

П-167/2

6B

71-3

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 1

1976

№ 5

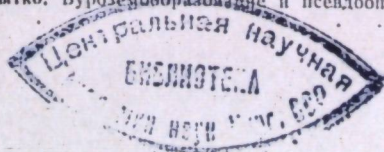
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 5 (260) Вып. 1	Апрель 1976
--	---	---------------------	----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Р. И. Салганик, В. К. Шумный. Основные итоги работ Института цитологии и генетики СО АН СССР в области генетических исследований за 1971—1975 гг.	3
И. А. Терсков, И. И. Гительзон, Г. М. Лисовский, Г. М. Садовская. Параметрическое управление биосинтезом и экологическая биофизика	8
Г. Ф. Копосов. О горно-лесных бурых почвах Южного Прибайкалья	17
Н. Н. Наплекова, Б. М. Кленов. Влияние растительных остатков на процесс гумификации в почвах	26
П. С. Панин, А. М. Шкаруба. Кондуктометрическое определение динамики вымывания солей при промывках почв	32
Л. В. Бардунов, В. Я. Черданцева, А. Г. Олинович. <i>Homaltadelphus</i> Dix et P. Varde — новый для флоры мхов СССР род	37
Г. А. Пешкова. К вопросу о ботанико-географических границах Даурии	39
Ф. Я. Сидько, Л. А. Шур, Н. А. Франк, А. Д. Анонасенко. Гидрооптические и гидробиологические исследования центральной части водохранилища Красноярской ГЭС	45
М. М. Скворцова, Л. И. Бурцева, Н. И. Шашкина, Л. А. Робертус, Е. А. Филиппова, Н. И. Журавецкая. Сравнительное изучение двух вирулентных фагов <i>Bacillus thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i>	49
И. Л. Клевенская. Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами. Сообщение 1. Микробные ассоциации азотфиксирующих микроорганизмов в почвах Западной Сибири	55
И. Л. Клевенская. Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами. Сообщение 2. Влияние температуры и влажности почвы на развитие азотфиксаторов и процесс биологической фиксации азота	59
М. Н. Посадская, И. Н. Трубочев, М. И. Вебер. Аэробное разложение соломы в микробном культиваторе периодического действия	62
М. М. Долгин, В. И. Никольский. Биология листовичной почковой галлицы	66
В. Н. Данилов. Новый для фауны СССР вид комара <i>Aedes (Ochlerotatus) increpitus</i> Dyar	71
Л. П. Кухарчук, В. В. Гулий. Микроспоридиоз массовых видов комаров в Среднем Приобье	75
Л. П. Наумова, Е. К. Прессман, Л. С. Сандахчиев. Цитоплазматический градиент распределения РНК у <i>Acetabularia mediterranea</i>	79
Л. П. Наумова, Е. К. Прессман, Л. С. Сандахчиев. Исследование транспорта рРНК 80S рибосом в цитоплазме клетки <i>Acetabularia mediterranea</i>	82
Л. Е. Стефанович, С. М. Савченко, Л. С. Сандахчиев. Синтез белков в регенерирующих клетках <i>Acetabularia mediterranea</i>	86
Б. И. Токарев, В. К. Шумный. Сортовая специфичность нитратредуктазной активности у ячменя	91
А. С. Лапик, Г. А. Коваленко, М. П. Павлова, Р. И. Салганик. Распределение РНКазы в тканях и органах крыс после парентерального введения и скорость ее инактивации	95
Г. И. Гирс, Л. И. Дудина. Определение теплоустойчивости лубяных тканей сосны обыкновенной по изменению активности дыхания	100
В. В. Хохлова, Г. П. Чужкова. Содержание эндогенных ауксинов и ингибиторов роста озимой пшеницы в условиях светокультуры	107
В. А. Матюхин, Т. В. Нешумова, А. Я. Столбов. Электромиографическая активность мышц байкальского хармуса и общее потребление им кислорода при дозированных скоростях плавания	112
А. Л. Маркель, П. М. Бородин, А. В. Осадчук, Р. А. Хусанов, В. В. Плотников. Значение генетических факторов в формировании гипертензивной реакции при эмоциональном стрессе	117
М. И. Юрисова. Видовые особенности гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы сусликов во время глубокой зимней спячки	122
Л. И. Серова. Влияние возбуждения и блокирования дофаминовых рецепторов головного мозга на уровень в крови тестостерона	128
О. Г. Покровская, Т. А. Кузнецова, Л. В. Католава, Ю. А. Старикин. Кинетика каталазного процесса интактных и гемолизированных эритроцитов крови человека	131
Л. И. Иванова, В. А. Лавриненко, Н. И. Наследова, Н. И. Печуркина. Некоторые функциональные особенности почек у грызунов, адаптированных в природе к повышенной гидратации	135
Г. В. Алексеева, В. М. Юнкер, Е. В. Груntenко. Сравнительная морфология тимико-лимфатического аппарата у некоторых инбредных и беспородных мышей. Сообщение 1. Гистоструктурные особенности тимуса мышей	139
Я. И. Пухова, И. И. Гительзон, И. А. Терсков, А. Я. Аникина, Л. Д. Пономаренко. Кислородная зависимость кинетики формирования популяции (аутоиммунных бляшкообразующих клеток в крови, костном мозге и селезенке (аутоиммунные бляшкообразующие клетки и эритроцитоз)	145
В. П. Томсон, К. Н. Веревкина, В. М. Томилова. Торможение синтеза РНК в ядрах опухолевых клеток при введении животным олигорибонуклеотидов	151
Б. И. Кочуров, Е. Г. Нечаева, В. А. Снытко. Буроземовообразование и псевдоподполивание в почвах Русской равнины	156



CONTENTS

R. I. Salganik, V. K. Shumny. Main results in Genetic researches of the Institute of cytology and genetics of Siberian Branch of the Academy of Sciences of USSR for 1971—1975	3
I. A. Terskov, I. I. Gitelson, G. M. Lisovsky, G. M. Sadovskaja. Parametric control of biosynthesis and ecological biophysics	8
G. F. Kopusov. Mountain-forest brown silos of the south Preoborsk region	17
N. N. Naplekova, B. M. Klenov. Process of humification as influenced by plant residues	26
P. S. Panin, A. M. Shcharuba. Electrical conductivity determination of movement of salt when washing the soils	32
L. V. Barbunov, V. Ya. Tcherdantzeva, A. G. Olinovitch. <i>Homaladelphus</i> Dlx. et P. Varde, a genus new to the moss flora of the USSR	37
G. A. Peshkova. On botany-geographical boundaries of Dahuria	39
F. Ia. Sidko, L. A. Shchur, N. A. Frank, A. D. Aponasenko. The hydrooptical and hydrobiological investigations of the middle parts Krasnoyarsk reservoir	45
M. M. Skvorisova, L. I. Burtseva, N. I. Shashkina, L. A. Robertus, V. A. Philippova, N. I. Zhuravetskaya. Comparative studies of the two virulent phages of <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i>	49
I. L. Klevenkaya. Nitrogen fixation by freely living microorganisms. Communication 1. Microbe associations of nitrogen-fixing microorganisms in soils of the Western Siberia	55
I. L. Klevenkaya. Nitrogen fixation by freely living microorganisms. Communication 2. Development of nitrogen fixators and process of biological nitrogen fixation as influenced by temperature and moisture	59
M. N. Posadskaya, I. N. Trubachev, M. I. Veber. Possibilities of aerobic decomposition of straw in a microbial batch cultivator	62
M. M. Dolgin, V. I. Nicolsky. Biology of Larch bud gall Midge	66
V. N. Danilov. <i>Aedes (ochlerotatus) increpitus</i> Dyar, a species new in the Fauna of the USSR (Diptera: culicidae)	71
L. P. Kukharchuk, V. B. Gully. Microsporidiosis of mass species of mosquitoes in the Middle Priobje	75
L. P. Naumova, E. K. Pressman, L. S. Sandakhchiev. Cytoplasmic gradient of RNA distribution in <i>Acetabularia mediterranea</i>	79
L. P. Naumova, E. K. Pressman, L. S. Sandakhchiev. Study of transport of RNA of 80S ribosomes over the cytoplasm of <i>acetabularia mediterranea</i>	82
L. E. Stefanovich, S. M. Savchenko, L. S. Sandakhchiev. Protein synthesis in regenerating cells of <i>Acetabularia mediterranea</i>	86
B. I. Tokarev, V. K. Shuinny. Variety specificity of nitrate reductase activity in barley	91
A. S. Lapik, G. A. Kovalenko, M. P. Pavlova, R. I. Salganik. The distribution of RNAase in rats tissues and organs after intraperitoneal injection and the velocity of its inactivation	95
G. I. Girs, L. N. Dudina. Determination of the thermal resistance of the inner bark of the pine by change of the respiration intensity	100
V. V. Khokhlova, G. P. Chuzhova. The content of the endogenous auxins and Growth inhibitors in winter wheat under the light culture conditions	107
V. A. Matuhin, T. V. Neshumova, A. Y. Stolbov. The characteristics of electromyographic activity of various muscle species and the thymallus consumption of oxygen at various swimming speeds	112
A. L. Markel, P. M. Borodin, R. A. Husainov, A. W. Osatchuk, W. W. Plotnikov. Genotypical differences in hypertensive response to emotional stress	117
M. N. Yurisova. Special peculiarities of the state of the hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system in ground squirrels during hibernation	122
L. I. Serova. Testosterone level in Blood as influenced by stimulation and blockade of dopamine receptors of the brain	128
O. G. Pokrovskaya, T. A. Kuznetsova, L. V. Katalova, Yu. A. Starikin. Kinetic characteristics of specific catalases of intact and hemolyzed blood erythrocytes of man	131
L. N. Ivanova, V. A. Lavrinenko, N. I. Nasledova, N. I. Petchurkina. Some functional peculiarities of kidneys in rodents naturally adapted to high water intake	135
G. V. Alexeeva, V. M. Yunker, E. V. Gruntenko. Comparative morphology of the thymo-lymphatic apparatus in some inbred and random-bred mice. Communication 1. Histostructural features of the thymus in C3H/He, A/HeJ, C57BL/6 and random-bred mice	139
Ya. I. Pukhova, I. I. Gitelson, I. A. Terskov, A. Ya. Anikina, L. D. Ponomarenko. The oxygen-dependent behaviour of the kinetics of formation of autoimmune plaque-forming cell population in blood, bone-marrow and spleen (autoimmune plaque-forming cells and erythropoiesis)	145
V. P. Tomsons, K. N. Verevskina, V. M. Tomilova. RNA synthesis inhibition of tumour cell in animal under the effect of administered oligoribonucleotids	151

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 5, вып. 1

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1976

Р. И. САЛГАНИК, В. К. ШУМНЫЙ

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ РАБОТ ИНСТИТУТА ЦИТОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ СО АН СССР В ОБЛАСТИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗА 1971—1975 гг.

В генетических лабораториях Института цитологии и генетики СО АН СССР ведутся исследования по трем основным направлениям: 1) изучение структуры и функции генетического аппарата — клеточных структур и биологических полимеров, ответственных за хранение и реализацию наследственной информации; 2) анализ генетических и молекулярно-генетических основ онтогенеза и регуляции функций; 3) изучение генетических основ эволюции и селекции и разработка методов управления наследственностью растений, животных и микроорганизмов. Основные результаты по первым двум направлениям следующие. В лаборатории молекулярной генетики открыта способность дезоксирибонуклеазы (ДНКазы) задерживать синтез ДНК и размножение ряда ДНК-содержащих вирусов (герпеса, осповакцины, аденовирусов), а рибонуклеазы (РНКазы) — тормозить синтез РНК ряда РНК-содержащих патогенных вирусов. Широкие клинические испытания показали высокую эффективность ДНКазы при тяжелых вирусных заболеваниях: герпетических и аденовирусных кератитах, герпетических поражениях кожи, инфекционном мононуклеозе, пузырчатке, а РНКазы — при клещевом и иных вирусных энцефалитах. Организовано промышленное производство нуклеаз с целью широкого применения их в медицинской практике.

Впервые показано, что дезоксирибонуклеозиды, модифицированные гидроксиламином (N^4 -оксидезоксицитидин и N^6 -оксидезоксиаденозин), обладают мутагенным действием. Полученные данные демонстрируют новый механизм действия мутагенов, обусловленный химической модификацией предшественников синтеза ДНК. Установлено, что модифицированные нуклеозиды обладают слабым летальным действием на бактерии, что обеспечивает их высокий мутагенный эффект.

Впервые из *E. coli* выделена обратная транскриптаза, сходная по некоторым свойствам с ферментом опухолеродных вирусов.

Обнаружена способность галактозы индуцировать в печени животных ферменты, превращающие галактозу в глюкозу. Индукция этих ферментов происходит не одновременно, а последовательно, что позволяет считать, что гены, программирующие эти ферменты, не входят в состав одного оперона, а управляются независимо. Длительное введение галактозы репрессирует индукцию этих ферментов и ведет к развиту у животных явлений галактоземии. Отбор и инбридинг животных, высокочувствительных к действию галактозы, позволили впервые создать линию крыс с наследственной галактоземией, у которых, как и у людей, развиваются спонтанно катаракты, умственная отсталость и резко сни-

жена активность галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в печени и эритроцитах.

В лаборатории цитологии открыто несколько классов рибонуклеопротеидных (РНП) частиц, различающихся морфологически, которые располагаются в разных районах гигантских хромосом хирономид. Высказано предположение, что РНП-частицы являются продуктом активности разных генов¹. Кроме того, обнаружено, что транскрипция РНК происходит и в пучках, и в междисковых районах гигантских хромосом слюнных желез дрозофилы. Предполагается, что интенсивность транскрипции контролируется степенью компактности участков хромосом.

В лаборатории генетики онтогенеза впервые детально описана возрастная и тканевая специфичность белков (в том числе антигенов и ряда ферментов) в онтогенезе от яйца до имаго у мухи-дрозофилы дикого типа и гигантского мутанта методами двумерного иммуноэлектрофореза и микровариантов электрофореза в полиакриламидном геле. Обнаружены две системы генов-модификаторов, регулирующие активность органоспецифических изоферментов у дрозофилы. Одна из них регулирует уровень их активности и тем самым органоспецифичность спектра, а вторая контролирует момент начала трансляции специфических матриц иРНК.

В лаборатории генетики рака обнаружено, что препараты РНК тормозят рост опухолей у животных, носителей онкогенных вирусов, и не тормозят его, если опухоль не содержит таких вирусов (бесфакторные линии).

В группе математической генетики развита кибернетическая теория молекулярно-генетических систем управления. На основе единой кибернетической концепции построены общие и портретные модели кодирования генетической информации, комплементационного анализа, динамики оперонов и репликонов, онтогенеза фагов, эволюции макромолекул и плазмид.

Остановимся на третьем направлении исследований.

В лаборатории цитогенетики показана связь между нарушением мейоза у тритикале (десинапис, главным образом хромосом ржи) и асинхронностью репликации ДНК в премейотическом S-периоде.

Методом межвидовой гибридизации мягкой пшеницы сорта Скала (42 хр.) с полбой (28 хр.) получен гибрид ($2n=42$) с комплексной устойчивостью к болезням, высоким содержанием белка и прекрасными хлебопекарными качествами.

Доказано, что высокая зимостойкость пырея определяется интенсивным окислительным фосфорилированием в митохондриях при отрицательных температурах. Эта особенность проявляется у гибридов лишь тогда, когда в их геномах имеются определенные хромосомы пырея.

Разработаны три метода повышения частоты мутаций у ячменя: обработка эмбрионов мутагенами через 48—72 ч. после опыления, совместная обработка семян мутагенами с ростовыми гормонами и ферментами, разрушающими клеточную стенку. Установлено, что ИУК увеличивает продолжительность S-периода и повышает количество делящихся клеток при прорастании семян. Гиббереллин (ГК₃) таких эффектов не дает.

У мутантов гороха с измененной структурой стебля выявлено изменение гормонального баланса, нормы реакции на условия внешней среды и повышение темпа естественной мутабельности. Описаны новые гены (аллели), изменяющие скороспелость, форму листа и стебля. Получены мутанты кукурузы, изменяющие течение мейоза (десинаптический, с заменой 1-го деления митотическим и др.).

¹ Работы проведены совместно с МГУ.

Методом дифференциальной окраски хромосом млекопитающих разных видов было обнаружено наличие в популяциях новых типов структурных перестроек хромосом: соединение их теломерами с последующей инактивацией одной центромеры, вариации в структуре и расположении гетерохроматиновых участков без связи с перемещением участков хромосом, наращивание плечей у акроцентрических хромосом за счет гетерохроматина.

Методом дифференциальной окраски хромосом растений в митозе и мейозе была продемонстрирована возможность следить за поведением отдельных хромосом у межвидовых гибридов и изучать расположение хромосом в интерфазном ядре.

Изучение методом электрофореза субфракционного состава лизин-богатого гистона (H₁) показало, что диплоидные формы (рожь, пшеница-однозернянка, эгилопсы) содержат меньше субфракций, чем полиплоидные (тетра- и гексаплоидные пшеницы, тритикале).

В лаборатории генетических основ селекции растений разработан новый принцип отбора лучших генотипов в растительных популяциях с учетом конкурентоспособности этих генотипов.

В лаборатории экспериментального мутагенеза установлено модифицирующее действие фитогормонов на спонтанный и индуцированный мутагенез у растений. Показано, что при определенных условиях фитогормоны могут оказывать либо мутагенное, либо антимутагенное действие.

В лаборатории гетерозиса вскрыта роль отдельных генов в становлении гетерозиса у растений, показаны случаи устойчивого моногибридного гетерозиса в разных условиях генотипической и внешней среды.

В лабораториях гетерозиса и полиплоидии изучена генетика несовместимости сахарной свеклы, люцерны, ржи и др. Разработаны методы существенного ослабления реакции самонесовместимости и получения на этой основе гомозиготных линий. Это открыло широкие возможности использования эффекта гетерозиса у ряда самонесовместимых растений. Получена обширная коллекция самоопыленных линий у сахарной свеклы. Отбор лучших из них по комбинационной способности позволил создать первые в нашей стране высокопродуктивные межлинейные гибриды, два из которых успешно проходят государственные экологические испытания в разных зонах свеклосеяния.

В лаборатории генетики пшеницы завершено создание моносомных линий по сортам Саратовская 29 и Диамант 2. Показана эффективность целенаправленного замещения хромосом, при котором в линии сочетается высокое качество клейковины сорта-реципиента — Саратовская 29 и высокое содержание белка и клейковины донора — Диамант 2.

В лаборатории эволюционной генетики показано, что отбор животных по поведению ведет к разрушению ряда признаков (например, сезонной биологии размножения), реакций и корреляций, утративших свое значение в условиях одомашнивания. Это способствует выявлению ранее не проявлявшихся наследственных особенностей, созданию новых корреляций, возникновению новых признаков, вследствие чего появляются новые формы, например в селекционируемой популяции лисиц. Показано, что уменьшение устойчивости нормального формирования к нарушающим его влияниям и повышение общей реактивности организма, наблюдаемые в экспериментальной популяции серебристо-черных лисиц, сопровождаются снижением функционального состояния коры надпочечников и уровня кортикостероидов. На основе этих результатов сформулировано представление о дестабилизирующем отборе.

Показано, что характер оборонительного поведения соболей влияет на сроки их полового созревания и уровень фактической плодовитости. Степень поведенческой domestikции давно одомашненных животных — овец — также сопряжена с некоторыми признаками воспроизводительных функций и другими признаками продуктивности —

настригом шерсти, живым весом, оплатой корма, что позволяет использовать особенности поведения в селекционной работе.

Показано влияние длины светового дня во время беременности млекопитающих на эмбриональную смертность. Установлено, что дополнительное освещение матерей повышает плодовитость цветных норок и свиноматок. Увеличение светового дня в период беременности лисиц породы грузинская белая специфически повышает жизнеспособность эмбрионов, гомозиготных по летальному мутантному гену, что привело к рождению потомков, гомозиготных по белой грузинской мутации.

В лаборатории генетики животных разработаны методы отбора и подбора родительских пар овец, дающие оптимальные результаты при создании высокопродуктивных кроссбредных форм.

В лаборатории иммуногенетики и гетерозиса животных изучен иммуногенетический полиморфизм всех основных форм домашних и диких свиней. Установлен факт хромосомного полиморфизма у диких свиней. Изучены закономерности наследования важных в хозяйственном отношении морфо-физиологических признаков свиней.

В лаборатории генетики популяций при экспериментальном анализе природных популяций дрозофилы показано, что существуют одновременные колебания мутабельности в географически изолированных популяциях; в них наблюдается резкое повышение, а затем снижение концентрации определенных мутантов. Выявлено нестабильное состояние мутировавших локусов, ведущее к появлению ревертантов к норме.

Исследования Института цитологии и генетики СО АН СССР тесно связаны с народным хозяйством, здравоохранением. Результаты работ внедряются в сельскохозяйственную практику, применяются в медицине.

1. В 1971—1975 гг. успешно закончено государственное сортоиспытание мутантного сорта яровой пшеницы Новосибирская 67 — высокопродуктивного, неполегающего, с высокими хлебопекарными качествами. Принято решение Государственной комиссии по сортоиспытанию МСХ СССР о районировании этого сорта в лесостепных районах Новосибирской, Тюменской, Курганской и Омской областей, Алтайского и Красноярского краев. В 1976 г. посевы этого сорта займут свыше 100 тыс. га. Совместно с Сибирским филиалом ВИРа в двух подшефных совхозах Новосибирской области организовано первичное семеноводство этого сорта, обеспечивающее широкое внедрение его в производство.

Проведены производственные испытания мутантной формы озимой пшеницы, которая в условиях Купинского района Новосибирской области (один из северных районов) зимует вполне удовлетворительно и дает урожай 20—35 ц/га. Материал подготовлен для передачи в Государственную комиссию по сортоиспытанию МСХ СССР.

В 1973 г. передана в сортоиспытание озимая рожь Сибирская кормовая. В настоящее время сорт испытывается на 42 ГСУ МСХ СССР — в Новосибирской, Тюменской, Омской, Томской и Архангельской областях и Красноярском крае. Выделена форма зерновой ржи, которая проходит широкие экологические испытания.

2. Состоялось решение Государственной комиссии по сортоиспытанию МСХ СССР о передаче Северо-Кавказскому филиалу ВНИС всей работы по обеспечению суперэлитой тетраплоидных компонентов по гибридам сахарной свеклы — Кубанский полигибрид 9 и Первомайский полигибрид 10, в создании которых принимал участие институт. Под посевами этих гибридов занято свыше полумиллиона гектаров; выход сахара увеличился в среднем на 10%.

Ведется создание суперэлиты тетраплоидного компонента по гибриду сахарной свеклы Киргизский полигибрид 18. Институт выполняет цитологические анализы для передачи выделенных растений Киргизской опытной станции. Гибрид районирован в зоне свеклосеяния КиргССР.

Впервые в практике отечественной селекции созданы межлинейные гибриды сахарной свеклы на ди- и триплоидном уровнях, два из них переданы в государственное экологическое испытание по двум экологическим зонам (Средняя Азия и Кубань). Один из гибридов в Средней Азии вышел на первое место по содержанию сахара в корнях и по сбору сахара с единицы площади. Работа ведется в содружестве с селекционными учреждениями Казахстана. Межлинейные гибриды сахарной свеклы, полученные на основе использования ЦМС, проходят станционное сортоиспытание на Бийской опытной станции, в содружестве с которой ведется эта работа.

Принят в государственное сортоиспытание высокопродуктивный межвидовой гибрид мяты перечной — Кубанская 6. Гибрид получен в содружестве с ВИЛАРом.

Институт продолжает вести первичное семеноводство созданного ранее сортолинейного гибрида кукурузы Сибирский 4 тв. Гибрид районирован в Новосибирской области для использования на силос и занимает площадь свыше 40 тыс. га.

3. Предложен метод дополнительного освещения свиней в период их беременности с целью стимуляции плодовитости. В производственных условиях Мошковского свиновхоза Новосибирской области и в совхозе Талдом Московской области в условиях свиноводческого промышленного комплекса при дополнительном освещении в осенне-зимний период у молодых свиноматок получено увеличение плодовитости в среднем на одного поросенка на свиноматку.

4. Разработаны рекомендации по созданию моногибридного гетерозиса по мутациям окраски норок, позволяющие повысить плодовитость племенного поголовья и быстро увеличить количество зверей более ценных окрасок. Рекомендации приняты для внедрения в зверосовхозах Главзверовода МСХ РСФСР.

5. Предложены новые лекарственные препараты — ДНКазы и РНКазы — для лечения ряда вирусных заболеваний. Фармакологическим Комитетом МЗ СССР разрешено применение рибонуклеазы для лечения клещевого энцефалита. Применение РНКазы в несколько раз снизило число тяжелых исходов при клещевом энцефалите на Дальнем Востоке.

Показана высокая терапевтическая активность панкреатической эндонуклеазы в сочетании с интерфероном при лечении венесуэльского энцефаломиелимита, везикулярного стоматита.

Успешно завершены клинические испытания ДНКазы при острых и хронических герпетических заболеваниях. Показана возможность радикального излечения хронических больных, считавшихся ранее неизлечимыми, сокращена длительность болезни. Материалы испытания переданы в Фармкомитет МЗ СССР.

Продолжаются клинические испытания ДНКазы для лечения инфекционного мононуклеоза.

