусейнзаде. О роли электрогенного протонного насоса в фотоиндуцированной гиперполяризации мембранного потенциала клеток листьев пшеницы	109
М. А. Мамедъяров, Р. С. Алимарданов, Ж. М. Мамедова, Р. Л. Аюбян. Биологическая устойчивость эфиров целлюлозы с карбамильной группы	113
Ф. А. Амиров, В. К. Казанфарова. Влияние реакции и выпаса скота на растительное сообщество	118

## Сообщения

А. К. Касымов. Экспедиционные исследования в первом рейсе научно-исследовательского судна «Элм» по изучению биологии Тихого и Индийского океанов, а также Средиземного моря	125
---	-----

Сдано в набор 31. 07. 86. Подписано к печати 05. 12. 86.

ФГ 17736. Формат бумаги 70×100<sup>1/16</sup>. Бумага типографская № 1.

Гарнитура шрифта литературная. Печать высокая. Усл. печ. лист 10,72 + 1 вкл.

Усл. кр.-отт. 10,72. Уч.-изд. лист 9,03. Тираж 565. Заказ 728. Цена 1 руб. 20 коп.

Издательство «Элм».

370143 Баку-143, проспект Нариманова, 31. Академгородок,

Главное здание

Типография АН Азербайджанской ССР.

Баку, проспект Нариманова, 31.

1 ман. 20 гоп.  
руб. коп.

Индекс  
76396