Показана применимость РНКазы для профилактики вирусного паралича медоносных пчел. Гибель пчел в период эпидемий сокращается с 50% до нуля что, по данным МСХ СССР, составит экономический эффект в 1 млн. валютных руб. ежегодно.

6. Получен мутант бактерии *Serratia marcescens*, высокоэффективный продуцент фермента эндонуклеазы (продуцирует эндонуклеазу в 100 раз более активную, чем исходный штамм). Совместно с СКТБ БАН создано опытное производство этого фермента, разработаны способы очистки и стерилизации эндонуклеазы. Показаны противовирусные свойства и начаты испытания эффективности препарата.

7. Совместно с Новосибирским институтом органической химии и Новосибирским государственным университетом разработан регламент на получение дезоксимононуклеотидов, которые до сих пор в СССР

не производились. В СКТБ БАВ осуществляется опытно-промышленное производство их в количествах, удовлетворяющих спрос на них в нашей стране.

8. Лаборатория радиационной генетики Института служит базой для проведения цитогенетических анализов при Новосибирской областной медико-генетической консультации. Ежегодно выполняется около 100 анализов, необходимых для уточнения диагноза и проведения медико-генетической консультации.

Институт цитологии и генетики СО АН СССР,
Новосибирск

И. А. ТЕРСКОВ, И. И. ГИТЕЛЬЗОН,
Г. М. ЛИСОВСКИЙ, Г.-М. САДОВСКАЯ

ПАРАМЕТРИЧЕСКОЕ УПРАВЛЕНИЕ БИОСИНТЕЗОМ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОФИЗИКА

В отделе биофизики Института физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР в истекшее пятилетие решалась проблема создания методов анализа ростовых и биосинтетических процессов в экологических системах различной степени сложности и разрабатывались принципы управления ими с помощью технических средств.

Проведенные ранее теоретические и экспериментальные исследования показали возможность создания устойчиво функционирующих биофизических систем непрерывного биосинтеза. Рабочим телом в таких системах служат живые организмы, а управление параметрами системы осуществляется автоматическими устройствами по показаниям датчиков состояния организмов и среды их обитания.

Качественная направленность и предельная потенциальная скорость биосинтеза в таких системах заданы геномами культивируемых организмов. Управление параметрами среды, замкнутое через обратную связь с ходом биосинтеза, позволяет в пределах генотипически программированной нормы реакций организмов управлять скоростью и направленностью процессов в такой системе. Как показали экспериментальные исследования, этот принцип является общим. Он позволил создать автоматизированные системы параметрически управляемого биосинтеза на основе функционирования организмов различного уровня сложности — одноклеточных водорослей, бактерий, изолированных тканей и организмов, конвейерных культур сельскохозяйственных растений и целых искусственных биоценозов.

Теория непрерывной культуры, разработанная Утенковым, Моно, Иерусалимским, Малекон и позднее другими авторами, позволяет аналитически описывать процесс роста системой дифференциальных уравнений, выражающей зависимость скорости биосинтеза от лимитирующих факторов среды.

Математический анализ процессов регулирования роста непрерывной культуры показал, что наибольшей устойчивостью обладает квазинепрерывный процесс с релейно-импульсной подачей питательной среды. Используя обратную связь, замыкающуюся через анализатор процесса, можно организовать управление протоком среды в соответствии со скоростью роста. Система в этом случае может пребывать на стационарном уровне сколь угодно долго, т.е. течение времени для такой системы в физиологическом смысле (но не в генетическом) как бы останавливается.

Мы располагаем опытом многолетнего непрерывного ведения таких культур без симптомов изменения функций и вырождения или снижения скорости процесса. Устойчивость выражается в том, что среднесуточные флуктуации интенсивности биосинтеза в течение нескольких месяцев не выходят за пределы $\pm 10\%$.

Первым по времени объектом исследования была непрерывная турбидостатная культура одноклеточной водоросли хлореллы.

Для высокой стабильности процесса есть хорошо объяснимая основа: программа процесса биосинтеза надежно дублирована астрономическим числом клеток, населяющих реактор. В принципе достаточно сохраниться способности делиться хотя бы у одной клетки, чтобы процесс роста в непрерывной культуре восстановился.

В результате разработки физической теории роста непрерывной культуры появилась возможность рассчитать процессы биосинтеза для конкретных программ, построить культиваторы на заданную продуктивность, а также управлять направленностью биосинтеза, изменяя, например, содержание белка в биомассе от 20 до 60%.

Создана аппаратура, позволяющая проводить широкий экспериментальный поиск оптимальных условий жизни и роста различных нефотосинтезирующих микроорганизмов. На ней проведены исследования ростовых характеристик многих бактериальных культур. Система управления позволяет осуществлять различные режимы непрерывного культивирования: хемостатный, турбидостатный и т.д. Некоторые режимы на установке были осуществлены впервые (спидостатный, оксидостатный, рН-статный).

Непрерывная культура в отличие от периодической позволяет реализовать максимальные скорости роста при выходе параметров на оптимальный уровень. При турбидостатном режиме благодаря положительной обратной связи между скоростью размножения клеток и скоростью протока свежей питательной среды в течение длительного времени может поддерживаться нелимитированная извне скорость роста, которая определяется только предельной скоростью синтетических процессов, протекающих в клетке. Вопрос о предельной скорости роста и размножения был исследован на примере культуры светящихся бактерий.

Бактерии, как известно, наиболее быстрорастущие живые существа, поэтому анализ параметров их роста при высоких скоростях имеет существенный интерес. Их рост может служить примером близкой к предельной скорости самоорганизации в живой природе вообще. В найденных оптимальных условиях культура клеток *Photobacterium belozerski* — культура нового вида, выделенного экспедицией отдела биофизики из тропических вод в Тихом океане, обнаружила способность делиться с предельной скоростью — каждые 4—5 мин. Такое время генерации устанавливалось после 12-часового периода адаптации. Эта колоссальная скорость роста не снижалась до прекращения эксперимента. Более 220 генераций прошло через реактор за время эксперимента. Если бы возможность делиться подобным темпом представлялась всем образующимся клеткам, то через 15 ч общее их количество составило бы чудовищную величину — 10^{60} . При диаметре клетки в 2 мк их масса заполнила бы солнечную систему вплоть до орбиты Плутона быстрее чем за сутки. Близкие скорости размножения получены для кишечной палочки, выращенной на синтетической среде. Время генерации для этой культуры снижено до 5—9 мин. Эти эксперименты показывают, что, когда сняты внешние лимиты, тормозящие рост, выявляется внутренний лимитирующий фактор — скорость воспроизводства клеточных структур. Ее предел определяется внутриклеточными лимитами, информация о которых пока недостаточна и противоречива. Так, Уотсон полагает, что предел времени генерации бакте-

рий составляет 20 мин и определяется скоростью репликации. Из проведенного эксперимента видно, что скорости роста могут быть значительно более высокими. Это позволяет поставить вопрос о предельных скоростях биосинтетических процессов. Параметрически управляемая культура, снимая внешние лимиты, может служить тем инструментом, который позволит определить предельные скорости репродукции элементов клетки и подойти к исследованию внутриклеточных механизмов, лимитирующих рост. Заметим, что скорости, которые используются современными микробиологическими производствами, на 1—2 порядка ниже выявленных предельных скоростей размножения бактерий. Найденные величины определяют предел, к которому могут стремиться микробиологические процессы.

В качестве инструмента интенсивного синтеза белка могут быть использованы водородокисляющие бактерии. Для управления биосинтезом этой культуры была разработана аппаратура и осуществлен устойчивый режим непрерывного культивирования. Наиболее выгодным оказался хеостатный процесс. В отличие от предыдущих установок культиватор для водородных бактерий имеет замкнутый газовый контур, где циркулирует смесь водорода, кислорода и углекислоты в стехиометрических отношениях.

Первая установка, созданная для непрерывного культивирования водородных бактерий, имела рабочий объем 2 л и производительность 60 г сухой биомассы в сутки. На этой установке проведены исследования статических и динамических характеристик культуры в зависимости от уровня определяющих биосинтез параметров. Показана возможность стабильной работы культиватора.

Подробно исследован биохимический состав водородных бактерий. При содержании белка более 60% его аминокислотный состав почти на 50% представлен незаменимыми аминокислотами и за исключением некоторого дефицита серосодержащих аминокислот весьма близок к оптимальному составу. Найден режим интенсивного роста, при котором тупиковый метаболит — полибетаоксимасляная кислота — почти не образуется. Определение атакваемости биомассы водородокисляющих бактерий пепсином и трипсином, а также эксперименты на животных показали достаточно высокую ее биологическую ценность.

Практический интерес к культуре водородных бактерий определяется следующими обстоятельствами. Водородокисляющие бактерии — наиболее эффективное средство превращения электроэнергии в энергию химических связей белка через электролиз воды (КПД выхода 20%). Они способны развивать высокую для автотрофов скорость роста (время удвоения около 2 ч), не нуждаясь при этом в добавке витаминов или других ростовых факторов. Простой минеральный и газовый субстрат обеспечивает высокую чистоту получаемого продукта, свободного от органических и других нежелательных примесей. Биомасса отличается высоким содержанием белка (60—80%) и хорошим аминокислотным составом. В оптимальных условиях бактерии практически не выделяют метаболитов в окружающую среду. Это позволяет достичь высокой степени утилизации минерального и газового субстрата и замкнутости технологического цикла воды.

Указанные обстоятельства делают перспективным промышленное производство белка водородокисляющими бактериями. Предварительные подсчеты показали, что в разных вариантах стоимость сухой биомассы не будет превышать стоимость производства дрожжей.

Культура водородных бактерий перспективна и для использования в биолого-технических системах жизнеобеспечения. Для этих систем особенно важны высокий коэффициент использования электроэнергии и вытекающая из него возможность построения систем жизнеобеспечения с потреблением энергии на одного человека в пределах 1,5—2 кВт.

В настоящее время самой неотложной задачей решения проблемы практического использования биосинтеза на водородных бактериях является проверка их пищевой ценности. Для этих исследований требуются большие количества биомассы. Поэтому нами построена пилотная установка с производительностью 10—15 кг сухой биомассы в сутки.

Если для культивирования водорослей и бактерий были созданы гомогенно-непрерывные процессы, то для осуществления непрерывной культуры более высокоорганизованных одноклеточных — инфузорий — потребовалось создание гетерогенно-непрерывного процесса. При этом достигнуты ранее не известные для парameций скорости размножения и стало возможно получить однородную биомассу клеток в количествах, необходимых для биохимических, физиологических и иных исследований. В практическом отношении это перспективный способ производства живого корма для рыбодных заводов.

Пролиферирующие ткани многоклеточных организмов обладают глубоким сходством с непрерывной культурой размножающихся популяций одноклеточных. В обоих случаях основой устойчивого существования системы являются стационарные равновесия между скоростями размножения клеток и их элиминации и равновесие между скоростями поступления и оттока веществ в окружающей клетки среде. Примером внутриорганизменной клеточной популяции, для которой эта аналогия особенно очевидна, может служить система крови с ее органами кроветворения и кроворазрушения.

Согласно этому представлению разработан метод и сконструирована установка для длительного поддержания жизнедеятельности изолированных органов на основе адекватной кровообращению управляемой перфузии. В этой установке на основе обратных связей с основными параметрами органа и перфузионной среды — температуры, концентрации кислорода, оксигемоглобина, водородных ионов, а также скорости потребления кислорода органом, импеданса его тканей и состояния кровотока — осуществляется автоматическое управление параметрами перфузии и работой искусственного «сердца», «легких» и «почки». Разработанный метод и установка позволили в течение 6—24 ч поддерживать жизнедеятельность ряда органов и их сочетаний: почки, печени, грудины с костным мозгом с сохранением их функциональной активности.

На этой экспериментальной модели кроветворения исследовались закономерности регуляции эритропоэза. Параллельно велись эксперименты на целом организме, процесс кроветворения в котором также исследовался методами теорий автоматического регулирования. Применяя в качестве основного приема нанесения дозированного возмущения и изучая кинетику восстановления, удалось определить основные закономерности управления системой крови в организме. Показано, что концентрация эритроцитов в русле поддерживается в соответствии с кислородным запросом организма с точностью не ниже $\pm 5\%$, дефицит эритроцитов компенсируется усилением эритропоэза (ΔP), который возрастает как степенная функция с увеличением глубины анемизации (V) по закону: $V_{\max} = 0,15 d^{1,4}$. Найдено, что регулирование в системе красной крови осуществляется с учетом возмущения, отклонения и скорости регулируемого параметра (количество эритроцитов). В результате поддерживается высокая точность регулирования, упреждается перерегулирование при возвращении к стационарному уровню, обеспечиваются устойчивость и быстрое действие системы эритрона. Эти свойства обусловлены большим резервом мощности эритропоэза, пятикратно превышающим его нормальную продуктивность. Отсюда следует вывод, что в нормальном состоянии большая часть (4/5) пролиферативного потенциала клеток кроветворной ткани репрессирована. Исследование меха-

низма этой репрессии при искусственно вызванном избытке эритроцитов показало, что в недифференцированных клетках эритроидного ряда прекращается митотическая активность с остановкой развития клеток в стадии G_1 . Актуальная задача — выделение этого высокоспецифического регулятора, определение его природы и возможностей клинического применения для регуляции клеточного деления в организме.

Исследования регуляции кроветворения послужили началом цикла работ по общим закономерностям ростовых процессов. Для описания индивидуального развития организма предложено ступенчатое параболическое уравнение роста. Показано, что это уравнение пригодно для характеристики физических и биохимических показателей развития всего зародыша, а также его частей и органов. Разработан способ аналитического исследования связей параметров целого организма и его функциональных систем. Проанализирована связь динамики веса и дыхания зародыша с параметрами систем красной крови и кровообращения. Выявленные закономерности позволяют проводить количественные расчеты ростовых изменений при различных воздействиях на организм.

Основанный на тех же принципах подход к совершенно иному объекту — росту древесных растений — позволил разработать методику фотометрического анализа структуры годичных колец роста. Микрофотометрический анализатор роста может найти применение в лесотаксационных, климатологических и экологических исследованиях.

Общие основы метода параметрического управления биосинтезом в непрерывной культуре были распространены и на популяции многоклеточных организмов. Разработка метода непрерывного культивирования пшеницы позволила стабилизировать во времени интенсивный фотосинтетический газообмен многовозрастного ценоза, чем обеспечивается возможность его сопряжения с газообменом человека. Найденные на основе принципов параметрического управления скоростью биосинтеза режимы интенсивного культивирования высших растений оказались перспективными и рекомендованы Институтом для массового выращивания в искусственных условиях гибридного материала полевых сельскохозяйственных культур с целью ускорения их селекции. Для этого предложена специальная установка ускоренного выращивания растений (УВР), с 1972 г. она выпускается серийно. Разработана методика ускоренного размножения гибридов яровой пшеницы, ячменя, льна, люцерны и других культур, апробированная в совместной работе с рядом селекционных учреждений страны.

Интенсивные режимы выращивания овощных культур при искусственном освещении представляют большой практический интерес для суровых условий Крайнего Севера и Сибири. Положительный опыт Норильского совхоза по использованию предложенных Институтом режимов при выращивании огурцов в зимнюю — полярную ночь подтвердил обоснованность рекомендации.

Дальнейшее развитие работ по параметрическому управлению биосинтезом высших растений создает условия для всестороннего выявления потенциальной продуктивности растений, потенциальных скоростей их роста и развития, а также может быть направлено на выявление генотипов, наиболее отзывчивых на условия интенсивного культивирования, что крайне важно для современной селекции растений.

Обобщение результатов, полученных при управлении культивированием указывает на существенное сходство закономерностей управления ростом, развитием и взаимодействием со средой биосинтезирующих систем различных уровней сложности — от чистых культур бактерий в пробирке и пролиферирующих тканей в организме до сложных многовидовых биоценозов и биосферы в целом. Формулирование этих общих закономерностей, анализ их механизмов, создание математических

и натуральных моделей представляется нам задачей, которая может быть решена экологическим направлением в биофизике. Здесь развитие возможно в трех взаимосвязанных направлениях.

1. Использование одно- и многовидовых культур одноклеточных в управляемых установках для моделирования элементарных явлений, лежащих в основе эволюционных и экологических процессов. К этому же направлению относится математическое моделирование тех же явлений и процессов. Непрерывная связь между натурным и математическим моделированием создает эффективные условия для быстрого совершенствования моделей путем сопоставления их с результатами эксперимента и для планирования эксперимента по математическому прогнозу. Скорость смены генераций в натуральных моделях позволяет проверять экспериментом модели таких процессов, длительность которых в природных экосистемах измеряется веками и даже геологическими периодами.

2. Синтез из параметрически управляемых звеньев искусственных экосистем различной степени сложности с целью экспериментального исследования законов, определяющих их структуру, динамику, устойчивость, а также для решения важных прикладных задач экологии человека.

3. Разработка биофизических методов анализа состояния экосистем, основанных на преобразовании биологических эффектов или результатов их воздействия на окружающую среду в сигналы, удобные для регистрации физическими методами и для машинного анализа.

Создание системы таких методов слежения за процессами в биоценозах необходимо для реализации рассмотренных выше возможностей.

В развитии работ по первому направлению проведены теоретические исследования микроэволюционных процессов гетерогенной микробной популяции, развивающейся на протоке. Определены характер, темпы и направление перестройки генетической структуры популяции под действием мутирования и отбора в различных условиях культивирования. Исследования завершились разработкой основ метода автоселекционного выделения новых активных форм микроорганизмов в условиях непрерывного культивирования и созданием опытного образца прибора — автоселектора для получения устойчивых активных форм микроорганизмов в управляемых условиях. Показано, что явление автоселекции в проточных культурах микроорганизмов представляет собой аналог естественного отбора и может быть использовано для исследования микроэволюции в натуральных моделях. С помощью автоселекции из проточной культуры могут выделяться мутанты, возникающие с вероятностью 10^{-10} — 10^{-12} на поколение. Первым практическим результатом применения автоселекции было выделение штаммов дрожжей с повышенной выносливостью к высоким концентрациям фурфурола, перспективных для использования в очистке сточных вод.

Проведен анализ условий сосуществования конкурирующих видов в их совместной культуре. Осуществлена формализация понятия экологической ниши. Найденны условия, необходимые и достаточные для сосуществования автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов. Построена дискретная математическая модель эволюционирующей популяции, дающая возможность исследования эволюции признаков особей под действием отбора. Исследованиями на непрерывной математической модели показана возможность сосуществования нескольких конкурирующих видов жертв в присутствии хищников.

Рассмотрены теоретические проблемы, связанные с созданием искусственных экосистем (ИЭС) и математическим моделированием элементарных экологических процессов.

Предложен метод планирования оптимальной структуры искусственных экосистем с учетом ограничения времени функционирования. Сформулирована целевая функция и отработана программа для ЭВМ, позволяющая определить оптимальную структуру ИЭС в зависимости от сроков ее функционирования.

Значительные усилия всех лабораторий отдела биофизики были сосредоточены на комплексной теме: «Разработка теории и экспериментальное моделирование экологических систем различной степени замкнутости», представляющей собой развитие второго из сформулированных выше направлений.

Устойчивые и непрерывные методы интенсивного культивирования позволили поставить задачу создания искусственных экологических систем с существенно замкнутым круговоротом веществ, включающих человека. Потребность в таких системах диктуется прежде всего развитием космонавтики. С использованием экологических систем созданы долговременные орбитальные и инопланетные станции и корабли, предназначенные для длительного обитания многолюдных экипажей. Эти системы могут быть использованы для обеспечения жизни людей и в других экстремальных условиях.

Теоретически исследованы и осуществлены экспериментально экосистемы возрастающей степени замкнутости: «человек — хлорелла», система, регенерирующая кислород и воду из газообразных и жидких выделений человека при сбалансированном газообмене; «человек — хлорелла — микробный культиватор» и «человек — хлорелла — высшие растения», регенерирующие атмосферу, воду и воспроизводящие компоненты растительной части рациона питания человека. Суммарное время пребывания людей в этих системах достигло многих месяцев без противопоказаний к дальнейшему пребыванию в системе.

Для создания этих систем была разработана специальная техника, разветвленная система слежения за массообменом с помощью физических и химических методов, система медицинского обеспечения безопасности экспериментов и исследования состояния человека и его среды, складывающейся в искусственной экосистеме. Цикл работ завершен созданием экспериментального комплекса «Биос-3», принципиальным отличием которого от предыдущих систем является передача всех функций по поддержанию системы жизнеобеспечения в руки самих обитающих в ней испытателей. Таким образом, впервые осуществлена экспериментальная биологическая система жизнеобеспечения, автономная по управлению. В этой системе три водорослевых реактора или два фитотрона общей площадью 42 м² обеспечивают потребности экипажа из трех человек в газовом и водном обмене, включая бытовую и пищевую воду. Внутри системы из выдыхаемой людьми углекислоты производится растительная часть рациона: зерно, из которого испытатели выпекают в системе хлеб, картофель и овощи.

Предварительно с помощью описанных выше методов непрерывного культивирования высших растений были изучены продуктивность, интенсивность газообмена, биохимический состав продуктов ряда зерновых и овощных культур в условиях круглосуточного искусственного освещения. Проведена селекция высокопродуктивного карликового сорта пшеницы, в большей степени отвечающего условиям замкнутой системы, чем сорта полевой селекции. Специально подобраны и сорта овощных культур, положительно реагирующие на непрерывное освещение. При интенсивном круглосуточном освещении растений — 130—150 Вт/м² фотосинтетически активной радиации — в биомассе аккумулировалось в среднем 6,2% от падающей на посев световой энергии. По результатам этих исследований определена такая структура звена высших растений в замкнутой экологической системе, которая наряду с полной регенерацией атмосферы обеспечивает регенерацию воды,

а также хлебной и овощной частей рациона человека. Для выполнения всех этих функций в системе на одного человека необходимо иметь всего 13,6 м² посевной площади, из которой 11,2 м² отводится под пшеницу и 2,4 м² — под овощи (морковь, свеклу, редис, укроп, лук и др.). На основе этих данных определены технические характеристики и технологические процессы для фитотронов как структурных единиц «Биос-3» в расчете на длительное пребывание в системе трех человек. Остальная часть пищевого рациона, главным образом животного происхождения, состояла из лиофилизированных запасаемых продуктов. На управление системой экипаж тратил не более 30% рабочего времени. Длительность пребывания людей в этой системе достигала 4—6 мес., противопоказаний к дальнейшему пребыванию в ней не было.

Полученный в экспериментальной экосистеме результат позволяет поставить новую задачу — создание системы с практически полным внутренним воспроизводством пищи. Разнообразны космические и земные возможности использования таких систем и отдельных разработанных для них замкнутых технологических циклов интенсивного производства биомассы по безотходной технологии.

Осуществление устойчивых искусственных экосистем и управляемого культивирования стало возможным благодаря проводившимся параллельно работам по созданию биофизических методов анализа экологических процессов. В большинстве разработанных методов используются оптические эффекты, с помощью которых возможны бесконтактные измерения и удобные преобразования в электрический сигнал.

Изучены оптические особенности плотных взвесей клеток, послужившие основой для расчета оптимальных способов светораспределения в реакторах для микроводорослей и создания оптических датчиков непрерывного слежения за скоростью роста по концентрации хлорофилла в культуре водорослей. С использованием этих результатов удалось в практически применяемых светолитмированных культурах микроводорослей поднять КПД фотосинтеза до 14%. Развитие этих принципов в применении к сельскохозяйственным растениям привело к разработке методов светокультуры пшеницы, ячменя, льна и ряда овощных культур с КПД фотосинтеза, близким к водорослевому.

Показана возможность применения оптических методов для бесконтактной регистрации концентраций хлорофилла в природных экосистемах.

Разработан и практически осуществлен метод регистрации хлорофилла в поверхностных водах с самолета. Максимальное отклонение результатов авиационных измерений от контрольных данных составляет 30—40% (результаты измерений, проведенных на оз. Байкал при благоприятных погодных условиях с высоты 300 м). Метод позволяет оперативно оценивать первое трофическое звено биологической продуктивности океана и внутренних водоемов. Видна перспектива развития метода вплоть до создания системы непрерывной регистрации распределения хлорофилла по поверхности планеты для измерения продуктивности биосферы.

На том же принципе измерения биологических процессов по вызываемым ими изменениям физических свойств среды основан метод выявления зон концентрирования планктона в море по возбужденной биолюминесценции способных к свечению планктонных организмов. Их излучение возмущает оптическое поле океана астрономического происхождения и представляет собой частный случай изменения физических свойств среды жизнедеятельностью организмов. Чтобы описать параметры морского биоценоза, требуется знание его пространственной структуры. Выполнить это требование позволяет измерение биолюминесцентного поля. Метод батифотометрического зондирования основан на корреляционных связях между интенсивностью биолюминесценции

и концентрацией планктона. Разработанный для батифотометрического зондирования комплекс аппаратуры позволяет выполнять круглосуточные измерения интенсивности биолюминесценции и производить отбор батометрических проб при скорости движения прибора до 2 м/с. Управление работой батометров производится оператором с борта судна в наиболее характерных точках визуально наблюдаемой картины вертикального распределения интенсивности биолюминесцентного поля. Аппаратура позволяет проводить измерения концентрации светящихся организмов на горизонте измерения и изучать характеристики световых всплесков отдельных организмов непосредственно в море. Исследования с помощью этой аппаратуры проведены в 44-м, 50-м рейсах научно-исследовательского судна «Витязь», 11-м и 17-м рейсах «Академика Курчатова» и в 8-м рейсе «Дмитрия Менделеева». Они послужили основой для описания закономерностей биолюминесцентного поля океана. Показано, что измерение распределения интенсивности свечения в океане представляет собой экспрессный метод визуализации пространственной структуры экосистемы пелагиали океана.

Вся совокупность рассмотренных результатов применения биофизических методов анализа или физических способов управления живыми системами свидетельствует о том, что плодотворным полем приложения биофизических подходов могут быть не только традиционные области молекулярных, клеточных или внутриорганизменных процессов, но также самые высокие уровни биологической организации — популяции и экосистемы вплоть до биосферы в целом.

*Институт физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР,
Красноярск*

Г. Ф. КОПОСОВ

О ГОРНО-ЛЕСНЫХ БУРЫХ ПОЧВАХ ЮЖНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ

В горных темнохвойных лесах Южного Прибайкалья формируются бурые почвы со слабой текстурной дифференциацией профиля. По результатам изучения природных условий образования и свойств описываемых почв установлено, что развитие их определяется совокупностью элементарных процессов, свойственных буроземообразованию. Некоторое своеобразие почв, названных горно-лесными бурыми, обуславливается суровым климатом, тормозящим выветривание и почвообразование.

В почвенном покрове Прибайкалья широко распространены слабо дифференцированные почвы. Исследователи называют их по-разному: дерновыми таежно-мерзлотными [1], горно-таежными мерзлотными и горно-таежными мерзлотными ожелезненными [2], горно-таежными морозными [3], горно-таежными слабоподзолистыми [4], подбурами [5]. Такие почвы формируются на щебнисто-мелкоземистых отложениях, под хвойными и лиственно-хвойными кустарничково-моховыми и травяно-кустарничковыми лесами.

В Южном Прибайкалье в силу своеобразных природных условий названные почвы приобретают признаки и свойства, присущие горно-лесным бурым. Рассмотрим особенности генезиса этих почв на примере горной системы Хамар-Дабан.

Хамар-Дабан обрамляет южную часть Байкальской котловины и представляет собой глыбово-складчатые горы, достигающие максимальных абсолютных высот 2300 м и характеризующиеся довольно резкой контрастностью рельефа.

Почвообразующими породами почти повсеместно служат продукты выветривания архейских и протерозойских магматических и метаморфических пород и четвертичных эффузивов различного состава. Мощность щебнисто-мелкоземистых отложений (элювиальных, элювио-делювиальных и делювиальных) колеблется от десятых метра на сводах и поднятых блоках разломов до сотен метров в мульдах. Содержание мелкозема в отложениях изменяется в довольно широких пределах.

Гранулометрическая сортировка материала, как правило, очень слабая. Сортированный материал приурочен к отрицательным элементам рельефа (долинам, котловинам). На более высоких уровнях поверхности иногда встречаются сортированные осадки мел-палеогенового пенеппена. Вследствие высокого содержания обломков горных пород гранулометрическая упаковка продуктов выветривания рыхлая, что обеспечивает хорошую водопроницаемость и окислительные условия формирующихся на них почв.

Химический состав наиболее широко распространенных делювиальных и элювиально-делювиальных отложений, образованных продуктами выветривания горных пород разнообразного состава, изменяется довольно значительно. Валовое содержание кремнекислоты колеблется от 45 до 75%, полуторных окислов — от 20 до 32, окислов щелочнозе-

мельных металлов — от 4 до 12, окислов щелочных металлов — от 4 до 8%. Значительная часть полуторных окислов представлена Fe_2O_3 , относительное содержание которого нередко достигает 12—15%. Гидратированные окислы железа придают почвам бурую или ржаво-бурю окраску.

Климат исследуемой территории определяется географическим положением ее в центре Евразийского материка, характеризующегося резко континентальным климатом. Однако на значительной части территории Южного Прибайкалья имеются своеобразные особенности, обусловленные местной спецификой природных условий.

Течение климатических процессов изменяется во многом под влиянием большой массы воды, заполняющей впадину. Различие между тепловым балансом водной массы с ее большой теплоемкостью и окружающими озеро горными склонами приводит к возникновению местных барических полей и внутрикотловинной воздушной циркуляции.

Большая масса воды оз. Байкал, медленно нагреваясь летом и медленно остывая в осенне-зимний период, выполняет буферизирующую роль в годичном ходе температуры воздуха, значительно снижая экстремальные значения и сдвигая время их наступления. В результате этого в годичном ходе температуры воздуха Южного Прибайкалья нет резкой временной выраженности наступления максимальных и минимальных температур и значительно уменьшены на (10—14°) годовые амплитуды.

Режим увлажнения исследуемой территории Прибайкалья определяется взаимодействием континентальных масс воздуха с холодным и влажным воздухом котловины. Континентальный воздух преобладающих западных течений поступает в котловину через глубокий Ангарский прогиб Иркутского амфитеатра и относится к северо-западному склону Хамар-Дабана. Поднятие его по склонам вызывает конденсацию влаги и выпадение обильных осадков, годовая сумма которых достигает на побережье 500—900 мм, а в горах на относительной высоте около 1000 м — 1400—1500 мм.

Климат Южного Прибайкалья в сравнении с сопредельными территориями характеризуется, следовательно, значительно меньшей континентальностью. Коэффициент континентальности климата (по Ценкеру) побережья оз. Байкал при среднегодовой температуре воздуха (—0,1) — (—0,5)°C колеблется от 60 до 64, тогда как за пределами Байкальской котловины на той же примерно широте и абсолютной высоте он достигает 85—90.

Гумидность же климата возрастает. Если, например, в Иркутске в августе коэффициент увлажнения (по Иванову) составляет 1,35, то на юго-восточном побережье он колеблется от 1,8 до 3,6, а в горах на относительной высоте около 1000 м превышает 4,6.

Неоднородность климата отдельных районов исследуемой территории, обусловленная горным рельефом и особенностями ориентации узких тектонических долин относительно господствующего переноса воздушных масс, определяет пестроту растительного покрова, которому свойственна хорошо выраженная вертикальная поясность. Менее четко вертикальная поясность прослеживается на байкальском склоне Хамар-Дабана, растительный покров которого формируется во влажных до-вольно холодных условиях. Верхняя граница леса здесь располагается в пределах 1200—1300 м над ур. м. Верхний лесной пояс образует кедровые леса с моховым и кустарничково-моховым напочвенным покровом, которые по мере уменьшения абсолютных высот поверхности замещаются кедрово-елово-пихтовыми и елово-пихтовыми. В нижнем поясе произрастают вторичные лиственные и кедрово-лиственные разнотравные леса.

Растительный покров противоположного склона формируется в более континентальных условиях. Верхняя граница леса здесь поднимается

до 1600—1700 м. Ниже верхнего лесного пояса, представленного кедрово-лиственными лесами, произрастают ольховниковые, рододендроновые и багульниковые лиственные леса, которые сменяются сосново-лиственными и лиственно-сосновыми лесами с кустарничково-моховым и травяно-кустарничковым напочвенным покровом. В нижних частях склонов развиты лиственно-сосновые травянистые леса.

Таким образом, формирование горно-лесных бурых почв Южного Прибайкалья совершается в условиях относительно холодного избыточно влажного климата под темнохвойными лесами преимущественно нижнего и среднего высотных поясов, которые характеризуются малоинтенсивным и малоемким биологическим круговоротом [6]. Для него характерно преимущественно надземное поступление в почву мертвого органического вещества и образование в результате этого подстилки, мощность и степень разложения которой определяются условиями почвообразования.

Деструкция и последующая трансформация органического вещества подстилок сопровождаются выносом наиболее подвижных фракций в нижележащие горизонты, где они вступают во взаимодействие с минеральной частью. Постоянное промывание профиля почв растворами, содержащими водорастворимые продукты разрушения растительных остатков, не приводит, однако, к заметному оподзолению профиля. Этому препятствует способность почвообразующих пород нейтрализовать их щелочноземельными основаниями и полуторными окислами.

Высокая потенциальная способность противостоять воздействию кислых продуктов разрушения органического вещества обуславливается наличием в составе почвообразующих отложений обломков горных пород и разнообразных первичных материалов, в результате выветривания которых поставляются необходимые для нейтрализации катионы.

Почвы, характеризующиеся указанными генетическими особенностями, но развивающиеся под горными лесами Крыма и Кавказа, Л. И. Прасолов [7] относил к бурым лесным. Однако в дальнейшем экологический диапазон образования бурых лесных почв был расширен. Высказанное Л. И. Прасоловым мнение о том, что бурые лесные почвы представляют собой генетический тип, присущий территориям с умеренно теплым и влажным (океаническим) климатом и широколиственными (преимущественно буковыми) лесами, поколеблено [8]. Свидетельство этого — выделение и подробное описание горно-лесных бурых почв Урала, Алтая [9, 10], Саян [11], Тянь-Шаня [12].

В настоящее время к бурым лесным чаще всего относят почвы горных областей и сопредельных с ними территорий. Формируются они на обломочных продуктах выветривания плотных горных пород в условиях относительно свободного внутреннего дренажа и постоянного интенсивного внутрипочвенного выветривания. Влажный климат способствует произрастанию на этих почвах лесов широкого флористического состава. Такая концепция позволяет отнести изученные нами почвы горной темнохвойной тайги Южного Прибайкалья к горно-лесным бурым.

Широкий диапазон условий почвообразования — причина довольно большого разнообразия морфологии и свойств исследуемых почв. На строение профиля конкретной почвы оказывают большое влияние местные особенности климата и почвообразующей породы, а также приуроченность элементарного ландшафта, в котором она образуется, к различным геоморфологическим формам поверхности.

В автономных условиях положительных форм поверхности почвы формируются в четко выраженных элювиально-геохимических условиях. Мощность элювия, на котором развиваются почвы, колеблется от десятков сантиметров до нескольких метров. Малая мощность свойствен-

на ортоэлювию гребней, образованных пересечением склонов V-образных тектонических долин, большая — параэлювию уплощенных поверхностей более низких геоморфологических уровней.

В генетическом отношении наибольший интерес представляют горно-лесные бурые почвы, развивающиеся на ортоэлювиальных отложениях гребней и куполообразных вершин. Они представлены разрезами 63-ГК и 117-ГК, заложенными на примерно равной абсолютной высоте (1150 м), но в существенно различающихся по климатическим условиям районах. Разрез 117-ГК находится в районе Байкальской котловины, в условиях влажного климата. Разрез 63-ГК заложен на внешнем по отношению к оз. Байкал макросклоне Хамар-Дабана, где климат более континентальный. Избыточно влажный климат способствует произрастанию баданово-кустарничково-зеленомошного кедровника, а более континентальный — травяно-кустарничкового лиственничника с примесью кедра во втором ярусе. Почвообразующими породами служат элювий протерозойских порфиров (р. 63-ГК) и алевритов (р. 117-ГК).

Описываемые почвы формируются в наиболее экстремальных условиях, занимая, по-видимому, крайнюю по климату экологическую нишу бурых лесных почв. Еще более холодный климат способствует образованию подбуров [5].

Несмотря на различия в условиях формирования, исследуемые почвы обладают многими сходными чертами: укороченным неполноразвитым профилем, состоящим из подстилки, горизонта А и маломощного переходного горизонта ВС, сменяющегося рухляком, идентичным профильным распределением гранулометрического состава мелкозема (табл. 1) и хорошим внутренним дренажем. Однако неодинаковые климатические и фитоценоотические условия определяют существенное различие некоторых свойств. В почве, развивающейся в условиях более континентального климата, довольно четко выражена тенденция аккумуляции биологически активных элементов в горизонте A_0A_1 , более вы-

Механический состав почв

Разрез	Глубина взятия об- разца, см	Генетичес- кий гори- зонт	Потеря от обработки, %	Количество частиц диаметром (мм), % сухой почвы					
				1—0,25	0,25— 0,05	0,05— 0,01	0,01— 0,005	0,005— 0,001	<0,001
				18,5	16,7	4,4	6,5	7,6	18,5
63-ГК	6—16	A_1	2,8	15,7	56,3	16,7	4,4	6,5	7,6
	22—32	BC	2,0	27,6	50,3	9,7	2,7	3,5	4,2
	6—11	A_1	1,5	2,4	22,7	42,7	9,0	10,1	11,6
	12—22	BC	1,1	2,5	22,7	48,6	7,7	10,0	7,9
117-ГК	27—37	BC	1,3	13,3	21,6	44,4	6,6	6,5	6,3
	6—14	A_1	4,1	10,8	44,9	21,3	5,7	6,6	6,6
	14—22	A_1B_1	3,3	13,6	40,6	16,5	4,5	8,5	13,0
	25—35	B_1	3,1	15,7	43,9	12,3	3,6	7,0	14,3
76-ГК	40—50	B_2	3,3	20,3	47,4	13,2	3,1	4,5	8,2
	60—70	B_3	4,1	31,1	45,3	10,2	1,2	3,2	4,9
	80—90	BC	3,5	30,1	52,7	7,9	1,3	1,5	3,0
	110—120	BC	3,8	43,7	43,7	5,2	0,5	1,6	1,8
69-ГК	160—170	C	3,0	51,4	38,4	4,5	0,1	0,2	2,4
	4—11	A_1	3,9	10,2	12,3	19,8	9,0	16,3	30,5
	12—22	A_1B_1	4,1	10,2	13,6	17,8	8,2	15,9	30,2
	33—43	B_2	1,0	31,9	19,0	12,3	9,9	10,1	15,8
	60—70	BC	0,8	29,8	18,4	17,0	5,9	11,1	17,1
	90—100	BC	0,9	14,3	20,0	24,0	7,7	9,2	13,3

Таблица 1

Таблица 2

Химические и физико-химические свойства

Химические и физико-химические свойства													
Разрез	Глубина, см	Гумус, %	Азот, %	Fe ₂ O ₃		Al ₂ O ₃		рН солевой	Поглощенные катионы				Степень насыщенности основаниями, %
				по Тамму, %					Ca ²⁺	Mg ²⁺	Al ³⁺	H ⁺	
				к прокаленной почве	к валовому содержанию	к прокаленной почве	к валовому содержанию						
63-ГК	3—6	15,22	0,33	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	5,0	32,42	2,63	1,08	0,12	3
	6—16	2,45	0,09	1,59	20,6	0,80	4,6	4,5	10,54	0,94	0,17	Нет	2
	22—32	0,95	0,05	0,91	9,7	0,43	2,2	4,0	9,60	0,40	0,20	»	2
	6—11	5,76	0,19	1,57	Не опр.	1,38	Не опр.	4,0	2,50	Нет	7,54	0,44	76
117-ГК	12—22	2,15	0,08	1,28	»	1,37	»	4,3	2,50	»	2,02	0,26	48
	27—37	0,80	0,04	0,70	»	1,56	»	4,6	2,50	»	0,84	0,12	28
	6—14	6,17	0,26	0,66	6,8	0,73	3,9	5,2	19,44	7,21	1,21	Нет	4
	14—22	1,82	0,08	0,63	6,3	0,81	4,6	3,7	12,62	4,78	0,68	»	4
76-ГК	25—35	1,31	0,08	0,38	4,3	0,48	2,4	3,7	13,20	3,60	0,32	»	2
	40—50	0,81	Не опр.	0,45	3,9	0,42	1,9	4,0	12,60	0,84	0,08	0,02	1
	60—70	Не опр.	»	0,49	3,9	0,46	2,3	4,5	19,56	3,81	0,06	Нет	0
	80—90	»	»	0,21	1,6	0,25	1,5	6,9	19,80	2,64	0,03	»	0
69-ГК	110—120	»	»	1,31	9,3	0,45	2,5	6,9	26,29	5,28	Нет	»	0
	160—170	»	»	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	6,9	27,10	5,32	»	»	0
	4—11	5,15	0,20	2,23	31,8	1,65	9,3	3,8	0,48	0,48	5,61	2,77	90
	12—22	1,83	0,09	2,07	29,1	2,41	11,7	4,1	0,01	0,01	2,98	0,64	99
	33—43	0,23	0,03	1,04	21,5	1,50	8,6	4,4	0,01	0,01	0,69	0,11	97
	60—70	Не опр.	Не опр.	0,84	14,5	1,07	5,9	4,3	0,80	Нет	0,67	0,38	57
	90—100	»	»	1,35	22,1	1,22	7,0	4,3	1,44	0,32	1,19	0,10	42

Таблица 3

Валовой химический состав почв

Разрез	Глубина, см	Горизонт	Содержание окислов, % к прокаленной почве										Молекулярные отношения	
			SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	TiO ₂	CaO	MgO	MnO	K ₂ O	Na ₂ O		SiO ₂ /Al ₂ O ₃	SiO ₂ /Fe ₂ O ₃
63-ГК	3—6	A ₀ A ₁	59,5	19,0	6,0	1,42	4,20	2,80	1,40	3,09	3,46	5,3	26,3	
	6—16	A ₁	60,0	17,4	7,7	1,70	3,55	2,20	0,32	3,23	3,84	5,8	20,7	
	22—32	BC	55,0	19,2	9,4	2,04	4,50	2,80	0,18	3,48	4,40	4,8	15,3	
76-ГК	6—14	A ₁	58,1	18,5	9,6	1,34	4,00	3,90	0,17	2,48	2,34	5,3	16,1	
	14—22	A ₁ B ₁	59,0	17,7	10,0	1,28	3,90	3,50	0,10	2,42	2,60	5,6	15,7	
	25—35	B ₁	58,0	19,8	8,8	1,26	4,10	3,20	0,19	2,63	2,83	5,0	17,5	
	40—50	B ₂	53,0	22,0	11,4	1,66	3,65	2,80	0,18	2,95	2,88	4,1	12,3	
	60—70	B ₃	52,5	20,3	12,6	2,10	4,35	3,20	0,14	2,80	2,20	4,4	11,1	
	80—90	BC	50,0	16,4	12,8	1,82	8,70	7,10	0,18	1,60	2,20	5,2	10,4	
	110—120	BC	46,5	18,1	14,0	2,00	10,20	5,65	0,18	1,40	2,34	4,3	8,8	
69-ГК	160—170	C	50,0	15,1	11,8	1,90	13,35	5,00	0,22	1,15	2,16	5,6	11,3	
	4—11	A ₁	66,0	17,8	7,0	1,20	1,75	1,70	0,14	2,60	2,26	5,6	24,7	
	12—22	A ₁ B ₁	64,0	20,5	7,1	1,12	1,40	1,65	0,14	2,47	2,08	5,3	23,9	
	33—43	B ₂	67,0	17,4	4,7	0,84	1,80	1,30	0,12	4,08	3,08	6,5	37,9	
	60—70	BC	65,0	18,2	5,8	0,88	2,15	1,90	0,16	3,28	2,91	6,1	29,7	
	90—100	BC	64,0	17,4	6,1	0,96	4,00	1,85	0,12	3,13	2,91	6,2	27,9	

сокое относительное содержание в поглощающем комплексе катионов щелочноземельных металлов и, как следствие, слабая его ненасыщенность (табл. 2).

Аккумуляция некоторых зольных элементов в верхней части профиля почвы (табл. 3) обуславливается более емким биологическим, круговоротом и ослабленностью выноса этих элементов вследствие большей сухости климата. Эти причины определяют также различие профильного распределения актуальной кислотности и поглощенных катионов.

Из почвообразующих пород наиболее широко распространены, как отмечалось выше, элювиально-делювиальные отложения склонов различной крутизны и экспозиции, мощность которых изменяется от единиц до нескольких десятков метров. Бурые лесные почвы на них всегда развиваются в условиях некоторого геохимического соподчинения с описанными выше почвами. Другая особенность формирования почв — постоянное перемещение агентами современного экзогенного рельефообразования обломочного материала почвообразующей породы.

Эти почвы представлены разрезами 76-ГК и 69-ГК, заложенными на абсолютной высоте около 850 м над ур. м. на противоположных склонах Хамар-Дабана. Почвы, представленные разрезом 76-ГК, развиваются на элювио-делювии биотит-амфиболитовых диоритов и слюдястых гнейсов под сложным листовым насаждением, в образовании которого принимает участие кедр, а почвы, представленные разрезом 69-ГК, — на элювио-делювии роговиков и хлоритовых сланцев под елово-пихтовым одноярусным насаждением.

Механический состав мелкозема почв, формирующихся на элювиально-делювиальных отложениях, довольно разнообразный (табл. 1), но всегда наблюдается облегчение мелкозема вниз по профилю. Эта

закономерность постоянно нарушается в верхней части горизонта В, где несколько увеличивается содержание частиц <0,01 мм, что обусловлено внутрипочвенным выветриванием. Этот признак характерен для бурых лесных почв [7, 8, 13—16].

Содержание гумуса в верхнем минеральном горизонте составляет в среднем 6—7% (табл. 2). Вниз по профилю оно резко падает и на глубине 15—20 см обычно не превышает 1%.

Реакция почв кислая, причем наиболее кислая в почвах, развивающихся на бедных почвообразующих породах в условиях наиболее влажного климата. Емкость обмена изменяется от 5—7 до 20—25 мг·экз на 100 г почвы (табл. 2). Состав поглощенных катионов колеблется в широких пределах. Он определяется условиями увлажнения и химическим составом почвообразующей породы. Ненасыщенность катионами щелочноземельных оснований ниже в почвах, развивающихся в условиях более континентального климата. В этом случае она редко превышает 20%. В то же время поглощающий комплекс почв, развивающихся в условиях влажного климата, может характеризоваться ненасыщенностью, достигающей 99% (табл. 2).

Результаты валового химического анализа (табл. 3) подтверждают большое колебание состава элювио-делювия как в пространстве, так и в пределах толщи одного и того же отложения. Во всех исследованных нами почвах верхняя часть горизонта А обогащена полуторными окислами. Закономерное увеличение содержания R₂O₃ в этой части профиля позволяет сделать вывод, что оно обуславливается совокупностью процессов, протекающих в почвах, а не первоначальной вертикальной неоднородностью почвообразующей породы. Следует также отметить слабо выраженную аккумуляцию биогенных элементов в горизонте А₁.

Данные фракционирования гумуса по схеме И. В. Тюрина в модификации В. В. Пономаревой [17] (табл. 4) свидетельствуют о резком преобладании в его составе фульвокислот. Отношение C_{ГК}:C_{ФК} составляет 0,5—0,6. Вниз по профилю оно постепенно суживается.

Лишь 20—35% гуминовых кислот исследуемых почв прочно связано полуторными окислами. Максимальное относительное содержание этой фракции отмечается в метаморфическом горизонте, где повышено содержание ила и полуторных окислов (см. табл. 1 и 2). Подавляющая же часть гуминовых кислот (65—80%) представлена более подвижной бурой фракцией. В составе фульвокислот преобладают свободные и связанные с подвижными полуторными окислами фракции, составляющие в сумме 50—80% общего их количества.

Высокое содержание в системе гумусовых веществ подвижных фракций свидетельствует о ее подвижности. Однако систематическое промывание растворами, содержащими большое количество водораст-

Таблица 4

Фракционный состав гумуса горно-лесных бурых почв (% к общему органическому углероду почвы)

Разрез	Глубина, см	Гуминовые кислоты				Фульвокислоты					Сумма фракций	$\frac{C_{ГК}}{C_{ФК}}$
		1	2	3	сумма	1+2	3	4	сумма			
117-ГК	6—11	29,5	0	4,9	34,4	10,5	31,4	7,0	4,1	53,0	87,4	0,65
	12—22	21,0	0	8,0	29,0	10,9	26,0	5,8	4,0	46,7	75,7	0,62
76-ГК	6—14	14,5	0	2,6	17,1	7,4	10,6	14,7	1,3	34,0	51,1	0,50
	14—22	10,3	0	11,9	22,2	18,4	19,2	5,2	1,6	44,0	66,6	0,50
	40—50	1,9	17,7	6,4	26,0	6,9	23,7	23,7	0,4	54,7	80,7	0,47

Таблица 5

Химический состав лизиметрических вод

Время взятия образца	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	$\text{K}^+ + \text{Na}^+$	Углерод водо- растворимого органического вещества, мг/л
	мг-экв на 1 литр раствора						
10/V 1973 г.	0,83	0,16	0,19	0,88	0,22	0,08	40
4/IV 1973 г.	0,96	0,08	0,04	0,86	0,16	0,06	47

воримого гумуса, не приводит, как уже отмечалось, к формированию почв подзолистого облика.

Дифференциация профиля обуславливается твердой и жидкой фазами почв. Твердая фаза представляет собой гетерогенное образование. В ее составе обломки горных пород, первичные и вторичные минералы. Важнейшие свойства почвенного раствора — его минерализация и концентрация в нем H^+ . Эти показатели определяют агрессивность жидкой фазы по отношению к твердой.

Результаты анализа весенне-летних и летне-осенних лизиметрических вод из-под горизонта A_1 маломощной горно-лесной бурой почвы (разрез 63-ГК), развивающейся в автономном ландшафте (табл. 5), свидетельствуют об относительно высоком содержании в почвенном растворе воднорастворимого органического вещества, которое представлено, по-видимому, полифенолами и высокомолекулярными органическими кислотами [18], активно взаимодействующими с минеральной частью почвы.

Взаимодействие гумусовых кислот с минеральной частью почвы определяется свойствами химических элементов. Наиболее активные группы периферических цепей гумусовых кислот связываются полуторными окислами. Однако условия кислотности способствуют частичному выносу лишь Al^{3+} . Хорошие условия дренажа, относительно низкая температура почвы, подавляющая активную микробиологическую деятельность, не благоприятствуют развитию восстановительных процессов, которые способствовали бы увеличению подвижности железа. Низкая его подвижность подтверждается исследованиями химического состава лизиметрических вод.

Оставшиеся группы периферических цепей связываются катионами щелочноземельных металлов. Прочность этой связи невелика, поэтому в условиях систематического промывания профиля она легко нарушается. Щелочноземельные катионы выступают, следовательно, активными мигрантами, что подтверждается изучением состава почвенных лизиметрических вод.

Действие растворов на первичные минералы выражается простым растворением, на вторичные — выносом межслоевых катионов с последующим замещением их гидроксонием. Разрушение минералов начинается лишь после достижения полной ненасыщенности [19]. Этот процесс тормозится активным освобождением из горных пород и первичных минералов катионов, которые способствуют повышению кислотности до уровня, необходимого для полного разрушения межслоевых связей. В этом состоит отличие бурых лесных почв от подзолистых, у которых в пределах горизонта A жидкая фаза кислее твердой [20].

Роль полуторных окислов в осаждении гумусового вещества горно-лесных бурых почв косвенно подтверждается закономерной корреляцией между профилем изменением их содержания и распределением гумусового вещества. Гидроокиси, осаждаясь в виде пленок на поверхности минералов, в том числе и на поверхности илстых частиц, снижают адсорбционную поверхность и уменьшают их подвижность.

Уменьшение адсорбционной поверхности почвы снижает ее способность к обменным реакциям. Слабая же способность к удержанию функциональными группами гумусовых веществ щелочноземельных катионов обуславливает легкость удаления их из почвы. Подвижность высокодисперсных частиц почвы снижается в результате склеивания их полуторными окислами в агрегаты. В связи с этим иллювинования ила в профиле горно-лесных бурых почв не наблюдается. Повышение содержания ила и полуторных окислов в верхней части горизонта B обуславливается более интенсивным разрушением в этой части профиля почвообразующей породы.

Таким образом, описываемые почвы и горно-лесные бурые почвы Европы не имеют принципиальных различий в строении профиля и свойствах. Формирование профиля этих почв определяется совокупностью элементарных процессов, свойственных буроземообразованию. Своеобразие горно-лесных бурых почв Южного Прибайкалья складывается под влиянием сурового климата, тормозящего интенсивность выветривания и почвообразования.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21/VII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Соколова Т. А., Соколов И. А. 1963. О горно-таежных почвах Восточного Забайкалья. — В кн.: О почвах Восточной Сибири. М. Изд-во АН СССР, М., с. 3—47.
2. Ногина Н. А. 1964. Почвы Забайкалья. М., «Наука». 314 с.
3. Уфимцева К. А. 1963. О горных таежных почвах Забайкалья. — Почвоведение, № 3, с. 51—61.
4. Мартынов В. П. 1965. Почвы горного Прибайкалья. Улан-Удэ, Бурятское кн. изд-во. 165 с.
5. Таргульян В. О. 1971. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., «Наука». 268 с.
6. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука». 253 с.
7. Прасолов Л. И. 1947. Горно-лесные почвы Кавказа. — Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, т. 25, М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 5—28.
8. Рубилин Е. В. 1971. Некоторые особенности бурых лесных почв Карпат и Северного Кавказа. — Почвоведение, № 12, 24—36.
9. Ковалев Р. В. 1966. Горно-лесные бурые почвы Алтая. — Тез. III Всес. дел. съезда. Тарту.
10. Ковалева С. Р. 1973. Горно-лесные почвы. — В кн.: Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск, «Наука», с. 121—150.
11. Смирнов М. Н. 1970. Почвы Западного Саяна. М., «Наука». 236 с.
12. Ройченко Г. И. 1973. Сравнительная характеристика бурых горно-лесных почв Карпат и Тянь-Шаня. — В кн.: Проблемы лесного почвоведения. Новосибирск, «Наука», с. 168—176.
13. Зонн С. В. 1950. Горно-лесные почвы Северного Кавказа. Л., Изд-во АН СССР. 333 с.
14. Зонн С. В. 1966. Буроземообразование, псевдоподзоливание и подзолообразование. — Почвоведение, № 7, 5—13.
15. Фридланд В. М. 1953. Бурые лесные почвы Кавказа. Почвоведение, № 12, 28—44.
16. Руднева Е. Н. 1957. К вопросу о генезисе бурых лесных почв предгорий Закарпатья. — Почвоведение, № 10, 62—72.
17. Пономарева В. В. 1957. К методике изучения состава гумуса по схеме И. В. Тюрина. — Почвоведение, № 8, 101—105.
18. Кауричев И. С., Кулаков Е. В., Ноздрунова Е. М. 1958. К вопросу об образовании и миграции железоорганических соединений в почвах. — Почвоведение, № 12, 1—8.
19. Педро Ж., Жаминев Ж., Бегон К. 1974. Два основных пути кислого почвообразования в умеренно холодной и влажной зоне. — Почвоведение, № 9, 3—13.
20. Пономарева В. В. 1962. О роли гумусовых веществ в образовании бурых лесных почв. — Почвоведение, № 12, 66—71.

MOUNTAIN-FOREST BROWN SOILS OF THE SOUTH PREBAIKAL REGION

The description of the mountain dark-coniferous forests's soils of the south Prebaikal region is given here. It is shown that their formation is determined by the whole complex of elementary processes, peculiar to the european brown forest soils. Some peculiarity of the outward appearance and properties of the soils described are caused by the more severe climatic conditions, reducing the intensity of the weathering and soil — formation processes.

Н. Н. НАПЛЕКОВА, Б. М. КЛЕНОВ

ВЛИЯНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ НА ПРОЦЕСС ГУМИФИКАЦИИ В ПОЧВАХ

Установлено, что в результате гумификации надземной части разнотравья различных типов почв в течение шести месяцев в лабораторных условиях соотношение в системе гуминовые кислоты — фульвокислоты не изменилось. Отмечено изменение активности окислительных ферментов под влиянием внесения растительных остатков. Показано, что наиболее интенсивно минерализуются растительные остатки, содержащие 8—14% лигнина и 40—60% клетчатки. Коэффициенты гумификации свидетельствуют об интенсивном развитии микроорганизмов, синтезирующих гумусовые кислоты почв.

Известно, что гумусообразование представляет собой сложный биохимический процесс, в котором участвуют микроорганизмы, животные, кислород воздуха и воды и который состоит из разложения и минерализации исходных органических остатков, синтеза вторичных форм микробной плазмы, метаболитов микробов и последующей гумификации их.

В работе рассматривается влияние разложения растительных остатков на степень их гумификации в различных типах почв. При этом принималось, что наиболее характерный показатель степени гумификации — количество образующихся гумусовых кислот, учитываемых сопряженно с деятельностью почвенной микрофлоры.

Объектами исследования служили наземная масса разнотравной растительности почвы данного типа, а также чернозема выщелоченного. Гумификация этих материалов проводилась в почвах при оптимальном увлажнении (70% от полной влагоемкости) и температуре 26—28°C. Соотношение почва: растительные остатки 1:100. Длительность опыта 180 дней.

Исследования Л. Н. Александровой [1] показали, что в лабораторных опытах указанные выше условия (температура, увлажнение) способствуют максимальному выходу новообразованных гумусовых кислот на самых начальных этапах разложения органических остатков (первые три месяца).

В конце нашего эксперимента гумусовые вещества экстрагировали пирофосфатом натрия и едким натром по методу М. М. Кононовой и Н. П. Бельчиковой [2].

Учет численности микроорганизмов проводили на общепринятых средах: мясо-пептонном и крахмало-аммиачном агаре, средах Чапека

Таблица 1

Состав гумуса перегнойно-аккумулятивного горизонта почв
(по методу М. М. Кононовой и Н. И. Бельчиковой)

Общий органический	Гумус	Гуминовые кислоты	Фульвокислоты	Остаток	C _{ГК} : C _{ФК}		
в % к весу почвы		в % к общему органическому С			контроль	при внесении разнотравья	
						изучаемых почв	чернозема
Поздол							
0,68	1,17	32,73	40,91	26,36	0,8	0,8	0,7
Дерново-сильнопodzолистая почва со вторым гумусовым горизонтом							
1,39	2,40	30,90	40,46	28,64	0,7	0,6	0,9
Дерново-среднеpodzoлистая почва со вторым гумусовым горизонтом							
2,17	3,74	35,49	40,57	23,94	0,9	1,0	1,0
Дерново-слабоpodzoлистая почва со вторым гумусовым горизонтом							
3,81	6,56	29,42	31,46	39,12	0,9	0,8	0,7
Дерново-глеевая почва							
4,12	7,10	27,30	17,88	54,82	1,5	1,2	1,4
Серая лесная почва							
2,72	4,68	28,30	25,04	46,66	1,1	1,1	1,1
Выщелоченный чернозем							
3,80	6,65	23,88	13,48	62,64	1,8	1,8	1,7
Каштановая почва							
1,44	2,48	26,38	18,75	54,87	1,4	1,4	1,3

и Гетчинсона. Отдельно учитывали микроорганизмы, разрушающие гуминовые кислоты и фульвокислоты в почвах. Препараты этих кислот выделяли по методу И. В. Тюрина [3] из декальцинированных образцов соответствующих типов почв. Для определения численности этих микроорганизмов использовали агаризованную среду в прописи В. А. Крюкова [4]. Препараты кислот вносили в среду из расчета 150 мг углерода на 1 л.

Окислительные ферменты в почвах определяли по методам А. Ш. Галстян [5], клетчатку в почвах — антроновым методом, в растительных остатках — прямым методом, лигнин — формалиновым.

Состав гумуса перегнойно-аккумулятивного горизонта исследованных почв, служащих контролем, позволяет отметить закономерности гумусообразования в плане широтной зональности (табл. 1). Отношение углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот постепенно увеличивается от подзолистых почв к почвам лесостепной и степной зон (серая лесная почва, выщелоченный чернозем). В почвах сухостепного ряда (каштановая) удельный вес гуминовых кислот снова падает. Эти данные вписываются в общую географическую закономерность гумусообразования, установленную И. В. Тюриным [6]. Исключение составляют дерново-глеевые почвы южной тайги Западной Сибири,

Таблица 2

Влияние растительных остатков на активность окислительных ферментов в почвах

Почва	Контроль		Внесение растительных остатков почвы																серой лесной		чернозема выщелоченного		каштановой	
			подзола		дерново-слабоподзолистой		дерново-среднеподзолистой		дерново-слабоподзолистой		дерново-глеевой		дерново-глеевой		дерново-глеевой									
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2						
Подзол	4,00	3,0	7,1	4,1	4,84	2,84	5,40	3,32	6,0	2,0	5,72	1,7	6,8	1,6	7,6	4,3	6,8	8,2						
Дерново-сильноподзолистая	7,48	2,8	6,24	5,0	6,6	3,32	7,84	4,1	7,84	6,40	6,40	5,60	7,12	2,52	8,0	1,92	6,1	3,0						
Дерново-среднеподзолистая	6,08	4,0	8,4	2,7	5,72	4,12	6,6	5,0	2,84	3,3	5,60	2,7	7,60	3,0	4,84	2,84	6,4	2,7						
Дерново-слабоподзолистая	6,4	3,2	4,30	1,6	6,8	3,0	6,4	3,16	2,70	4,4	7,60	4,3	5,72	4,68	7,28	1,7	6,8	4,1						
Дерново-глеевая	4,84	2,2	8,4	5,0	8,16	2,50	7,12	3,9	6,8	3,0	7,84	2,4	9,6	3,2	4,84	2,2	8,0	3,9						
Серая лесная	6,6	3,6	2,1	3,6	7,28	4,7	8,16	5,2	5,72	4,5	8,88	4,8	7,6	5,4	4,30	2,7	6,0	2,2						
Чернозем выщелоченный	6,24	4,1	4,52	2,2	4,84	2,5	5,40	3,16	3,52	2,4	4,72	3,2	4,30	2,6	7,48	4,2	5,40	1,2						
Каштановая	8,80	3,9	7,48	4,1	8,36	5,0	10,4	3,2	6,4	4,3	6,96	3,6	6,80	5,4	4,52	3,1	6,80	6,6						

Примечание. 1 — пероксидаза, 2 — полифенолоксидаза (мг пурпургаллина/г почвы).

которые по составу гумуса и свойствам гумусовых кислот приближаются к почвам черноземного типа и представляют собой, видимо, реликт ксеротермического периода среднего голоцена [7].

Условия нашего опыта незначительно изменяют соотношение в системе гуминовые кислоты — фульвокислоты. Процессы разложения, минерализации и гумификации, судя по количеству гумусовых кислот, находятся в равновесии.

О направленности этих процессов в почвах и об изменении их при внесении в почву растительных остатков разного состава судили также по соотношению окислительных ферментов полифенолоксидазы и пероксидазы и численности микроорганизмов в почвах.

Обнаружено, что активность полифенолоксидазы в подзоле и дерново-сильноподзолистой почве со вторым гумусовым горизонтом одинакова (табл. 2). Повышенная активность этого фермента характерна для каштановой почвы и выщелоченного чернозема. Внесение растительных остатков, соответствующих данной почве, как правило, заметно повышает активность полифенолоксидазы в большинстве рассматриваемых типов почв, что свидетельствует об усилении в них процесса гумификации.

В почвах других типов растительные остатки подзола чаще всего снижают активность полифенолоксидазы или не влияют на нее. Заметно повышается активность этого фермента при внесении в подзолы растительных остатков с чернозема и каштановой почвы. В выщелоченном черноземе какие-либо растительные остатки, не соответствующие данному типу почв, не оказывают стимулирующего влияния на активность фермента, а следовательно, и процесс гумификации.

Растительные остатки изменяют и активность пероксидазы в почвах. Внесение любых растительных остатков резко увеличивало активность пероксидазы в подзолах. В почвах остальных типов их влияние на активность пероксидазы было выборочно. Это означает, что интенсивность минерализации растительных остатков зависит и от типа почв, и от состава растительных остатков. Наиболее интенсивно этот процесс протекает в подзолах.

Растительные остатки изменяют не только активность ферментов, но и их соотношение, свидетельствующее о преобладании минерализации или гумификации тех или иных растительных остатков в почвах [8]. Так (табл. 3), внесение всех растительных остатков в подзол, кроме остатков с каштановой почвы, ускоряло процессы минерализации и коэффициент соотношения полифенолоксидазы и пероксидазы заметно снижался. В дерново-сильноподзолистой почве исключительно активно минерализовались растительные остатки серой лесной почвы

Таблица 3

Соотношение полифенолоксидазы и пероксидазы в почвах с внесенными растительными остатками

Почва	Контроль	Внесены растительные остатки почвы							
		подзола	дерново-сильноподзолистой	дерново-среднеподзолистой	дерново-слабоподзолистой	дерново-глеевой	серой лесной	чернозем выщелоченного	каштановой
Подзол	0,75	0,75	0,50	0,60	0,30	0,21	0,26	0,55	1,30
Дерново-сильноподзолистая	0,41	0,80	0,50	0,53	0,81	0,82	0,23	0,20	0,50
Дерново-среднеподзолистая	0,65	0,80	0,84	0,78	1,21	0,54	0,50	0,56	0,42
Дерново-слабоподзолистая	0,50	0,30	0,50	0,50	0,50	0,54	0,81	0,22	0,64
Дерново-глеевая	0,46	0,6	0,28	0,50	0,48	0,20	0,33	0,46	0,50
Серная лесная	0,56	1,7	0,63	0,64	0,82	0,51	0,72	0,50	0,35
Чернозем выщелоченный	0,66	0,50	0,50	0,60	0,61	0,69	0,59	0,62	0,21
Каштановая	0,43	0,56	0,62	0,32	0,69	0,51	0,80	0,71	0,98

Таблица 4

Влияние растительных остатков на общую численность микроорганизмов, разрушающих гуминовые кислоты и фульвокислоты в почвах (тыс./г почвы)

Почва	Контроль	Внесены растительные остатки почвы							
		подзола	дерново-сильноподзолистой	дерново-среднеподзолистой	дерново-слабоподзолистой	дерново-глеевой	серой лесной	выщелоченного чернозема	каштановой
Подзол	448	824	2100	2040	4937	2766	1895	1650	1795
Дерново-сильноподзолистая	1544	5824	4321	7465	26528	20706	21334	13604	9030
Дерново-среднеподзолистая	576	1725	21360	18104	5545	1801	33780	15000	1015
Дерново-слабоподзолистая	4532	33120	19322	18172	34571	3946	29962	10325	8524
Дерново-глеевая	5478	7524	46400	4925	4754	6540	9072	2288	4838
Серая лесная	22400	30645	40610	36038	17266	15120	57066	48407	38080
Выщелоченный чернозем	41856	54867	75509	84800	36450	30089	58646	46238	90965
Каштановая почва	7358	13492	7096	9485	79508	12716	13952	10786	9899

и чернозема. В серой лесной почве положительное влияние на процесс гумификации оказали растительные остатки, присущие данному типу почв, и с подзола. Внесение любых растительных остатков в выщелоченный чернозем не изменяло соотношения процессов минерализации и гумификации.

Ход этих процессов тесно связан с деятельностью микроорганизмов. Численность микроорганизмов, растущих на гуминовых кислотах и фульвокислотах при внесении растительных остатков, резко увеличилась во всех почвах, но особенно заметно в подзолах, подзолистых и каштановых (табл. 4). Состав микроорганизмов, разрушающих гумусовые кислоты в почвах, оставался типичным для данного типа почв. В подзолах и подзолистых почвах наиболее активно разрушали гуминовые кислоты бактерии и грибы, в серых лесных почвах, выщелоченном черноземе и каштановой почве преобладали актиномицеты. Возможно, с этим связана и замедленная скорость минерализации гуминовых кислот в серых лесных почвах и черноземах, так как известно, что скорость их минерализации актиномицетами значительно ниже, чем у грибов и бактерий. В целом в генетическом ряду почв численность микроорганизмов, разрушающих гумусовые кислоты, нарастала от подзолов к черноземам.

Сопоставляя численность микроорганизмов, разрушающих гуминовые кислоты и фульвокислоты в исследованных почвах, следует отметить значительное преобладание первых. Влияние растительных остатков на микроорганизмы, разрушающие фульвокислоты, проявилось слабо. Судя по отношению численности микроорганизмов на средах с гуминовыми и фульвокислотами в рассматриваемом ряду почв можно полагать, что в подзолах и подзолистых почвах, где это соотношение равно 1, микроорганизмы предпочитают усваивать фульвокислоты, а в серых лесных, каштановых почвах и выщелоченном черноземе, где это соотношение равно 1,5—2, — гуминовые кислоты.

Численность микроорганизмов, разрушающих гуминовые кислоты и фульвокислоты, увеличивалась лишь при внесении растительных остатков серой лесной почвы, содержащих 50% клетчатки и 8% лигнина. Растительные остатки других почв либо сильно увеличивали число этих микроорганизмов, либо совсем не влияли на него. Это особенно заметно проявилось при внесении растительных остатков дерново-слабоподзолистой и дерново-глеевой почв, содержащих 47—40% лигнина и 14—19% клетчатки. Анализ состава растительных остатков со

Таблица 5

Целлюлазная активность почв (мг глюкозы/г почвы)

Почва	Контроль	Внесены растительные остатки	
		этих почв	серой лесной почвы
Подзол	0,34	0,44	0,42
Дерново-сильноподзолистая	0,62	0,90	0,90
Дерново-среднеподзолистая	1,08	1,116	1,66
Дерново-слабоподзолистая	0,66	0,80	0,96
Дерново-глеевая	0,60	0,98	1,46
Серая лесная	1,82	2,46	—
Чернозем	2,38	2,54	2,60
Каштановая	0,42	0,82	0,64

всех почв позволяет считать, что наиболее интенсивно минерализуются растительные остатки, содержащие 8—14% лигнина и 40—59% клетчатки. Внесение их заметно увеличивает целлюлазную активность почв (табл. 5), обуславливающую более интенсивное разложение целлюлозы растительных остатков и вовлечение метаболитов и плазмы микробов в процесс гумификации.

Рассчитав коэффициент гумификации по соотношению общей численности микроорганизмов, развивающихся на средах с пептоном, крахмалом, целлюлозой (составляющих основную часть углерода растительных остатков) и растущих на гуминовых кислотах и фульвокислотах, мы отметили одну общую тенденцию (табл. 6). Во всех почвах

Таблица 6

Изменение коэффициента гумификации в почве при внесении растительных остатков

Почва	Контроль	Внесены растительные остатки почвы							
		подзола	дерново-сильноподзолистой	дерново-среднеподзолистой	дерново-слабоподзолистой	дерново-глеевой	серой лесной	выщелоченного чернозема	каштановой
Подзол	0,9	0,5	2,3	1,2	1,6	1,9	1,2	1,5	3,6
Дерново-сильноподзолистая	0,9	1,9	0,9	2,4	1,4	4,1	1,4	1,7	2,0
Дерново-среднеподзолистая	0,9	1,8	7,4	5,8	5,4	1,0	1,8	2,1	4,6
Дерново-слабоподзолистая	1,0	2,3	1,9	2,8	1,5	1,5	2,5	2,2	1,2
Дерново-глеевая	1,0	1,6	3,8	2,7	2,9	4,3	6,7	3,0	5,0
Серая лесная	1,2	1,3	4,1	1,6	1,3	1,3	1,7	1,3	1,4
Выщелоченный чернозем	1,2	2,4	1,1	2,0	1,2	1,3	1,9	3,2	1,2
Каштановая	0,9	1,5	1,2	3,0	7,0	1,7	1,9	1,6	3,2

внесение растительных остатков сильнее активизировало развитие микроорганизмов, участвующих в синтезе гумусовых кислот, чем микроорганизмов, разрушающих их. Особенно заметно это проявилось в дерново-среднеподзолистой почве при внесении в нее растительных остатков со всех подзолистых почв. Довольно стабильно соотношение указанных групп микроорганизмов в серых лесных почвах и черноземах.

Все сказанное позволяет предполагать, что растительные остатки изменяют соотношение процессов минерализации — гумификации в почвах, хотя какого-либо накопления гумусовых кислот, определяемого биохимическими методами, и не обнаружено.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
7/IX 1975

1. Александрова Л. Н. 1972. Процессы гумусообразования в почве.— Тр. Ленингр. с.-х. ин-та, 142, 26—82.
2. Кононова М. М., Бельчикова Н. П. 1963. Ускоренный метод определения состава гумуса минеральных почв.— В кн.: Органическое вещество почвы. М. 314 с.
3. Тюрин И. В. 1966. Вопросы генезиса и плодородия почв. М. 288 с.
4. Крючков В. А. 1967. Актиномицеты почв Среднего Зауралья.— Автореф. канд. дис. Свердловск. 23 с.
5. Галстян А. Ш. 1974. Ферментативная активность почв Армении. Ереван. 275 с.
6. Тюрин И. В. 1965. Органическое вещество почв и его роль в плодородии. М. 320 с.
7. Кленов Б. М. 1972. Природа органического вещества дерново-подзолистых почв со вторым гумусовым горизонтом Томского Приобья. Новосибирск. 24 с.
8. Чундерова А. И. 1970. Активность полифенолоксидазы в дерново-подзолистых почвах.— Почвоведение, № 7, 22—28.

N. N. Naplekova, B. M. Klenov

PROCESS OF HUMIFICATION AS INFLUENCED BY PLANT RESIDUES

As a result of humification of above-ground part of motley grass of different soil types during six months it has been revealed that ratio did not change in the humic acids — fulvic acid systems. The changes in the activity of oxidative enzymes has been observed when applying plant residues. Plant residues which contain 8—14% lignins and 40—60% cellulose have been determined to mineralize most intensively. Coefficients of humifications indicate intensive development of microorganisms forming soil humus acids.

УДК 631.437.31

П. С. ПАНИН, А. М. ШКАРУБА

КОНДУКТОМЕТРИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДИНАМИКИ ВЫМЫВАНИЯ СОЛЕЙ ПРИ ПРОМЫВКАХ ПОЧВ

Показана возможность наблюдения за движением солей при промывках почв в лабораторных и полевых условиях путем измерения электропроводности [ЭП] с использованием бронзовых посеребренных электродов. Коэффициент корреляции между ЭП почвы и минерализацией фильтрата равен 0,97—0,98, а между ЭП почвы и солесодержанием в ней 0,92—0,98.

Определение засоленности почв в процессе промывок — одна из сложных задач в мелиоративных исследованиях и в практике мелиорации засоленных земель. Наиболее широко применяемые приемы установления динамики вымывания солей из почвенной толщи основаны на моделировании промывок почв в насыпных колонках или в мелко- и крупногабаритных полевых монолитах, позволяющих строго учитывать количество профильтровавшейся воды, отбирать и подвергать химическому анализу дробные пробы фильтратов [1—4]. Такой прием дает возможность следить за вымыванием солей из всей толщи насыпной колонки или монолита. Определение же изменений засоленности почв в любом горизонте возможно только при заключении его в самостоятельную колонку, как это делала В. В. Спенглер [1], или в монолиты — по методу О. А. Грабовской [2]. Применение электрометрии

для раскрытия динамики и кинетики солеотдачи позволяет в лабораторных и полевых условиях «заглянуть в глубь» почвенной толщи, не нарушая ее сложения и не прерывая промывок.

Электропроводность (ЭП) промываемых засоленных почв в насыпных колонках и монолитах с использованием разных электродов измерялась многими исследователями [5—9]. Однако в опубликованных работах недостаточно полно раскрыта связь ЭП почвы с динамикой солеотдачи, не выяснены коэффициенты корреляции между минерализацией фильтрата и ЭП почвы, что сдерживает широкое применение кондуктометрии при мелиоративных исследованиях.

Для выяснения возможности наблюдения за динамикой выщелачивания солей в промываемых почвах по изменению ЭП и оценки точности этого метода были проведены специальные лабораторные и полевые опыты.

Задача лабораторного опыта заключалась в выявлении соотношения между удельной электропроводностью промываемой засоленной почвы и минерализацией фильтрата. С этой целью в трех полиэтиленовых трубках диаметром 7 см и высотой 25, 50 и 100 см (рис. 1) монтировались электроды (1—1'; ... 7—7') из посеребренной бронзы ($\varnothing=3$ мм), которые через провода и двухплатный переключатель соединялись с измерительным прибором — мостом переменного тока Р-577. Электроды монтировались в трубках с учетом возможности измерения ЭП почвы в горизонтальном плане и по вертикальному профилю колонок.

Трубки с электродами загружались сильнозасоленной супесчаной почвой (табл. 1), просеянной через сито с отверстиями в 2 мм. Затем подготовленные колонки промывались дистиллированной водой. В процессе промывок почва полностью насыщалась влагой, и ее ЭП в основном зависела от концентрации солей в растворе и температуры среды [8].

Сопротивление почв измерялось на частоте переменного тока 1000 Гц. Для пересчета сопротивления в удельную электропроводность почвы (УЭП) по 0,1 н. раствору KCl определялась постоянная колонок — А, см⁻¹. В процессе промывок дробными порциями отбирался фильтрат на анализ. Первое измерение сопротивления проводилось в момент начала фильтрации раствора и отбора начальной пробы для анализа. ЭП между горизонтально и вертикально расположенными электродами измерялась по мере увеличения объема фильтрата (Q).

В результате эксперимента выяснилось следующее. Концентрация солей в первых пробах фильтратов достигала 131—171 г/л, а начальная ЭП почв в нижних горизонтах составляла $(98,5—179) \times 10^{-4}$ ом⁻¹ см⁻¹. К тому времени, когда через колонки профильтровалось около трех объемов воды, равных полевой влагоемкости почв, концентрация солей в фильтратах снизилась до 6,7—7,0 г/л, а электропроводность — до $(22,4 \div 8,6) \times 10^{-4}$ ом⁻¹ см⁻¹ (табл. 2). Пониженные значения ЭП почвы

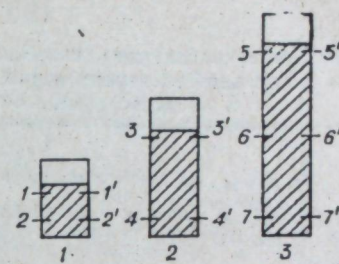


Рис. 1 Колонки с засоленной почвой (заштриховано) и смонтированными электродами (1—1', ... 7—7'). Высота колонок: 1 — 25 см; 2 — 50; 3 — 100 см.

Таблица 1

Характеристика колонок и исходных свойств почв

Колонка	Мощность слоя почвы, см	Плотность, г/см ³	НВ (П), л	Расстояние между электродами, см	Содержание солей в почве, %	
					до промывки	после промывки
1	25	1,31	0,550	20	3,42	0,118
2	50	1,32	0,900	40	3,42	0,119
3	100	1,44	1,625	2×40	3,42	0,111

ная ЭП почв в нижних горизонтах составляла $(98,5—179) \times 10^{-4}$ ом⁻¹ см⁻¹. К тому времени, когда через колонки профильтровалось около трех объемов воды, равных полевой влагоемкости почв, концентрация солей в фильтратах снизилась до 6,7—7,0 г/л, а электропроводность — до $(22,4 \div 8,6) \times 10^{-4}$ ом⁻¹ см⁻¹ (табл. 2). Пониженные значения ЭП почвы

Таблица 2
Изменение концентрации солей в фильтрате и удельной электропроводности почв в процессе промывок

Колонка	Профиль- траловость воды, ед. НВ (П)	Концентрация фильтрата в начале и пос- ле промывок, г/л	Удельная ЭП почвы в начале и после промыв- ки, $\text{ж} \cdot 10^{-4} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$
1	3,2	131,6—7,0	100—12,6
2	3,0	171,1—6,7	179—22,4
3	3,0	161,1—6,7	98,5—8,6

* Для электродов 2—2'; 4—4'; 7—7'.

вы можно установить, что основная масса солей выносятся из отдельных горизонтов различными объемами воды. Например, верхние слои почвы рассоляются при промывной норме 0,8—1,5 П, а нижние — 2,5—3,5 П (рис. 2, а, б, в).

Процесс рассоления почв не одинаково интенсивен во всех горизонтах профиля: верхние горизонты подвергаются более значительному

в колонке 3, по всей вероятности, объясняются большей плотностью почвы (см. табл. 1).

На рис. 2 (а, б, в) приведены зависимости ЭП почвы ($\bar{x}$) и концентрации солей в фильтрах (С) от объема профильтровавшейся воды (Q_a) для всех трех колонок (номера кривых соответствуют электродам, между которыми измерялось сопротивление).

Соли, вымытые водой из верхних слоев почвы, переносятся с раствором в нижние части колонок, что и вызывает увеличение ЭП почвы в том же направлении. По ЭП поч-

рассолению, чем нижние, что подтверждается расположением кривых (например, 1—1' и 2—2') в порядке увеличения величин ЭП от верхних горизонтов к нижним (рис. 2, а, точки 1—2).

На рис. 2, г дана усредненная зависимость концентрации солей в фильтрах и ЭП почвы (между электродами 1—2'; 3—4'; 6'—7') от количества профильтровавшейся воды Q_a . Кривые построены по данным измерений в трех колонках. Из графика следует, что независимо от высоты колонок ЭП профилей изменяются соответственно концентрации солей в фильтрах.

В табл. 3 приведены коэффициенты корреляции между концентрацией солей в фильтрах и ЭП почв в различных колонках. Наиболее сильная связь (0,97—0,98) установлена между минерализацией фильтратов и ЭП нижних слоев почв во всех колонках. Коэффициент детерминации для нижних профилей почвы равен 0,95—0,96. Следовательно, только 5—4% изменений в ЭП обусловлено не изменениями концентрации солей в фильтрах, а определяется свойствами почв и другими факторами.

Для верхних слоев промываемых почв эта связь выражена меньше (0,90). Снижение коэффициента корреляции в этом случае обусловлено разной высотой колонок и, следовательно, большим расстоянием верхних электродов от нижних слоев, из которых вытекает минерализованный фильтрат, используемый для сравнения.

Метод наблюдения за изменением засоленности промываемой почвы по ее ЭП, проверенный на лабораторных моделях, испытан на небольшой площадке в полевых условиях. Изучение динамики солеотдачи по изменению ЭП почвы в полевых условиях проведено в сентябре—октябре 1973 г. в Сарыбалыкском совхозе (Центральная Бараба).

Площадка (12 м²) высокостолбчатого солонца с сульфатно-натриевым засолением вскапывалась на глубину 20 см, затем вносился гипс из расчета 40 т/га и производилось повторное перекапывание. На расстоянии 3 м друг от друга бурились две скважины, в них вводились специальные зонды с электродами, расположенными на глубине 10, 25, 50, 75, 100, 140, 175 см от поверхности. Электроды монтировались вместе с термодатчиками для учета изменений температуры почвы. Сопротивление почвы измерялось специальным переносным прибором на частоте переменного тока 1000 Гц перед подачей на площадку воды, после ее полного впитывания и через сутки. Для сравнения брались результаты измерений ЭП почвы, полученные через сутки после полива. Промывка гипсованного солонца велась дробными и неравными порциями от 500

Таблица 3
Коэффициенты корреляции между ЭП почв и концентрацией солей в фильтрах

Электроды	Коеф. корреляции	Электроды	Коеф. корреляции	Электроды	Коеф. корреляции
1—1'	0,939	2—2'	0,968	1—2'	0,987
3—3'	0,878	4—4'	0,992	3—4'	0,986
5—5'	0,926	7—7'	0,965	5—6'	0,970
5—5'	0,926	7—7'	0,965	6'—7'	0,985

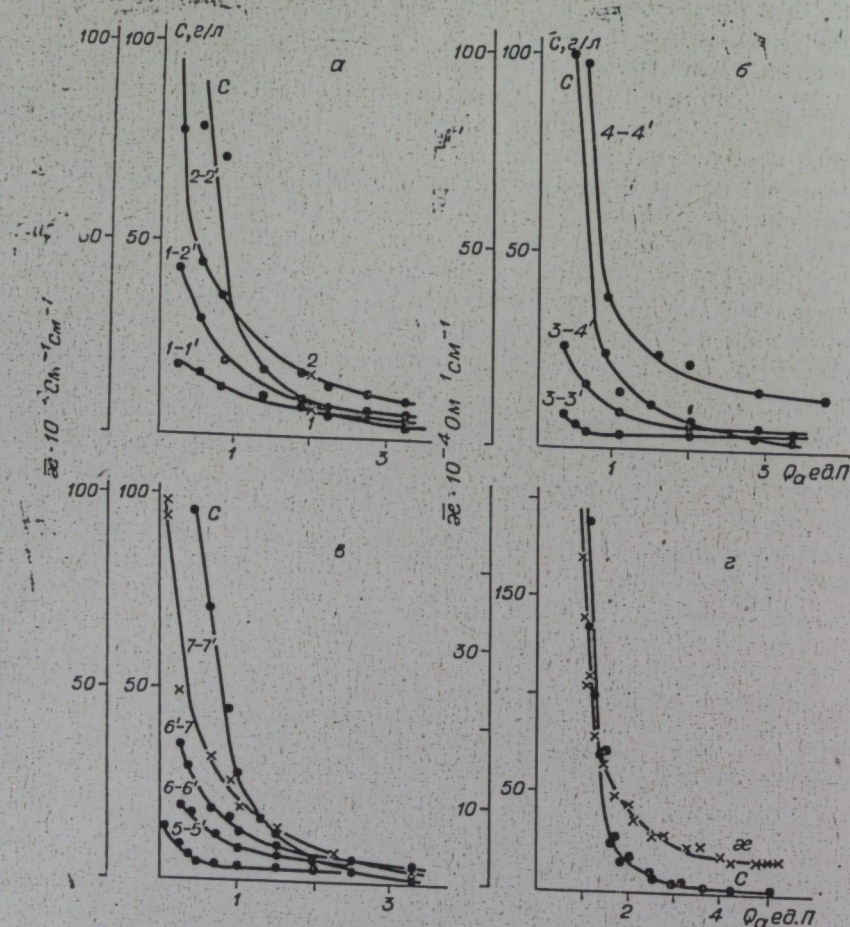


Рис. 2. Зависимость удельной ЭП почвы ($\bar{x}$) и концентрации солей в фильтрах (С) от объема профильтровавшейся воды (Q_a): а) колонка 1; б) колонка 2; в) колонка 3; г) усредненная зависимость удельной ЭП почвы и концентрации солей (С) в фильтрах от объема профильтровавшейся воды (Q_a) по всем колонкам (между электродами 1—2'; 3—4'; 6'—7').

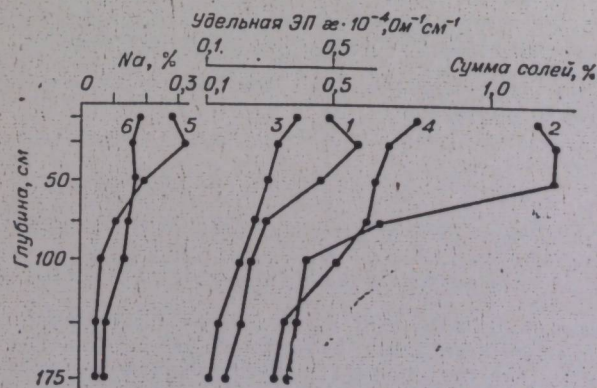


Рис. 3. Изменение ЭП (1, 3), суммы солей (2, 4) и содержание Na (5, 6) в почвах в результате промывок.

1, 2, 5 — до промывки; 3, 4, 6 — после промывки.

до 1500 м³/га с перерывами в подаче воды от 2 до 10 дней. Общее количество залитой воды составило около 6000 м³/га. Для изучения изменения содержания солей в горизонтах почвы брались образцы в начале и в конце промывки.

На рис. 3 даны кривые изменения ЭП почвы по глубине, а также кривые содержания солей и Na в почве по тем же глубинам. Кривые ЭП изменяются сопряженно с кривыми суммы солей в почве и содержания в ней Na, определенного в водных вытяжках при отношении почвы к воде 1:5. Коэффициенты корреляции между ЭП и суммой солей в почве в начале (кривые 1, 2) и в конце промывок (кривые 3, 4) равны 0,97 и 0,92 соответственно. Аналогичные коррелятивные связи получены и по содержанию Na: 0,98 в начале промывки (кривая 5) и 0,92 в конце (кривая 6). Как следует из графика, значительно рассолонцевался по сравнению со слоем 75—175 см верхний горизонт почв до глубины 75 см. Наблюдения за распределением солей в почвенном профиле по изменению ЭП показали очевидное соответствие между общим содержанием солей и Na с ЭП почвы. Ход кривых ЭП почвы ниже 75 см не полностью согласуется с изменением солесодержания на этих глубинах, что требует дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

По изменению ЭП почвы в условиях высокой постоянной влажности можно следить за динамикой солей в почвенных колонках, монолитах и на производственных площадках. Ошибка в определении изменения солесодержания в почве по величине её ЭП в основном не превышает 4—5%.

Кондуктометрический метод наблюдения за рассолонением почв при промывках позволяет установить основные закономерности процесса выщелачивания солей из почв. Он более оперативен и позволяет охватывать наблюдениями большие объемы почвы, чем традиционные методы.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
5/VII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Спенглер В. В. 1950. Выщелачивание солей при промывке засоленных почв.— Гидротехника и мелиорация, № 11, 54—70.
2. Грабовская О. А. 1961. Процессы рассолонения почв долины Южного Таджикистана при мелиорации.— Тр. АН ТаджССР, X, 272.
3. Панин П. С. 1960. К вопросу подвижности отдельных солей в процессе промывок почв. Тр. АзНИИГиМ (Баку), № 3, 43—54.
4. Панин П. С. 1963. Солеотдача хлоридно-засоленных почв при промывках.— Почвоведение, № 11, 86—96.
5. Мокаду Р., Залтон Е. 1963. Движение солей в песчаных колонках в условиях ненасыщенности.— Реф. ж., Почвоведение, № 1.
6. Аль-Дегестан-Зейд. 1966. Опыт промывки глинистого сульфатного солончака дельты Терека.— Вестник МГУ, № 5, 102—111.
7. Аль-Али-Фоттах. 1966. Некоторые закономерности распределения солей в почве при капиллярном передвижении растворов.— Вестник МГУ, № 6, 111—117.
8. Маргулис В. Ю., Муратова В. С., Мотузов В. Я. 1968. Быстрый способ контроля качества промывки.— Хлопководство, № 10, 33—38.
9. Яницкий П. 1969. Почвы содового засоления и их мелиорации.— Матер. Междунар. симпозиума по мелиорации почв содового засоления. Ереван. с. 131—141.

P. S. Panin, A. M. Shcharuba

ELECTRICAL CONDUCTIVITY DETERMINATION OF MOVEMENT OF SALT WHEN WASHING THE SOILS

It was shown was possibility to observed the movement of salt when wathing the soils under laboratory and field conolitions by means of measurement the electrical conductivity of the soil by silver-plated bronze electodes.

A correlation coefficient between the electrical conductivity of the soil and filtrate water solinity is 0,97—0,98 and between the electrical conductivity of the soil and soil salinity is 0,92—0,98.

УДК 582.343(571.63)

Л. В. БАРДУНОВ, В. Я. ЧЕРДАНЦЕВА, А. Г. ОЛИНОВИЧ

HOMALIADELPHUS DIX. ET P. VARDE — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ МХОВ СССР РОД

Сообщается о находке ранее не отмечавшегося в пределах СССР представителя рода *Homaliadelphus* и приводится описание найденного вида, считавшегося до сих пор эндемом Японии.

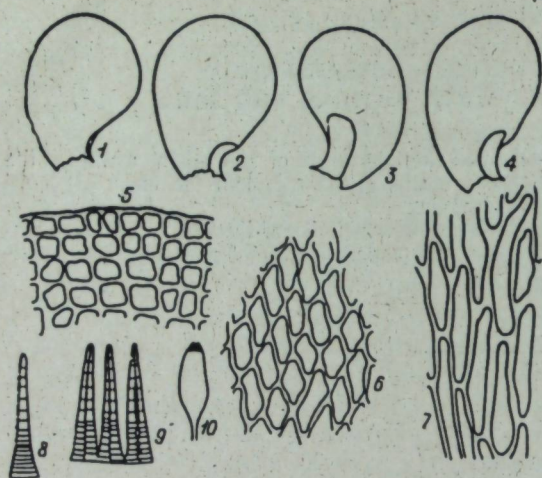
Во время бриологических исследований в Южном Приморье осенью 1974 г. был собран мох, оказавшийся представителем рода *Homaliadelphus* Dix et P. Varde (сем. *Neckeraceae*), ранее в Советском Союзе не отмечавшегося. Этот род был выделен из рода *Homalia* Brid. главным образом на основании различий в строении спорогона. *Homaliadelphus* отличается от рода *Homalia* двудомностью, волосистым колпачком, гладкими зубцами наружного перистомы [1]. В работе [1] авторы характеризуют перистом *Homaliadelphus* как простой. Однако позднее выяснилось, что он имеет слабо развитый внутренний перистом [2]. З. Ивацуки [3] основным признаком рода считает наличие с брюшной стороны листа небольшой лопасти, подобной тому, что встречается у некоторых печеночников, имеющих складчато-двулопастные листья с маленькой верхней лопастью.

Г. Диксон и П. Вард, описавшие род, назвали его вначале *Homaliopsis*, но затем из-за номенклатурных требований (название оказалось гомонимом) его пришлось переименовать [4].

Род *Homaliadelphus* представлен 3 видами, из которых 2 — чисто восточноазиатские, а один имеет восточноазиатскую и североамериканскую разновидности [3].

Приводим описание собранного в Приморье вида. Поскольку наш образец стерилен, описание и изображение спорогона заимствованы из литературы [5], а сведения о мужских растениях взяты из [4].

Homaliadelphus laevidentatus (Okam.) Iwats.— *Neckera laevidentata* Okam.— *Homaliadelphus targionianus* (Mitt.) Dix. et P. Varde var. *laevidentatus* (Okam.) Nog. Внешне похож на представителей рода *Homalia*. Дерновинки рыхлые, зеленые, чуть блестящие. Стебель распростертый, прижимающийся к субстрату, до 10 (12) см длиной, густо перистоветвящийся, на срезе овальный, без центрального пучка. Ветви прямые, большей частью направленные вверх, 0,5—1,0 (1,5) см высотой, нередко с веточками второго порядка. Листья четырехрядные, ясно двусторонне отстоящие, стеблевые и веточные одинаковые, но стеблевые почти в два раза мельче, из стянутого основания широко обратнойце-



Homaliadelphus laevidentatus:

1—4 — листья ветвей первого порядка; 5 — клеточная сеть верхушки листа; 6 — клеточная сеть середины листа; 7 — клеточная сеть середины основания листа; 8 — зубец перистомы с брюшной стороны; 9 — часть перистомы со спинной стороны; 10 — открытая коробочка (8—10 — по Ш. Окамура [5]).

но-продолговатая или продолговатая, 1,2—1,5 мм длиной, с короткой шейкой, каштановая. Клетки экзотеция квадратные или прямоугольные, самые верхние ряды поперечно-прямоугольные. Зубцы наружного перистомы линейно-ланцетные, в основании слившиеся, по всей длине гладкие, желтоватые или почти гиалиновые. Внутренний перистом не обнаружен, возможно, отсутствует или же слабо развит. Споры 15—20 мк в диаметре, зеленые, гладкие. Двудомный, но мужские растения живут на женских листьях. Стебель мужских растений до 1 мм высотой (см. рисунок).

Приморский край, Партизанский район, горный массив Лозовый, около 300 м над ур. м., известняковые скалы южной экспозиции, на поверхности камней в нишах, 12 сентября 1974 г.

Homaliadelphus laevidentatus ранее был известен только в Японии, на островах Хонсю и Сикю [4, 5].

Сибирский институт физиологии и биохимии растений
СО АН СССР,

Иркутск,

Биолого-почвенный институт

ДВНЦ АН СССР,

Владивосток,

Иркутский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступила в редакцию
4/IX 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Dixon H. N. 1928. *Homaliopsis* Dix. and P. de la Varde, Gen. Nov. Muscorum. — Ann. Bryol., 1, 48—49.
2. Noguchi A. 1950. A review of the Leucodontineae and Neckerineae of Japan, Loo Choo and Formosa, III. — J. Hattori Bot. Lab., 4, 1—48.
3. Iwatsuki Z. 1958. Review of the genus *Homaliadelphus*. — The Bryologist, 61, 1, 68—78.
4. Dixon H. N. 1931. *Homaliadelphus* Dix. et P. de la Varde, nov. nom. — Rev. Bryol., IV, 3, 142.
5. Okamura Sh. 1915. Contributiones novae ad floram Bryophyton Japonicam. — J. Coll. Sci. Imp. Univ. of Tokyo, 36, 7, 1—51.

L. V. Barbunov, V. Ya. Tcherdantzeva, A. G. Olinovitch

HOMALIADELPHUS DIX. ET P. VARDE, A GENUS NEW TO THE MOSS FLORA OF THE USSR

A genus *Homaliadelphus* is reported for the first time from the USSR. Description and icon of *Homaliadelphus laevidentatus* are given.

УДК 581.9(571.53)

Г. А. ПЕШКОВА

К ВОПРОСУ О БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРАНИЦАХ ДАУРИИ

Рассматривается история вопроса о границах Даурии. Термин «Даурия» был введен Н. С. Турчаниновым для обозначения лесостепной территории Сибири, расположенной к востоку от Яблонового хребта. Со временем объем понятия был расширен и под Даурией стали понимать лесостепи всего Южного Забайкалья (в том числе и Бурятии). На основании фактов, приведенных в ботанической литературе, автор считает необходимым восстановить первоначальные границы Даурии и рекомендует избегать применения этого термина к территориям, расположенным западнее Яблонового хребта.

Термин «Даурия» появился в ботанико-географической литературе с выходом в свет работы Н. С. Турчанинова [1]. Специально вопросам районирования Н. С. Турчанинов не занимался, но для указания распространения растений в своей «Flora baicalensi-dahurica» он разделил район, охваченный им при флористических исследованиях, на 3 крупных участка. Перевод полного заглавия его труда дает ясное представление об этом разделении: «Байкало-Даурская флора, или описание растений в районах Пред- и Забайкалья, а также в Даурии дико произрастающих». Предбайкальем Турчанинов обозначал бывшую Иркутскую губернию, под Забайкальем он понимал пространство между Байкалом и Яблоновым хребтом. Территорию, расположенную к востоку от Яблонового хребта, Н. С. Турчанинов назвал Даурией, обратил внимание на большое своеобразие ее флоры и привел большой список видов, не встречающихся к западу от Яблонового хребта.

К. Ф. Ледебур [2], впервые осуществивший разделение России на флористические районы, территорию всей Сибири разбил на 4 крупных выдела: 1) Алтайская Сибирь охватывала бассейн р. Оби и верховья р. Енисея; 2) Байкальская Сибирь занимала верховья р. Лены и Витима, а также бассейны р. Селенги (в нижнем течении) и Ангары (в верхнем и среднем течении), западная граница Байкальской Сибири проходила около 100° в. д.; 3) Восточная Сибирь простиралась на восток и северо-восток от Байкальской Сибири, охватывая бассейн р. Лены ниже устья р. Витима; 4) Даурия принадлежала к области стока тихоокеанского бассейна и обнимала бассейн верховий р. Амура (Шилки и Аргунь).

Н. И. Кузнецов, опубликовавший в 1912 г. проект ботанико-географического районирования [3], взял за основу зональное распределение растительности, соответственно чему выделил в Сибири 4 области: арктическую, альпийскую, лесную и степную. На территории современной Средней Сибири к степной области он относил только заябловую

степную провинцию Даурии, тогда как степи Иркутской области и бассейна р. Селенги вошли в границы лесной провинции Восточной Сибири.

П. Н. Крылов [4] произвел подробное и обстоятельное для своего времени районирование Сибири. Степные участки Приангарья и по левому берегу бассейна р. Селенги он отнес к Алтае-Саянской провинции, а правобережье р. Селенги и территорию, прилегающую к Байкалу с востока, считал частью Даурии. Таким образом, он расширил по сравнению с Турчаниновым, Ледебуром и Кузнецовым, границы Даурии до восточных побережий Байкала.

В. Л. Комаров в 1922 г. [5] дал свое ботанико-географическое районирование Сибири. Не могу не привести отрывка из этой работы, где он обсуждает вопрос о целесообразности выделения Даурии:

«Принимать ли особую даурскую область? Ледебур придавал это наименование Восточному Забайкалью, т. е. той его части, которая лежит восточнее Яблонового хребта, уже в бассейне р. Амура. Н. Турчанинов в своей «Байкало-Даурской флоре» приводит 136 видов, не встречающихся западнее хребта, т. е. растущих только в Даурии; это число составляет более 9% всей его флоры и, понятно, достаточно для обоснования особой области. Однако в этом списке преобладают растения маньчжурской флористической области, имеющие здесь свою западную границу, в том числе такие, которые, встречаясь в Европейской России, исчезают на всем пространстве континентальной Сибири, чтобы появиться вновь вблизи моря. Таковы ландыш, *Thalictrum aquilegifolium* и др. Даурия Турчанинова и Ледебура принадлежит к подзоне лесостепи, и пространство, занятое здесь лесом и лесными растениями, весьма значительно. Особо типичных и свойственных только этой области растений нет вовсе. Единственный выход к спасению уже укоренившегося в науке термина — это охарактеризовать даурскую флористическую область как переходную, как область, в пределах которой приближение к океану вызывает постепенное накопление растений, сконцентрированных и достигающих полного своего развития лишь далее, в области, которую мы выделили как область корейского кедра и маньчжурского ореха. Наиболее характерным ее деревом является даурская или черная береза» [5, с. 116—117].

В итоге вместо лесостепной области Даурии в том смысле, который вкладывают в это понятие Турчанинов и Ледебур, он выделяет леса Даурии как особую флористическую область, а степные и лесостепные участки на юге современных Читинской области и Бурятской АССР относит к одной области — степям Забайкалья.

Районирование В. Л. Комарова, которому следовали почти все ботаники, было принято во многих проектах ботанико-географического районирования. Правда, при этом за лесостепными и степными территориями оставили прежнее наименование Даурия, а за таежными районами сохранили название Забайкалье. Так, к I тому «Флоры СССР», который редактировал В. Л. Комаров, приложена схема районирования территории СССР. На ней пространство, занятое степями и лесами, от Байкала на западе до устья р. Амура на востоке отнесено к одному району — Даурии. На западе эта территория граничит с Ангара-Саянским районом, к которому принадлежат хр. Хамар-Дабан и западное побережье Байкала.

А. В. Куминова [6], исследовавшая степи Читинской области и Ольхонского района, пришла к выводу, что они родственны по составу флоры, в связи с чем расширяет границы Даурии и относит к ней хребты Хамар-Дабан и Прибайкальский. Но она также признает, что степные и лесостепные участки Южного Забайкалья, хотя и близки между собой, но имеют и существенные различия. На основании этого А. В. Куминова, наряду с другими лесными округами, выделяет два

степную провинцию Даурии, тогда как степи Иркутской области и бассейна р. Селенги и 2) Нерчинскую Даурию, к которой относит степные пространства южной части Читинской области. Степи обоих округов Даурии А. В. Куминова считает очень близкими к Монгольским и объединяет их в единый Даурско-Монгольский центр происхождения нагорной степной флоры.

Идеи А. В. Куминовой получили дальнейшее развитие в трудах Е. М. Лавренко [7—12]. Степи Южного Забайкалья он относит к Центрально-Азиатской, или Даурско-Монгольской, подобласти, где они входят в Даурско-Монгольский блок провинций (в ранних работах — Даурско-Монгольской провинцию) и принадлежат в большей своей части к Хангайско-Даурской горно-лесостепной провинции и частично (крайний юг Восточного Забайкалья) к Монгольской степной провинции. Даурия, в понимании Е. М. Лавренко близка, к Хангайским степям, и границы Хангайско-Даурской провинции отодвигаются далеко на запад от Яблонового хребта. Однако степные острова внутри лесной зоны Е. М. Лавренко справедливо относит к лесным провинциям, хотя некоторые авторы настаивают на включении их в состав соответствующих провинций степной области.

Так, В. В. Ревердатто [13, 14] считает необходимым отнести к Даурско-Монгольской степной провинции Хакасско-Минусинский степной остров.

В. Б. Куваев [15], настаивая на выделении Забайкалья в качестве особой ботанико-географической единицы, степные участки этой территории относит к двум провинциям: Даурско-Хангайской горно-лесостепной и Даурско-Монгольской степной. Районирование степей В. Б. Куваева близко к районированию Е. М. Лавренко, но в отличие от последнего Куваев включает степи Иркутско-Черемховской равнины и верхний р. Лены до с. Качук в Даурско-Хангайскую провинцию. Эти степные острова, несомненно, являются интразональным инклавом в лесной области и территориально принадлежит к ней, хотя по составу флоры и близки к расположенным южнее степным провинциям.

Следуют Е. М. Лавренко в понимании границ Даурии М. Г. Попов [16], Л. В. Шумилова [17], М. А. Решиков [18] и др., несколько конкретизируя границы подчиненных выделов.

Из изложенного видно, что первоначальные узкие границы Даурии в понимании Н. С. Турчанинова и К. Ф. Ледебура, начиная с работ П. Н. Крылова [4] и В. Л. Комарова [5], постепенно стали все расширяться на запад. Между тем существенное значение имеют более тесные связи Даурии с восточными районами, в частности с Маньчжурией, которые отмечал еще В. Л. Комаров, но они почему-то игнорировались, правда, не всеми исследователями.

В. Н. Сукачев [19] считал, что западная граница Даурии проходит по Яблоновому хребту. Составленная им карта районов для «Флоры Забайкалья» дает наглядное представление о границах Даурии и Бурятии. Бурятней он обозначил территорию Бурятской республики по ее границам на 1929 г. Даурия В. Н. Сукачева полностью совпадает с Даурией Н. С. Турчанинова.

Б. П. Колесников [20, 21] на основании большого фактического материала дал описание растительности Суйфуно-Ханкайской равнины, обратив особое внимание на обилие в ее составе ксерофитов и группировок степного характера. Он выявил, что подавляющее большинство степных растений, в том числе эдификаторы степных и остепненных ценозов, представлены теми же видами, которые входят в состав степных ценозов Забайкалья, Северо-Восточной Монголии и Западной Маньчжурии. На этом основании при геоботаническом районировании советского Дальнего Востока он выделил Суйфуно-Ханкайскую равнину в особый лесостепной геоботанический округ, являющийся, как он считает,

восточной окраинной обширной Даурско-Маньчжурской лесостепной провинции.

Такого же взгляда придерживается и Г. Э. Куренцова [22—24], много лет посвятившая изучению растительности Приханкайской равнины и окружающих предгорий. Она считает неудачным термин «монголо-даурские» элементы флоры, так как они «распространены не в Центральной Монголии и Даурии, а лишь в их восточных частях, и главным образом в Северо-Восточном Китае. К этой группе относятся такие степняки, как шибжа сибирская, шлемник байкальский, горец и лазурник раскидистые и многие другие. Поэтому более правильно было бы их именовать не «монголо-даурскими», а «северо-китайскими» или «дауро-маньчжурскими» элементами и таким образом считать, что «маньчжурскую флору», выделенную В. Л. Комаровым, составляют не только мезофитные лесные элементы, но и ксерофитные степные» [23, 29].

С. Данерт с соавт. [25] описали растительный покров Северо-Восточного Китая (Маньчжурии) и Внутренней Монголии. К работе приложена карта флористических округов исследованной области. Степная территория Маньчжурии, по мнению этих авторов, является переходной между маньчжурским и даурским флористическими округами. Внутренняя Монголия относится к особому монгольскому округу. Следует заметить, что округа в понимании этих исследователей соответствуют провинциям, а в некоторых случаях даже областям (например, восточно-сибирский округ) в понимании советских ученых. Таким образом, исследователи Маньчжурии, как и дальневосточные ученые, приходят к выводу о близости даурской (имеется в виду только восточная часть Забайкалья) и маньчжурской степной флоры и значительных отличиях даурской флоры от смежной монгольской.

К числу сторонников ограничения Даурии рамками заяблоновой части лесостепного Забайкалья и объединения ее со степями Маньчжурии и Северо-Восточной Монголии в единую Даурско-Маньчжурскую, или Маньчжурско-Даурскую, лесостепную провинцию принадлежит и автор этой статьи [26—28]. В пользу проведения границы по Яблоновому хребту можно привести такой довод: здесь проходит граница двух основных лесообразующих пород — лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина (даурской). Еще В. Л. Комаров [5] считал эту границу очень важной. Так он пишет: «... кроме зональных линий, отграничивающих тундру, тайгу и степь с их подразделениями, выделяются еще три линии. Первой и важнейшей из них я считаю линию, косо идущую с северо-запада на юго-восток и отграничивающую области распространения сибирской и даурской лиственницы. На запад от нее — царство сибирского кедра и сибирской лиственницы — с елью, как обычным спутником тайги. На восток все эти деревья быстро выклиниваются или совершенно исчезают, или становятся редкостью, как ель. Зато появляется характернейшее новое растение — карликовый кедр, или кедровник» [5, с. 121]. Эта линия может служить основной, как считает В. Н. Васильев [29], для разделения единой Евразийской хвойнолесной области на две: Европейскую и Восточно-Сибирскую. Эта же линия должна быть главной и при разделении единой Евразийской степной области на подчиненные единицы — подобласти, блоки провинций или провинции. Различия между смежными районами Юго-Восточного Забайкалья (Даурии) и Юго-Западного Забайкалья (Бурятии), как уже указывалось [28], весьма существенны, поэтому лесостепные районы Бурятии должны относиться к Алтае-Саянской провинции (или блоку провинций) Евросибирской хвойно-таежной области, а лесостепь Даурии принадлежит к Маньчжурско-Даурской провинции (или блоку провинций) Восточно-Азиатской под-области Евразийской степной области.

Представляет интерес недавно опубликованное А. Л. Тахтаджяном флористическое районирование суши [30]. Территория Байкальской Си-

бири принадлежит, по его мнению, к двум подцарствам Голарктики: бореальному и древнесредиземноморскому. Бореальное подцарство представлено на нашей территории двумя областями: Циркумполярной, или Евросибирско-Канадской (лесные провинции Средне-Сибирская, Алтае-Саянская и Забайкальская), и Восточно-Азиатской (на нашу территорию заходит только одна провинция этой области — Маньчжурская). Степные острова Предбайкалья А. Л. Тахтаджян относит к Средне-Сибирской провинции. Степи южной части Бурятии принадлежат к Алтае-Саянской провинции. Степные острова Баргузинского района входят в состав Забайкальской провинции. Лесостепная часть Юго-Восточного Забайкалья, или Даурия, в понимании Н. С. Турчанинова и К. Ф. Ледебера, является частью Маньчжурской провинции Восточно-Азиатской подобласти. Крайний юг Читинской области, который всеми исследователями выделялся в особую Монгольскую степную провинцию, А. Л. Тахтаджян относит к древнесредиземноморскому подцарству Голарктики, ее Ирано-Туранской области, Центрально-Азиатской подобласти и Монгольской провинции.

Таким образом, лесные и лесостепные территории А. Л. Тахтаджян объединяет в бореальное подцарство, а чисто степные и пустынные относит к древнесредиземноморскому подцарству Голарктики. Е. М. Лавренко придерживается иных принципов: он выделяет Древнее Средиземье в отдельный субдоминион Голарктики и относит к нему лесостепные, степные и пустынные территории. Древнее Средиземье он разделяет на 3 области: Сахаро-Гобийскую пустынную, Евразийскую степную и Средиземноморскую гемиксерофитную, или вечнозеленолесную.

Нам более импонирует разделение Е. М. Лавренко, в котором степные и лесостепные участки относятся к одной области, его мы и придерживались в своих работах. Однако наше разделение Байкальской Сибири на провинции, если отвлечься от их субординации, разной у Е. М. Лавренко и А. Л. Тахтаджяна, почти полностью совпадает с разделением А. Л. Тахтаджяна.

Хочется обратить внимание на следующий факт. Даурия в районировании А. Л. Тахтаджяна отнесена к Маньчжурской флористической провинции. Более того А. Л. Тахтаджян отмечает, что «некоторые ботаники выделяют лесостепные и степные участки Маньчжурской провинции в самостоятельную Даурскую, или Даурско-Маньчжурскую, провинцию, что едва ли целесообразно» [30, с. 134]. Нам кажется, что дальнейшее разделение Маньчжурской провинции неизбежно приведет А. Л. Тахтаджяна к выделению степных и лесостепных участков ее в особую ботанико-географическую единицу районирования, наряду с Маньчжурской широколиственнолесной территорией, хорошо очерченной и обоснованно выделенной В. Л. Комаровым [31].

Следуя Е. М. Лавренко, мы считаем, что лесостепи Даурии (без Бурятии) являются частью Евразийской степной области. Но в отличие от него мы [26—28] относим их не к Центрально-Азиатской (Даурско-Монгольской) подобласти, а к Восточно-Азиатской. Эта подобласть охватывает степные и лесостепные территории, относящиеся к Тихоокеанскому бассейну. Западная граница подобласти совпадает с линией водораздела Евразии.

В состав Восточно-Азиатской подобласти входят 3 провинции: 1) Шансийско-Ганьсуйская лесостепная и степная, лежит на территории Китая; 2) Восточно-Монгольская степная, заходит на нашу территорию только узкой полосой на крайнем юге Читинской области, отличается широким распространением вострцовых (леймусовых) и ковылевых (из ковыля Крылова) степей; западная граница ее проходит между 107 и 110° в. д., 3) Маньчжурско-Даурская лесостепная, охватывает территорию с преобладанием в ландшафтах лижмовых (нителестниковых) степей; вопрос о ее границах и целесообразности выделения подробно об-

суждался нами ранее [26]. Мы пришли к выводу, что эту провинцию следует разделить на 3 подпровинции: Даурскую, Прихинганскую и Маньчжурскую. Даурская подпровинция в таком понимании по своим границам близка к Даурии Турчанинова.

Факты [26, 28] убеждают нас в том, что такое решение вопроса о границах Даурии наиболее верно. В дальнейшем следует рекомендовать избегать применения термина «Даурия» к лесостепям, расположенным к западу от Яблонового хребта, и сохранить это название только за лесостепной частью Юго-Восточного Забайкалья и прилегающей к нему с юга частью горной лесостепи Северо-Восточной Монголии.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений
СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
17/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Turczaninow N. S. 1842. Flora baicalensi-dahurica, 1. Mosquae.
2. Ledebour C. F. 1842. Flora rossica, 1, Stuttgartiae.
3. Кузнецов Н. И. 1912. Опыт деления Сибири на ботанико-географические провинции. — Изв. Академии наук, сер. VI, № 14, 871—897.
4. Крылов П. Н. 1919. Очерк растительности Сибири. — Статист.-эконом. бюллетень, № 17, 1—24.
5. Комаров В. Л. 1953. Краткий очерк растительности Сибири. — Избр. соч., т. 9, с. 9—130.
6. Куминова А. В. 1938. Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии. — Тр. Биол. ин-та Томск. ун-та, 5, с. 87—130.
7. Лавренко Е. М. 1940. Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2, М. — Л., с. 1—265.
8. Лавренко Е. М. 1942. О провинциальном расчленении Евразийской степной области. — Бот. ж., 27, № 6, с. 136—142.
9. Лавренко Е. М. 1947. Европейско-Сибирская лесостепная область. Евразийская степная область. — В кн.: Геоботаническое районирование СССР. М., с. 87—110.
10. Лавренко Е. М. 1954. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история. — Вопросы ботаники, 1, 157—173.
11. Лавренко Е. М. 1956. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2, М., с. 595—730.
12. Лавренко Е. М. 1970. Провинциальное разделение Центрально-Азиатской подобласти степной области Евразии. — Бот. ж., 55, № 12, 1734—1747.
13. Ревердатто В. В. 1947. Некоторые замечания об «островных» степях Сибири. — Сов. ботаника, 15, № 6, 364—365.
14. Ревердатто В. В. 1952. Некоторые вопросы геоботанического районирования Сибири. — Бот. ж., 37, № 3, 362—365.
15. Куваев В. Б. 1962. Данные к определению Забайкалья как ботанико-географической единицы и его районирование. — Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та, вып. 1. Иркутск, с. 14—32.
16. Попов М. Г. 1957. Флора Средней Сибири, т. 1. М. — Л.
17. Шумилова Л. В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск.
18. Решиков М. А. 1971. К вопросу об истории степной растительности Забайкалья и геоботаническом районировании. — В кн.: Естественные пастбища Забайкалья и приемы повышения устойчивости возделываемых растений к засухе и холоду. Улан-Удэ, с. 71—82.
19. Сукачев В. Н. 1929. Район флоры и его подразделения. — В кн.: Флора Забайкалья. Вып. 1. Л., с. 7—10.
20. Колесников Б. П. 1948. О характере ландшафта Суйфун-Ханкайского геоботанического округа. — В кн.: Материалы к изучению природных ресурсов Дальнего Востока. Вып. 1. Владивосток, с. 29—32.
21. Колесников Б. П. 1955. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровское кн. изд-во.
22. Куренцова Г. Э. 1955. К происхождению растительности Приханкайской равнины Приморского края. — Бот. ж., 40, № 2, 178—188.
23. Куренцова Г. Э. 1962. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М. — Л.
24. Куренцова Г. Э. 1968. Растительность Приморского края. Владивосток, Дальневосточное кн. изд-во.

25. Danert S., Geier S., Hanelt P. 1961. Vegetationskundliche Studien in Nordostchina (Mandschurei) und der Inneren Mongolei. Beitrage zur Vegetationskunde, IV. Feddes Repertorium, 139. S. 5—144.
26. Пешкова Г. А. 1966. Онон-Аргунские степи и их место в системе ботанико-географического районирования. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, 21—27.
27. Пешкова Г. А. 1972. Степная флора Байкальской Сибири. М.
28. Пешкова Г. А. 1974. Степи юго-западного и юго-восточного Забайкалья, их сходство и различия. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, 15—19.
29. Васильев В. Н. 1956. Ботанико-географическое районирование Восточной Сибири. — Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена, 116, с. 61—102.
30. Тахтаджян А. Л. 1974. Флористическое деление суши. — В кн.: Жизнь растений. М., с. 117—153.
31. Комаров В. Л. 1949. Флора Маньчжурии, т. II. М. — Л., с. 9—23.

G. A. Peshkova

ON BOTANY-GEOGRAPHICAL BOUNDARIES OF DAHURIA

The history of the problem of Dahuria boundaries is considered. The term "Dahuria" was introduced by N. S. Turczaninow. He referred it to the forest-steppe area of Siberia eastwards of the Yablonovy mountain-range. In due course such interpretation of Dahuria expanded into broader area of Dahuria as forest-stoppe of the whole southern Trans-Baical (including Buryatia). Based on the factors cited in botanical literature, the author considered necessary to reestablish the original boundaries of Dahuria and recommends to avoid its usage for the areas westwards of the Yablonovy mountain-range.

УДК 551.463; 535.361

Ф. Я. Сидько, Л. А. Щур, Н. А. Франк, А. Д. Апонасенко

ГИДРООПТИЧЕСКИЕ И ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ВОДОХРАНИЛИЩА КРАСНОЯРСКОЙ ГЭС

В работе исследовано горизонтальное и вертикальное распределение хлорофилла, численности, биомассы и видового состава водорослей в центральной части Красноярского водохранилища.

Получены спектры светового ослабления воды в исследуемых районах.

Широко развернувшееся строительство гидроэлектростанций на малых и больших реках сопровождается образованием водохранилищ, которые существенно влияют на гидрологический режим, гидробиологическую структуру, биологическую продуктивность формирующих их рек на регулируемом участке и ниже.

Поэтому представляются важными всесторонние гидрооптические и гидробиологические исследования создаваемых водохранилищ и стоков больших рек. Это необходимо как для составления прогнозов формирования гидробиологических и других режимов в новых искусственных водоемах, так и для разработки методов наиболее эффективного использования их в народном хозяйстве. При этом одной из важнейших предпосылок рационального поиска путей повышения биологической продуктивности водоемов, их самоочистительной способности в условиях за-

грязнения служит правильное представление о величине первичной продукции, одной из важнейших характеристик которой служит содержание хлорофилла фитопланктона [1, 2].

В настоящей работе изложены некоторые результаты, полученные при гидрооптических и гидробиологических исследованиях в средней части Красноярского водохранилища в июле — августе 1973 и 1974 гг. Определялось горизонтальное и вертикальное распределение концентрации хлорофилла фитопланктона, видового состава водорослей, содержания кислорода в воде, первичной продукции, температурного режима, показателей светового ослабления воды в области 380—800 нм.

Красноярское водохранилище — очень крупный (объем воды 71,3 км³), глубоководный (средняя глубина 36,9 м, максимальная 105—110 м), слабопроточный (коэффициент водообмена 1; 2) водоем сложной конфигурации. При заполнении водохранилища и в первые годы его заполнения (1966—1970) были исследованы изменения содержания фитопланктона и его видового состава [3], прозрачность и мутность воды [4], но не измерялись показатели светового ослабления воды и не определялось содержание хлорофилла, что не дает полной картины формирования водного ценоза и гидрологического режима.

Нами была исследована средняя часть водохранилища, особенности изменений здесь гидрологического, гидрохимического, термического режимов, фитопланктона характерны для большей части водохранилища.

Средняя часть водохранилища занимает территорию от пос. Батени до залива Огур в пределах Чулымо-Енисейской котловины. Водохранилище в средней части имеет ширину до 13 км и характеризуется широкими плесами и большими глубинами (до 75 м), каньонообразным профилем дна. Здесь наблюдается наибольшее разрушение берегов, крутых и сложенных из легкоразмываемых пород. Левобережные заливы рек Огур, Каляжиха мелководные (с глубинами до 17 м) с пологими берегами. Заливы рек Сисим, Убей имеют каньонообразную форму с глубинами до 50 м и шириной до 1,5 км.

Для установления содержания хлорофилла без его экстракции из клеток фитопланктона, а также для измерения показателей ослабления и поглощения воды был сконструирован дифференциальный спектрофотометр. Его чувствительность позволяет определять концентрацию хлорофилла от 0,15—0,20 мг/м³ до нескольких миллиграммов в 1 м³. Хлорофилл определялся в области красной полосы ($\lambda=680$ нм), а показатель ослабления воды — в спектральной области 380—800 нм. Функция распределения частиц по размерам устанавливалась методом прямой микроскопии. Пробы воды с различных горизонтов отбирались гидробиологическим батометром емкостью 6 л. Одновременно с забором проб измерялись поверхностная температура воды и прозрачность по диску Секки. В каждой пробе устанавливались содержание хлорофилла, показатели светового ослабления воды, видовой состав и количество фитопланктона и его биомассы, концентрация кислорода в воде. Проведено определение первичной продукции и деструкции кислородным методом склянок.

Как показали исследования у пос. Приморск (рис. 1), максимум концентрации хлорофилла, численности фитопланктона и его биомассы наблюдается на глубине, соответствующей прозрачности воды (4 м).

Исследования вдоль центральной части водохранилища на глубине прозрачности воды на участке 33 км, от пос. Приморск до пос. Куртак, позволили установить, что в распределении фитопланктона отсутствуют резкие колебания (рис. 2).

Поверхностное распределение хлорофилла в заливах имеет некоторые особенности. В каньонообразных глубоководных заливах рек Сисим

и Убей количество хлорофилла возрастает от подпора к середине залива с последующим уменьшением к устью залива. В мелководном заливе Огур пик поверхностного распределения хлорофилла смещен к подпору (рис. 3).

Количество растворенного в воде кислорода в заливах Огур и Убей падает от подпора к устью: от 11,1 мг О₂/л (119% насыщения) до 9,9 мг О₂/л (113% насыщения), а в заливе Сисим возрастает от 9,0 мг О₂/л (114% насыщения) до 10,1 мг О₂/л (115% насыщения).

Фитопланктон в районе представлен в основном диатомовыми водорослями: *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Synedra ulna*, *Attheya Zachariasii*, *Nitzschia* sp., *Melosira granulata*, *M. granulata* var. *angustissima*, *Cyclotella* sp., а в заливах преобладают синезеленые и хламидомонады: *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* sp., *Chlamydomonas* sp., *Carteria* sp.

В июле, в период снижения проточности, колебания уровня воды и повышения ее температуры, в водохранилище происходит смена весенне-летнего планктона на летне-осенний [5]. Фитопланктон обогащается пиропитами (*Glenodinium* sp., *Gymnodinium* sp., *Ceratium hirundinella*), хлорококковыми (*Ankistrodesmus angustus*, *Ank. pseudomirabilis*, *Dictyosphaerium* sp., *Oocystis* sp., *Scenedesmus* sp., *Tetradron* sp.), золотистыми (*Dinobryon divergens*, *Mallomonas* sp.).

Спектры светового ослабления воды поверхностного слоя средней части водохранилища и заливов Сисим и Огур (рис. 4) показали, что для исследуемого района характерно значительное ослабление света, обусловленное гидрозольными частицами. Воспользовавшись соотношением, выражающим спектральную зависимость коэффициентов рассеяния для малых частиц от длины волны, можно приблизительно оценить эффективные размеры гидрозольных частиц. Из анализа спектров светового ослабления следует, что эффективные размеры гидрозольных частиц, вносящих значительный вклад в общее ослабление света, не превышают 0,004—0,2 мкм.

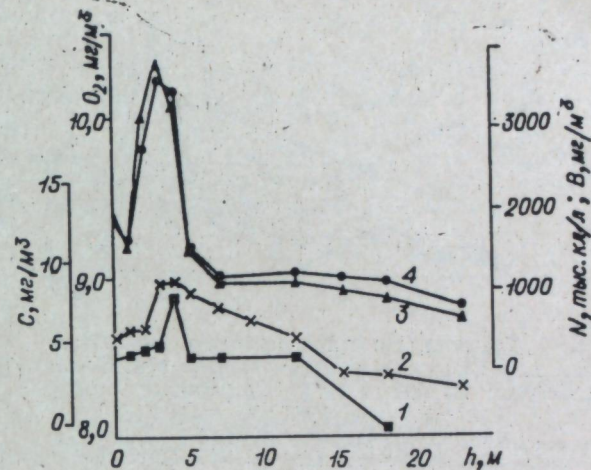


Рис. 1. Вертикальное распределение кислорода O₂ (1), хлорофилла C (2), биомассы B (3) и численности фитопланктона N (4) у пос. Приморск (3 км от берега).

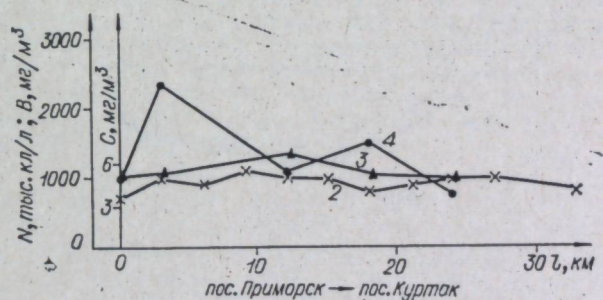


Рис. 2. Распределение фитопланктона на глубине прозрачности воды (2,5—3,0 м) в центральной части водохранилища на участке пос. Приморск — пос. Куртак.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

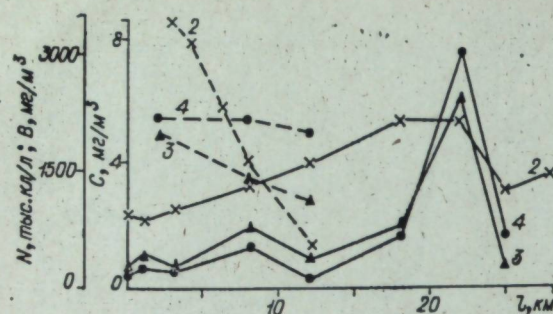


Рис. 3. Горизонтальное распределение фитопланктона в поверхностном слое заливов рек Сисим (сплошные линии) и Огур (штриховые линии) (июль, 1973 г.).

По оси абсцисс — расстояние от подпора к устью заливов. Обозначения те же, что и на рис. 1.

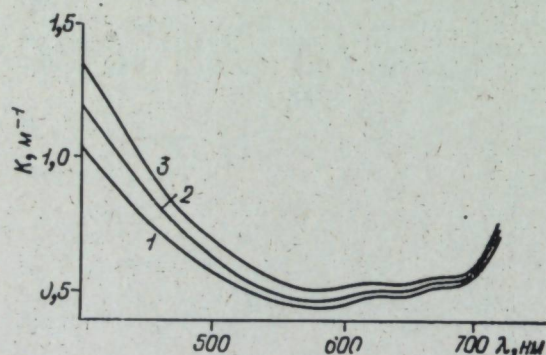


Рис. 4. Спектры светового ослабления поверхностного слоя воды залива р. Сисим (1), центральной части водохранилища (2), залива р. Огур (3).

заливах составляет 1,5—2,0 м, в глубоководных — 2—5 м.

Содержание растворенного в воде кислорода в водохранилище 8,5—9,0 мг O_2 /л, а в заливах 9,4—10,2 мг O_2 /л.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
7/VII 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Карл Г. 1966. Предсказание продукции фитопланктона по показателям, среды обитания. — II международный океанографический конгресс. Тезисы докладов. «Наука», с. 188—189.
2. Pyther I. H., Yentsch C. S. 1967. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. — *Limnology and Oceanography*, 2, № 2, 281—286.
3. Чайковская Т. С. 1974. Продукционная характеристика фитопланктона Красноярского водохранилища. — В кн.: Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск, с. 15—28.
4. Подлипский Ю. И. 1973. Прозрачность и мутность воды глубоководных водохранилищ Сибири в период наполнения на примере Красноярского водохранилища. — Материалы V научной конференции молодых географов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, с. 142—145.
5. Чайковская Т. С. 1973. Первые сведения о фитопланктоне Красноярского водохранилища. — В кн.: Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, с. 3—14.

ВЫВОДЫ

Горизонтальное распределение хлорофилла, численности и биомассы фитопланктона в средней части водохранилища и в заливах рек имеет следующие особенности. В открытой части водохранилища не наблюдается резких колебаний концентраций хлорофилла водорослей. В глубоководных заливах рек содержание фитопланктона увеличивается от подпора к середине залива с последующим уменьшением к устью заливов. Вертикальное распределение хлорофилла, численности и биомассы фитопланктона имеет выраженный максимум на глубине 2—4 м. Среднее содержание хлорофилла, численности и биомассы в заливах (12 мг/м³; 2200 тыс. кл./л; 2,0 мг/л) примерно в 1,5—2,0 раза выше, чем в водохранилище (4,5—5,5 мг/м³; 1000 тыс. кл./л; 1,1 мг/л).

Прозрачность воды в водохранилище колеблется от 2 до 2,5 м, в мелководных

F. Ia. Sidko, L. A. Shchur, N. A. Frank, A. D. Aponasenko

THE HYDROOPTICAL AND HYDROBIOLOGICAL INVESTIGATIONS OF THE MIDDLE PARTS KRASNOYARSK RESERVOIR

Studies have been carried out on horizontal and vertical chlorophyll distribution, number, biomass and specific composition of phytoplankton in the middle parts of the Krasnoyarsk reservoir. Spectra of the water attenuation in these regions were obtained.

УДК 576.858.9:576.851.5

М. М. СКВОРЦОВА, Л. И. БУРЦЕВА, Н. И. ШАШКИНА,
Л. А. РОБЕРТУС, Е. А. ФИЛИППОВА, Н. И. ЖУРАВЕЦКАЯ

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДВУХ ВИРУЛЕНТНЫХ ФАГОВ *BACILLUS THURINGIENSIS* VAR. *GALLERIAE*

Проводилось сравнительное изучение двух вирулентных фагов, обнаруженных в производстве энтобактерина при работе на штамме 69-6 *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*. Исследования показали серологическую индивидуальность изучаемых фагов, резкие различия между ними по физико-химическим свойствам — термо-, pH- и УФ-устойчивости, а также по спектру литического действия и по характеру взаимодействия с клеткой хозяина. Заражение препарата энтобактерина этими фагами в 3—4 раза снижало его биологическую активность.

В последние годы значительно возросла потребность сельского хозяйства в бактериальных препаратах для защиты растений и в первую очередь в энтобактерине. Обеспечить эти потребности можно на базе многотоннажного производства в крупномасштабном ферментационном оборудовании. При этом первостепенное значение приобретает проблема бактериофагии, поскольку, как показала многолетняя практика производства энтобактерина, переход от маломасштабных к многотоннажным ферментерам сопровождается значительным увеличением случаев производственного фаголизиса. Для разработки целенаправленных и обоснованных мер борьбы с фагом необходимы предварительное изучение и систематизация фагов.

В ряде работ, посвященных изучению фагов группы *Bac. cereus* — *thuringiensis*, отмечается, что штаммы var. *galleriae* в отличие от других серотипов легко образуют вирулентные мутанты [1, 2]. Есть указания и на то, что культуры *cereus* — *thuringiensis*, как правило, полилизогенны [2—4]. Некоторые фаги этих культур изучались по спектру литического действия, серологически и под электронным микроскопом [2, 5, 6], в результате чего показана возможность их дифференциации.

Целью настоящей работы было выявление различных вирулентных фагов в производстве энтобактерина при работе на одном из производственных штаммов и проведение сравнительного изучения этих фагов с тем, чтобы выяснить, как их наличие в готовом препарате влияет на его биологическую активность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вирулентные бактериофаги изучали в образцах культуральной жидкости и отсепарированной биомассы, полученных в процессе производства энтобактерина на основе *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*, штамм 69-6.

Наличие фага в исследуемых образцах и его титр устанавливали двухслойным методом на газоне штамма 69-6 на МПА [7]. Фаги выделяли из отдельных негативных

колоний с дальнейшей очисткой путем нескольких последовательных пересевов. Размножали на штамме 69-6 в жидкой кукурузно-глюкозной среде (КГС) следующего состава: кукурузный экстракт — 3%, глюкоза — 0,7%, pH 6,8—7,2. С этой целью в качалочные колбы емкостью 750 мл с 50 мл КГС вносили культуру бактерий, заражали фагом и выращивали на качалке при температуре 28—30°C в течение 24 ч, после чего культуральную жидкость центрифугировали при 3000 об/мин в течение 20 мин.

Спектр литического действия фагов оценивали путем нанесения капли фаговой суспензии на свежеприготовленные газоны испытуемых культур разных серотипов. Одноточный цикл размножения фагов определяли по суммарному количеству неадсорбированного и вновь образовавшегося фагов [8].

Термоустойчивость фагов устанавливали путем внесения их суспензий с титром 10^6 — 10^7 частиц/мл в МПБ с температурой 55—70°C, выдерживания при этой температуре в течение 15 мин и титрования методом агаровых слоев. При этом подсчитывали процент сохранения активного фага в пробе и константу скорости инактивации фага по Гольдфарбу [9]. Устойчивость фагов в кислой среде определяли путем подкисления фаговых суспензий с титром 10^8 — 10^9 частиц/мл до pH 2—4, выдерживания в этих условиях в течение 30 мин с последующей нейтрализацией пробы и титрованием фагов. Для определения чувствительности фагов к УФ-облучению использовали ультрамикроскоп типа «Хроматоскоп» с тремя лампами БУВ-15 и светодиффузором УФС-1. Фаговые суспензии на КГС разводили в 100 раз 0,8%-ным физиологическим раствором, разливали по 3 мл в чашки Петри и помещали на расстоянии 40 см от ламп. Облучали постоянно перемешиваемые суспензии при экспозициях от 30 с до 5 мин в затемненном помещении. Во избежание фотореактивации фаги титровали при красном свете. Результаты обрабатывали методом регрессионного анализа [10], и подсчитывали константы скорости инактивации фагов. Для выяснения достоверности различий коэффициентов регрессии разных фагов определяли дисперсию и t -критерий [10].

Влияние вирулентных фагов на качество энтобактерина изучали путем заражения ими бесфаговых культуральных жидкостей и сконцентрированных биомасс (паст), определения титра фагов и бактериальных спор в этих образцах и выяснения их биологической активности. Титр фагов в зараженных пастах во всех опытах составлял 10^8 — 10^9 частиц/мл. Титр бактериальных спор определяли путем посева в слой МПА серийных разведений препаратов, термостатирования чашек Петри при 30° в течение 24 ч и подсчета количества выросших колоний.

Биологическую активность образцов культуральных жидкостей и паст определяли путем скормливания гусеницам *Callieriae melonella* корма, зараженного серийными разведениями этих препаратов, и подсчета насекомых, погибших на шестые сутки термостатирования при 30°. Среднелетальную концентрацию препаратов ($ЛК_{50}$ в млн. спор/мл) рассчитывали по формуле [11]

$$\lg ЛК_{50} = \lg K_N - \delta(\Sigma L_i - 0,5),$$

где K_N — максимальная испытуемая концентрация препарата в млн. спор/мл; δ — логарифм отношения последующих доз к предыдущим; L_i — отношение числа погибших к исходному числу насекомых, которым была введена испытуемая доза препарата.

Испытания проводили на 11—13 образцах культуральных жидкостей и паст, в результате чего подсчитывали процент изменения $ЛК_{50}$ образцов после заражения их вирулентным фагом. Результаты обрабатывали статистически с подсчетом средней квадратичной ошибки [12].

Антигенные свойства фагов изучали в реакции нейтрализации их иммунными сыворотками. Постановку реакций нейтрализации осуществляли по Адамсу [7] с расчетом константы скорости нейтрализации. Иммунный асцит получали по методу Гайдамович с соавт. [13] на белых мышах весом 15—20 г. С этой целью очищенные препараты фагов с титром 10^8 — 10^9 частиц/мл (антиген) соединяли в равных объемах с адьювантом, встряхивали до получения гомогенной суспензии и вводили мышам по 0,2 мл внутривенно. В качестве адьюванта использовали масляно-бактериальную смесь, состоящую из 9 частей вазелинового масла, 1 части ланолина и 1—2 мг/мл лиофилизированной вакцины БЦЖ. Гипериммунизированным мышам вводили по 0,25 мл асцита мышей, зараженных саркомой 180/ТГ, в результате чего через 7—10 дней у них наблюдалось значительное накопление асцита. Иммунный асцит извлекали шприцем при пункции брюшной полости и после однократного замораживания и оттаивания центрифугировали для отделения сгустков фибрина и клеток. Обработанный таким образом асцит представлял собой опалесцирующую жидкость. Хранили асцит в замороженном состоянии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения вирулентных фагов в ряде образцов культуральной жидкости и отсепарированной биомассы, полученных в процессе производства энтобактерина на основе штамма 69-6, было обнаружено два типа негативных колоний. При выделении фагов из отдельных негативных колоний и трехкратном пассировании их на газоне

Таблица 1
Термоустойчивость вирулентных фагов М и К

Температура, °C	Фаг М		Фаг К	
	% сохранения	константа скорости инактивации, мин ⁻¹	% сохранения	константа скорости инактивации, мин ⁻¹
55	0,1	0,46	100	0
60	0,05	0,506	37,5	0,0635
65	0,01	0,613	10,0	0,153
70	0,0025	0,71	0,01	0,63

Таблица 2
Устойчивость фагов М и К в кислой среде

pH	Фаг М		Фаг К	
	% сохранения	константа скорости инактивации, мин ⁻¹	% сохранения	константа скорости инактивации, мин ⁻¹
2,0	0	0,715	0,001	0,42
3,0	0,00001	0,58	3,3	0,113
4,0	0,0001	0,497	10,0	0,077

штамма 69-6 морфология колоний оставалась неизменной, что позволило предположить, что мы имели дело с двумя разными фагами. Фаг, условно названный фатом М, образовал на газоне штамма 69-6 мелкие, диаметром до 1 мм колонии с изрезанными краями, а фаг, условно названный фагом К, — прозрачные колонии диаметром до 4 мм с ровными краями. Диаметр колоний в разных опытах варьировал от 2 до 4 мм, но структура колоний оставалась неизменной. При этом в ферментерах обнаруживался почти исключительно фаг М, а в процессе переработки культуральной жидкости (сепарирование, сушка, фасовка) постоянно присутствовали оба фага.

Чтобы выяснить, имеем ли мы дело с разными фагами и каково их различие, мы провели сравнение их физических, серологических свойств, спектра литического действия и характера взаимодействия с клетками хозяина. С целью сравнительной оценки физико-химических свойств двух фагов испытывали их устойчивость к температуре, к кислой среде и к УФ-облучению. Термо- и pH-устойчивость М- и К-фагов показаны в табл. 1 и 2. При этом очевидна значительно большая устойчивость фага К и при прогревании, и при выдерживании в кислой среде.

В результате УФ-облучения фаговых суспензий также получена значительно более высокая сохранность фага К (табл. 3, рисунок).

При определении достоверности различий коэффициентов регрессии b и b' (табл. 3) величина t -критерия составила 10,3, что по таблице Стьюдента соответствует уровню значимости 0,001. На основании этого сделан вывод, что коэффициенты регрессии b и b' при УФ-облучении фагов М и К достоверно различались между собой. Константы скорости инактивации фагов М и К при УФ-облучении оказались соответственно равны 6,5 и 1,64 мин⁻¹.

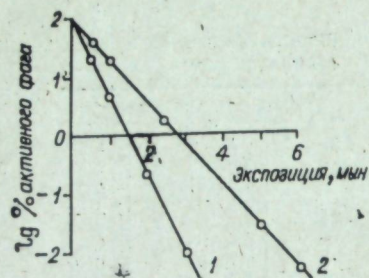
В процессе работы с двумя фагами выяснилась и значительно лучшая сохраняемость в суспензиях фага К по сравнению с фагом М. Фаг К при хранении в КГС или МПБ не снижал своего титра в течение 3—4 мес., титр фага М падал при хранении в тех же средах на 3—4 порядка уже в течение 4—5 дней.

Спектр литического действия фагов М и К сравнивали на ряде

Таблица 3
Обработка результатов определения УФ-чувствительности фагов методом регрессионного анализа

Экспозиция облучения, x_i , мин	Фаг М		Фаг К	
	% сохранения	% активного фага y_i	% сохранения	% активного фага y_i
0	100	2	100	2
0,5	6,25	0,796	23,1	1,363
1,0	0,1	—0,1	3,85	0,586
2,0	0,01	—1,1		
2,5			0,23	—0,638
3,0	0,0005	—3,301		
5,0	0,000025	—4,603	0,053	—1,275
6,0			0,0015	—2,824

Примечание. Фаг М: $\bar{x}=1,92$; $\bar{y}=-1,068$; $b=-1,34$; $S^2=-0,213$; фаг К: $\bar{x}=2,5$; $\bar{y}'=-0,131$; $b'=-0,712$; $S'^2=-0,293$.



Кривые регрессии фогов М и К в результате УФ-облучения.
1 — фаг М; 2 — фаг К.

культур *Bac. thuringiensis* (представители 12 серотипов) и на *Bac. cereus*. Результаты сравнения приведены в табл. 4. При этом четко выявилась высокая избирательность действия фага К, лизировавшего только культуры var. *galleriae*, var. *sotto* и var. *aizawae*. Фаг М оказался значительно менее специфичным и из всех испытанных культур *Bac. thuringiensis* не лизировал только var. *finitimus* и *subtoxicus*.

Культура *Bac. cereus* была устойчивой к обоим фогам.

С помощью иммунных асцитов проводилась перекрестная нейтрализация фогов. Результаты этих экспериментов (табл. 5) убедительно показали отсутствие антигенного родства у испытуемых фогов.

Характер взаимодействия фогов М и К с клетками бактерий штамма 69-6 представлен в табл. 6. Эти данные еще раз подтверждают различие между двумя фогам, проявляющееся как в длительности латентного периода, так и в выходе частиц фага на одну клетку.

Таким образом, сравнение физико-химических и серологических свойств двух фогов, спектра их литического действия и характера взаимодействия с клеткой хозяина убедительно показало, что в производстве энтобактерина при работе на штамме 69-6 присутствовали два разных вирулентных фага.

Таблица 4

Спектр литического действия фогов М и К

Культуры	Серотип	Чувствительность	
		к фагу К	к фагу М
<i>Bac.thuringiensis</i> var. <i>thuringiensis</i>	H ₁	—	+
» <i>insectus</i>	H ₁	—	+
» <i>finitimus</i>	H ₂	—	—
» <i>alesti</i>	H _{3a}	—	+
» <i>kurstaki</i>	H _{3a-3b}	+	+
» <i>dendrolimus</i>	H _{4a-4b}	—	+
» <i>sotto</i>	H _{4a-4b}	+	+
» <i>kenyae</i>	H _{4a-4c}	—	+
» <i>galleriae</i>	H ₅	+	+
» <i>entomocidus</i>	H ₆	—	+
» <i>subtoxicus</i>	H ₆	—	—
» <i>aizawae</i>	H ₇	+	+
» <i>morrisoni</i>	H ₈	—	+
» <i>tolworthi</i>	H ₉	—	+
» <i>darmstadiensis</i>	H ₁₀	—	+
» <i>caucasicus</i>	H ₁₀	—	+
» <i>thompsoni</i>	H ₁₁	—	+
» <i>toumanoffii</i>	H ₁₂	—	+
<i>Bac. cereus</i>	—	—	—

Таблица 5

Нейтрализация фогов иммунными асцитами (разведение асцитов 1:20, экспозиция — 30 мин.)

Фаг	Асцит к фагу К		Асцит к фагу М	
	% нейтрализованного фага	константа нейтрализации, мин ⁻¹	% нейтрализованного фага	константа нейтрализации, мин ⁻¹
К	90	1,53	0	0
М	0	0	99	3,06

Таблица 6

Характеристика взаимодействия фогов М и К с микробной клеткой

Фаг	Константа скорости адсорбции, мл/мин	Латентный период, мин	Средний урожай на одну клетку
М	15,7.10 ⁻¹⁰	75	94
К	15,6.10 ⁻¹⁰	20	632

Влияние этих фогов на качество энтобактерина проверяли путем искусственного заражения ими бесфаговых образцов культуральных жидкостей и паст и определения их биологической активности в сравнении с исходными образцами. Результаты испытаний и их математическая обработка представлены в табл. 7.

Максимально возможную ошибку измерений определяли по формуле

$$\Delta = 3 \sqrt{\frac{\sum (\bar{x} - x_i)^2}{(n-1)}}$$

При этом для фага М $\Delta = 1231$, для фага К $\Delta' = 789$. Так как все числа 4-го столбца табл. 7 меньше Δ , а все числа 7-го столбца меньше Δ' , при статистической обработке учитывали все приведенные в табл. 7 результаты. Среднюю квадратичную ошибку средних арифметических подсчитывали по формуле

$$\sigma_0 = \sqrt{\frac{\sum (\bar{x} - x_i)^2}{n(n-1)}}$$

Для фага М $\sigma_0 = 104$, для фага К $\sigma'_0 = 80$.

Таким образом, по результатам 13 экспериментов ЛК₅₀ паст, зараженных фагом М, оказалась на 394±104% выше ЛК₅₀ исходных паст, зараженных фагом К, превышение ЛК₅₀ по результатам 11 экспериментов составило 299±80%.

Таблица 7

Изменение биологической активности паст после заражения вирулентными фогам М и К

ЛК ₅₀ исходных паст, млн. спор/мл	После заражения фагом М			После заражения фагом К		
	ЛК ₅₀ млн. спор/мл	изменение ЛК ₅₀ пасты x _i , %	$\bar{x} - x_i$	ЛК ₅₀ млн. спор/мл	изменение ЛК ₅₀ пасты x _i , %	$\bar{x}' - x'_i$
1	2	3	4	5	6	7
45,5	17,4	38	356			
45,5	49	108	286			
96	170	178	216	185	193	106
96	227	236	158	200	210	89
438	238	54	340	410	94	205
438	640	148	246	390	89	210
29,6	270	930	-536	122	413	-114
29,6	218	740	-346	36	121	178
198	137	69	325	172	87	212
198	470	236	158	230	116	183
71	337	475	-81	360	500	-201
29,5	339	1150	-756	171	580	-281
30,6	235	770	-376	270	885	-586
		$\bar{x} = 395$			$\bar{x}' = 299$	

Полученные данные убедительно показали, что заражение препарата энтобактерином вирулентными фагами в 3—4 раза снижает его биологическую активность, что согласуется с выводами О. И. Швецов [14] и В. И. Полтева [15]. Однако Г. Б. Талалаева и Л. Н. Андросова [16] получили обратные результаты. Они проводили пероральное заражение *Galleria melonella* суспензией спор и кристаллов var. *galleriae* совместно с фагом и пришли к выводу, что присутствие фага в препарате спор и кристаллов не снижает их биологической активности. На наш взгляд, эти результаты можно объяснить тем, что заражение гусениц проводилось только одной и очень концентрированной суспензией спор и кристаллов: 1,0 млрд. спор/мл.

Как показано нами ранее, при концентрировании кристаллов var. *galleriae* выше 400 млн. на 1 мл для гибели гусениц почти не требуется присутствие в суспензии бактериальных спор [17]. Не случайно и в наших экспериментах (см. табл. 7) ЛК₅₀ препаратов, даже зараженных вирулентным фагом, не превышала 400—600 млн. спор/мл (или 250—400 млн. кристаллов/мл). В концентрации же 1,0 млрд. на 1 мл при соотношении спор и кристаллов 1:1 авторы, безусловно, не могли уловить негативного влияния вирулентных фагов на заражаемость гусениц.

Таким образом, в результате проведенной работы показаны морфологическая и серологическая индивидуальность, различия в специфичности действия, в характере взаимодействия с микробной клеткой и в физико-химической устойчивости двух вирулентных фагов *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*, отрицательно влияющих на биологическую активность энтобактерина. Эти данные могут оказаться полезными для разработки мер борьбы с каждым из фагов, для дифференциации новых фагов, обнаруживаемых в производстве бактериальных инсектицидов, а также для определения возможности замены производства энтобактерина в период массовой инфекции тем или иным фагом производством препаратов на основе культур других серотипов (например, дендробациллина, инсектина).

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
31/VII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Раутенштейн Я. И., Мисюрева Н. Г., Хачатрян Л. С. 1964. Лизогения культур *Bacillus cereus* var. *galleriae* и особенности содержащихся в них фагов. — Микробиология, 33, 980—986.
2. Раутенштейн Я. И., Зурабова Э. Р., Круковская Г. Е., Блохина Т. П., Россоманина Н. А., Рыжкова А. С. 1974. О фаголизисе при изготовлении энтомопатогенных бактериальных препаратов. — Микробиологическая промышленность, 1, 24—28.
3. Стефанов С. В., Раутенштейн Я. И., Хачатрян Л. С. 1968. Строение некоторых бактериофагов культур группы *Bac. cereus* — *thuringiensis*. — Микробиология, 35, 1064—1068.
4. Мисюрева Н. Г. 1965. Явление фаголизиса *Bac. megaterium* при производстве фосфобактерина и *Bac. cereus* при производстве энтобактерина. Автореф. канд. дис., М. 16 с.
5. Полховский В. А. 1971. Биологические свойства фагов *Bacillus cereus*. — Микробиология, 40, 355—362.
6. Шарман Н. М., Norris I. R. 1966. Four new bacteriophages of *Bac. thuringiensis*. — J. Appl. Bacteriol., 29, 529—535.
7. Адамс М. 1961. Бактериофаги, М., ИЛ. 527 с.
8. Габрилович И. М. 1968. Практическое пособие по бактериофагии. Минск, «Высшая школа».
9. Гольдфарб Д. М. 1961. Бактериофагия, М., «Медгиз».
10. Бейли Н. 1963. Статистические методы в биологии, М., «Мир». 271 с.
11. Ашмарин И. П., Воробьев В. В. 1962. Статистические методы в микробиологических исследованиях, Л.

12. Батуер Л. М., Позин М. Е. 1968. Математические методы в химической технике, Л., «Химия».
13. Гайдамович С. Я., Львова А. И., Обухова В. Р., Мельникова Е. Э., Скофера П. Г. 1969. Антитела к арбовирусам в асците иммунизированных мышей. — Вопросы вирусологии, 6, 676—683.
14. Швецова О. И. 1963. Бактериофаг энтомопатогенных споровых бактерий. — В кн.: Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми, М., Изд-во АН СССР, 44—48.
15. Полтев В. И. 1963. Теоретические основы микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми. — В кн.: Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми, М., Изд-во АН СССР, с. 5—23.
16. Талалаева Г. Б., Андросова Л. Н. 1972. Фаги бацилл группы *thuringiensis* и их влияние на инфекционный процесс, вызываемый данными бактериями в насекомых. — В кн.: Патогенные микроорганизмы вредителей растений, Рига, «Зинатне», с. 64—66.
17. Скворцова М. М., Елизапова Н. А. 1972. Зависимость биологической активности энтобактерина от содержания в нем спор и кристаллов *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae*. — Микробиологическая промышленность, 12, 22—25.

М. М. Skvortsova, L. I. Burtseva, N. I. Shashkina,
L. A. Robertus, V. A. Philippova, N. I. Zhuravetskaya

COMPARATIVE STUDIES OF THE TWO VIRULENT PHAGES OF *BAC. THURINGIENSIS* VAR. *GALLERIAE*

The two virulent phages found out during the producing of entobacterin on the basis of *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* 69—6 strain have been investigated.

The investigations revealed serological individuality of the phages, their radical difference in physico-chemical features, thermo-, pH-, UV-resistance, in spectrum of lytic action and character of the phages' interaction with the host cell.

The contamination of entobacterin with the phages decreased 3—4 times its biological activity.

УДК 631.46.51

Н. Л. КЛЕВЕНСКАЯ

ФИКСАЦИЯ АЗОТА АТМОСФЕРЫ СВОБОДНОЖИВУЩИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

СООБЩЕНИЕ 1. МИКРОБНЫЕ АССОЦИАЦИИ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Установлено, что в различных типах почв развиваются специфические ассоциации азотфиксирующих микроорганизмов. По генетическому ряду почв: подзолы, подзолистые, дерново-подзолистые, серые лесные и черноземы — происходит нарастание общей численности азотфиксирующих микроорганизмов и значительно увеличивается их видовое разнообразие. При этом возрастает способность ассоциаций к фиксации азота и увеличивается их экологическая пластичность.

Проблеме биологической фиксации азота уже многие годы исследователи уделяют большое внимание. Это и понятно, если учесть ее теоретическую и практическую значимость.

К настоящему времени описано много новых азотфиксирующих микроорганизмов, разработаны быстрые и точные методы определения

их азотфиксирующей способности. Получено довольно полное представление об основных метаболических путях «биологического» усвоения азота атмосферы микроорганизмами, а также о химическом составе, свойствах и месте локализации в бактериальной клетке фермента, ответственного за этот процесс.

Значительно меньше при этом уделялось внимания биологическим и особенно экологическим аспектам этой проблемы. Можно лишь указать на работы, в которых эти вопросы частично затрагиваются [1—11]. К тому же подавляющее большинство данных относится к очень ограниченному числу видов свободноживущих азотфиксаторов — азотобактеру [1] или группе *Clostridium* [11].

Исключение составляет работа Стюарта [12], в которой обобщены литературные и экспериментальные данные, касающиеся и других видов азотфиксирующих микроорганизмов. Однако поскольку автор располагал небольшим количеством материала, экологические и биологические аспекты биологической фиксации азота не получили полного освещения и в этой работе, между тем такие данные значительно приблизили бы нас к познанию реальных возможностей микробных ассоциаций фиксировать азот атмосферы.

Многолетние исследования, которые проводились в лаборатории микробиологии ИПА СО АН СССР, позволяют привести в настоящем и последующих сообщениях новые данные о таксономическом составе азотфиксаторов в различных почвах Сибири, об их биологических особенностях и экологических факторах, обуславливающих азотфиксирующую деятельность.

Изучение процесса биологической фиксации азота в Сибири приобретает особенно большой интерес в связи с тем, что здесь отчетливо выражена специфичность сочетаний экологических факторов в отдельных экосистемах, эти сочетания многообразны, а условия существования микроорганизмов в пределах одной экосистемы резко колеблются. Для формирования экосистемы в Сибири наиболее характерна ярко выраженная зональность климата, растительности, почвенного покрова и других факторов, регулирующих развитие микроорганизмов и процесса биологической фиксации азота.

В данном сообщении приводятся результаты изучения численности и таксономического состава азотфиксирующих микроорганизмов, населяющих почвы Западной Сибири.

В среднетаежной и отчасти южной подзонах неблагоприятные климатические факторы формируют специфический химический и физико-химический фон, неблагоприятный в целом для развития многих групп микроорганизмов [13] и в том числе для азотфиксаторов. Микробные ассоциации, развивающиеся в зональных почвах этих подзон (подзолах, подзолистых и дерново-подзолистых почвах), отличаются чрезвычайной бедностью (см. таблицу). Они представлены 2—4

Численность азотфиксирующих микроорганизмов в почвах Западной Сибири

Почвы	<i>Clostridium</i> , тыс./г почвы	Азотобактер, % оброщих комочков	Факультативно-симбиотические, тыс./г почвы	Число форм, способных к азотфиксации
Подзолы	0,5	0	50	4
Подзолистые	1,0	0	100	6
Дерново-подзолистые	5,0	0	130	13
Светло-серые лесные	13,0	21	130	16
Серые лесные	13,0	33	120	17
Темно-серые	20,0	35	200	18
Черноземы оподзоленные	12,0	10	220	15
Черноземы выщелоченные	70,0	64	500	26
Черноземы южные	13,0	10	300	20
Каштановые	5,0	0	300	21

видами азотфиксаторов, у которых способность к фиксации не превышает 1,2 мг на 1 г окисленной сахарозы.

В этих микробных ассоциациях не встречается

азотобактер, а род *Clostridium* представлен видами со слабо выраженной способностью к азотфиксации.

По мере перехода от южнотепной подзоны к лесостепной вследствие оптимизации климатических, химических и физико-химических условий в почвах (серых, лесных и черноземах) нарастает объем микробных ассоциаций, при этом значительно увеличивается видовое разнообразие азотфиксаторов. В микробных ассоциациях в значительных количествах развиваются азотобактер и разнообразные виды рода *Clostridium*, в том числе *Cl. pasteurianum*, отличающийся наиболее высокой азотфиксирующей активностью среди представителей этого рода [11]. Повышается азотфиксирующая активность и других форм микроорганизмов (как правило, она достигает 4,2—4,5 мг на 1 г окисленного органического вещества).

По мере перехода от лесостепной зоны к степной и сухостепной значительно нарастает дефицит влаги, что сдерживает развитие многих групп микроорганизмов [13].

В типичных представителях почв этих зон (южных черноземах и каштановых почвах) значительно уменьшается число азотфиксирующих микроорганизмов и происходит значительная перестройка таксономического состава ассоциаций микроорганизмов, ответственных за пополнение этих почв азотом. Уменьшается удельный вес азотобактера (последний развивается как эфемер в периоды, когда влажность почвы возрастает). Увеличивается относительная численность актиномицетов, у которых азотфиксирующая активность очень низка (не более 0,3 мг азота на 1 г окисленного органического вещества).

Ниже приводится видовой состав азотфиксирующих микроорганизмов в различных типах почв.

Подзолы: *Ps. caudatus*; *Mycob.*, шт. 21-1; *Cl. buturicum*; *Cl. pectinovorum*.

Подзолистые: *Ps. caudatus*; *Ps. denitrificans*; *Bac. vitreus*; *Mycob. flavum*; *Cl. buturicum*; *Cl. pectinovorum*.

Дерново-подзолистые: *Ps. caudatus*; *Ps.*, шт. 62-1; *Bact.*, шт. 29; *Bac. cereus*; *Mycob.*, шт. 68-1; *Act. coeliocolor*; *Act. ambofaciens*; *Act. nigrescens*; *Azotobacter chroococcum*; *Cl. pectinovorum*; *Cl. felsineum*; *Cl. buturicum*.

Серые лесные: *Ps. herbicola*; *Ps. fluorescens*; *Ps. radiobacter*; *Ps.*, шт. 505; *Bact.*, шт. 503; *Bac. cereus*; *Bac.*, шт. 603; *Mycob. flavum*; *Mycob.*, шт. 511; *Psb. subluteum*; *Micr. oligonitrophillus*; *Act. kursanovii*; *Act. albus*; *Act. ambofaciens*; *Act. nigrescens*; *Azotobacter chroococcum*; *Cl. buturicum*; *Cl. pasteurianum*.

Черноземы: *Ps. caudatus*; *Ps. denitrificans*; *Ps. fluorescens*; *Ps. radiobacter*; *Bact.*, шт. 619; *Bact.*, шт. 444; *Bac. venturelli*; *Bac. oligonitrophillus*; *Bac. cereus*; *Bac. mucilaginosus*; *Bac. megaterium*; *Mycob. luteum*; *Psb. funduliformis*; *Micr. radiatus*; *Micr. oligonitrophillus*; *Act. globisporus*; *Act. fumosus*; *Act. ambofaciens*; *Act. aureofaciens*; *Act. griseus*; *Act. albidus*; *Azotobacter chroococcum*; *Cl. pectinovorum*; *Cl. pasteurianum*; *Cl. buturicum*.

Каштановые: *Ps. caudatus*; *Ps. denitrificans*; *Bact. aliphaticum*; *Bact.*, шт. 320; *Bac. oligonitrophillus*; *Bac. megaterium*; *Mycob. globiforme*; *Mycob.*, шт. 323; *Micr. oligonitrophillus*; *Micr.*, шт. 322; *Act. albidoflavus*; *Act. aureofaciens*; *Act. griseus*; *Act. flaveolus*; *Act. fumosus*; *Act. roseoflavus*; *Act. rochei*; *Act. olivaceus*; *Cl. buturicum*; *Cl. pasteurianum*.

Полученные данные позволяют сделать следующее заключение.

Различные типы почв значительно различаются по составу микробных ассоциаций, ответственных за пополнение почвы азотом. При переходе от подзолов к подзолистым, дерново-подзолистым, лесным почвам и черноземам происходит закономерное изменение

И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ

ФИКСАЦИЯ АЗОТА АТМОСФЕРЫ СВОБОДНОЖИВУЩИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

СООБЩЕНИЕ 2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ НА РАЗВИТИЕ АЗОТФИКСАТОРОВ И ПРОЦЕСС БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИКСАЦИИ АЗОТА

Установлено, что с наибольшей эффективностью процесс азотфиксации в условиях культуры протекает при 26°C. Выявлена способность некоторых форм микроорганизмов фиксировать азот при температурах, близких к 0°.

Роль температуры и влажности почвы в развитии азотфиксирующих микроорганизмов в различных экосистемах неодинакова.

Многие исследователи установили огромное значение температуры для жизнедеятельности микроорганизмов [1—5 и др.].

Наши опыты, проведенные с чистыми культурами азотфиксирующих микроорганизмов, показали, что температура наряду с другими факторами может существенно влиять на интенсивность азотфиксации [6, 7].

У всех изученных нами культур максимальное количество азота фиксировалось при температуре 26°C. При более низких и высоких температурах наблюдался спад интенсивности азотфиксации (табл. 1). Однако установлено, что при низких температурах, хотя интенсивность азотфиксации и снижается, у некоторых штаммов (*Pseudomonas fluorescens*, шт. 444) наблюдается достоверная прибавка азота.

В условиях Сибири особенно часты периоды с низкими температурами и поэтому указанная способность усваивать азот при температурах, близких к нулю, имеет большое значение: намного увеличивается суммарное количество фиксированного азота за длительный промежуток времени (например, за год). Для величины этого показателя важно также, какое количество азотфиксирующих микроорганизмов

Таблица 1

Влияние температуры на азотфиксирующую активность культур

Температура, °C	Культура	Азот в начале опыта	Азот в конце опыта	Фиксировано азота	Продук- тивность азотфикса- ции, мг/л сахарозы
		мг на 30 мл среды			
0—3	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 444	0,19	0,27	0,08±0,02	1,4
	<i>Bacterium</i> , шт. 925		0,19	0	0
	<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 320		0,28	0,09±0,05	18
	<i>Bacillus mucilaginosus</i> , шт. 923		0,19	0	0
	Смешанная культура 110		0,19	0	0
26	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 444	0,14	0,34	0,20±0,04	3,2
	<i>Bacterium</i> , шт. 925		0,88	0,74±0,04	3,9
	<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 320		0,48	0,34±0,03	11,3
	<i>Bacillus mucilaginosus</i> , шт. 923		0,37	0,23±0,04	2,5
	Смешанная культура 110		0,35	0,21±0,01	2,6
37	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 444	0,19	0,34	0,15±0,03	4,2
	<i>Bacterium</i> , шт. 925		0,42	0,23±0,16	6,4
	<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 320		0,27	0,08±0,05	1,3
	<i>Bacillus mucilaginosus</i> , шт. 923		0,34	0,15±0,04	4,7
	Смешанная культура		0,32	0,13±0,03	3,6

численности азотфиксирующих микроорганизмов и числа форм, способных к фиксации азота атмосферы. При этом возрастают биохимические возможности ассоциаций азотфиксаторов, что позволяет их использовать в качестве источников энергии разнообразные соединения, в том числе и такие «труднодоступные», как гуминовые кислоты и фульвокислоты [14]. Увеличивается и разнообразие экотипов микроорганизмов, что делает ассоциации азотфиксаторов значительно более пластичными. Как будет показано в дальнейшем, такие ассоциации способны усваивать азот в различных экстремальных условиях, часто создающихся в почвах не только северных, но и южных биоклиматических зон Сибири.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
14/II 1975

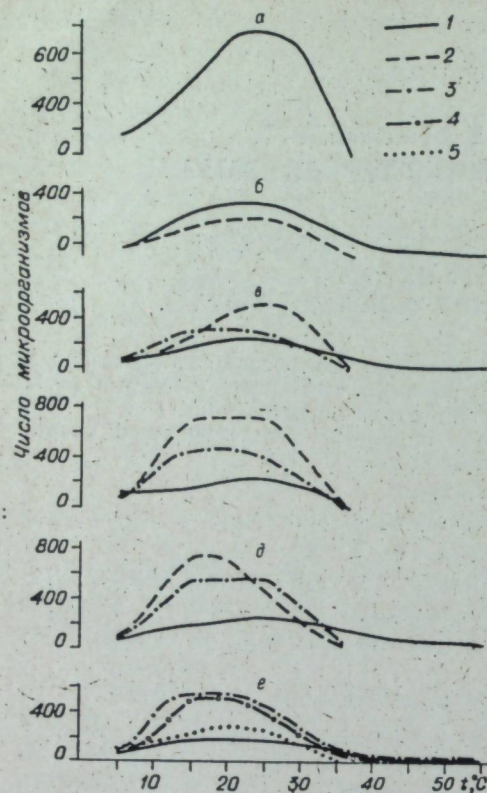
ЛИТЕРАТУРА

1. Сушкина Н. Н. 1949. Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 252 с.
2. Jaibeyo A., Moore A. W. 1963. Soil nitrogen accretion under different covers in a tropical rain forest environment.—Nature (London), 197, 317—318.
3. Moore A. W. 1966. Non-symbiotic nitrogen fixation in soil and soilplant system.—Soils Fertil, 29, 113—128.
4. Chang P. C., Knowles R. 1965. Non-symbiotic nitrogen fixation in some Quebec soils.—Canad. J. Microbiol., 11, 29—38.
5. Сахипов С. 1968. Влияние засоления на свободноживущие азотфиксирующие ассоциации.—Вест. сельхоз. науки, № 5, 74—80.
6. Мишустин Е. Н., Шильникова В. К. 1969. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., «Наука», 531 с.
7. Steyn P., Delwiche C. 1970. Nitrogen fixation non-symbiotic microorganisms in some California soils.—Environ. Sci. and Technol., 4, N 12, 1122—1128.
8. Hauke-Paciewiczowa J., Balandrean I., Dommergens I. 1970. Fixation microbienne de l'azote dans un sol salin Tunisien.—Soil. Bol. a. Biochem., 2, N 1, 43—53.
9. Rice W. A., Paul E. A. 1971. The acetylene reduction assay for measuring nitrogen fixation in water logged soil.—Can. J. Microbiol., 17, IVg, 1049—1056.
10. Dobereino I., Campelo A. B. 1971. Non-symbiotic nitrogen fixing bacteria in tropical soil.—Plant a. Soil., Spec. vol. 437—470.
11. Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. 1974. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М., «Наука», 250 с.
12. Stewart W. D. P. 1969. Biological and ecological aspects of nitrogen fixation by free living microorganisms.—Proc. Roy. Soc., B, 172, N 1029, 367—388.
13. Клевенская И. Л., Наплекова Н. Н., Гантимурова Н. И. 1970. Микрофлора почв Западной Сибири. Новосибирск, «Наука», 221 с.
14. Клевенская И. Л., Кленов Б. М. 1972. Рост и азотфиксация некоторых олигонитрофилов на гуминовых и фульвокислотах.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 127—130.

I. L. Klevenskaya

NITROGEN FIXATION BY FREELY LIVING MICROORGANISMS COMMUNICATION 1. MICROBE ASSOCIATIONS OF NITROGEN-FIXING MICROORGANISMS IN SOILS OF THE WESTERN SIBERIA

Specific association of nitrogen-fixing microorganisms have been found to develop in different soil types as far as the toposequence-podzols, podzolic, gray forest soil and chernozems, the increase in total number of nitrogen-fixing microorganisms and great increase in their specific variety. By all this the biological nitrogen fixation of the associations and their ecological plasticity are increased.



Влияние температуры на рост азотфиксирующих микроорганизмов (численность микроорганизмов в млн./мл среды).

а) Подзолистая почва: 1 — *Pseudomonas denitrificans*; б) дерново-подзолистая: 1 — *Bacillus cereus*, 2 — *Bacterium*, шт. 605; в) серая лесная: 1 — *Pseudomonas herbicola*, 2 — *Bacterium*, шт. 396, 3 — *Bacillus*, шт. 506; г) чернозем: 1 — *Bacterium*, шт. 619, 2 — *Bacillus oligonitrophilus*, 3 — *Bacillus venturii*; д) каштановая: 1 — *Bacterium aliphaticum*, 2 — *Bacillus vitreus*, 3 — *Mycobacterium globiforme*; е) торфяно-болотная: 1 — *Pseudobacterium funduliformis*, 3 — *Mycobacterium*, шт. 420, 4 — *Pseudomonas desmolyticum*, 5 — *Pseudomonas fluorescens*.

форм, способных развиваться в широком температурном диапазоне. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что несмотря на такую адаптацию, температура является мощным фактором воздействия на развитие азотфиксирующих микроорганизмов и интенсивность процесса азотфиксации. Однако значимость этого фактора, как регулятора численности микроорганизмов и, в частности, азотфиксирующих форм в различных экосистемах неодинакова.

В качестве примера можно привести данные, полученные нами для почв, сформировавшихся в различных экосистемах Горной Шории и Центральной Барабы. В глубокооподзоленных и горно-таежных почвах Горной Шории, где диапазон колебаний температуры в течение года невелик и отрицательные температуры не отмечаются [8], установившаяся корреляционная связь между этими показателями и численностью азотфиксаторов нам не удалось. В Центральной Барабе мы так же не обнаружили коррелятивной зависимости между температурой почвы и численностью азотфиксирующих микроорганизмов в лугово-черноземной почве и среднестолбчатом солонце. В торфяно-болотных почвах, температурный режим которых отличается большей жесткостью, этот фактор приобретает гораздо большее значение — отмеча-

ется в эти периоды. Исследования, проведенные в зимнее время, показали, что в непромерзающих почвах Горной Шории (глубокооподзоленная и горно-таежная бурая) число азотфиксирующих форм достигает значительных величин (до 13 млн/г почвы). Однако при этом видовой состав их резко сокращается и обильно развиваются только определенные формы, резистентные к низким температурам (*Pseudomonas denitrificans*, шт. 1523 и *Bacillus Vitreus*, шт. 2 Т).

В целом многие азотфиксирующие микроорганизмы, населяющие почвы Западной Сибири, могут интенсивно развиваться в широком диапазоне колебаний температуры (12—25°, иногда 30°). Еще шире температурные границы, в которых вообще возможно развитие (см. рисунок).

Нам не удалось обнаружить формы, адаптированные к определенным почвенным условиям (например, холодоустойчивые в подзолах и более теплолюбивые в каштановых почвах). Вероятно, одна из причин этого — резкая континентальность климата Сибири, в результате чего адаптация идет не по линии создания видов, адаптированных только к низким или к высоким температурам, а по пути создания

Таблица 2
Зависимость между численностью азотфиксирующих микроорганизмов и температурой почвы

Почва	n	r+m _r
Глубокооподзоленная (Горная Шория)	24	0,37±0,28
Горно-таежная бурая (Горная Шория)	75	-0,47±0,29
Лугово-черноземная (Центральная Бараба)	30	0,58±0,21
Торфяно-болотная (Центральная Бараба)	30	0,56±0,11
Солонец среднестолбчатый (Центральная Бараба)	35	-0,45±0,28

ется связь небольшой силы между численностью азотфиксаторов и температурой (табл. 2).

Многие авторы отмечали существенное влияние на развитие микроорганизмов влажности почвы [1—5 и др.].

Наши исследования показали, что в различных экосистемах роль этого фактора как регулятора численности азотфиксирующих микроорганизмов, как и температуры, неодинакова. Так, в глубокооподзоленных горно-таежных бурых почвах Горной Шории и торфяно-болот-

Таблица 3
Зависимость между численностью азотфиксирующих микроорганизмов и влажностью почвы

Почва	n	r+m _r
Глубокооподзоленная (Горная Шория)	64	-0,12±0,21
Горно-таежная бурая (Горная Шория)	52	-0,17±0,19
Торфяно-болотная (Центральная Бараба)	25	-0,32±0,21
Обыкновенный чернозем (Центральная Бараба)	10	0,95±0,21
Солонец среднестолбчатый (Центральная Бараба)	35	0,31±0,32
Каштановая (Кулундинская степь)	15	0,72±0,15

ных почвах Центральной Барабы, формирующихся в условиях достаточного и избыточного увлажнения, коррелятивной зависимости между влажностью почвы и числом азотфиксаторов не наблюдается. В обыкновенном черноземе и среднестолбчатом солонце Центральной Барабы и каштановой почве Кулундинской степи зависимость между этими показателями проявляется очень четко (табл. 3).

К этому следует добавить, что значение отдельных факторов может изменяться внутри экосистемы в зависимости от погодных условий отдельных лет. Так, коэффициент корреляции между общим числом азотфиксаторов и влажностью почвы в южном черноземе Кулундинской степи в типичные годы составлял 0,53 ($r=0,53\pm0,04$, $n=10$). Во влажные годы (когда осадков выпадало больше средней годовой нормы) корреляции между числом бактерий и влажностью почвы не отмечалось ($r=0,13\pm0,27$, $n=9$).

В заключение следует отметить, что режим влажности почвы оказывает селекционирующее действие на состав микробных ассоциаций азотфиксаторов: в почвах с неблагоприятным режимом влажности развиваются преимущественно азотфиксирующие актиномицеты. Как будет показано в дальнейшем, это связано со способностью этих форм развиваться при высоком осмотическом давлении среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Conn H. I. 1910. Bacteria in frozen soils. — Cbl. Bakteriolog. Parasitenkunde, Infektionsskrankh. und Hyg., Abt. 2, 28, H. 4, 422—434.
2. Feher D. 1933. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss von Temperatur und Wassergehalt des Bodens auf die Lebenserscheinungen der Bodenbakterien. — Arch. f. Mikrobiol., 4, H. 3, 447—486.
3. Самцевич С. А. 1965. О сезонности и периодичности развития микроорганизмов в почве. — Микробиология, 24, вып. 5, 615—625.
4. Рахно П. Х. 1964. Сезонная количественная динамика почвенных бактерий. Таллин, Изд-во АН ЭССР. 235 с.
5. Рахно П. Х., Аксель М., Сири Л., Рийс Х. 1971. Динамика численности почвенных микроорганизмов. Таллин, «Валгус». 208 с.
6. Клевенская И. Л., Быкадорова Л. В. 1970. Влияние температуры на рост и азотфиксирующую способность некоторых олигонитрофильных микроорганизмов. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 19—22.
7. Клевенская И. Л. 1974. Олигонитрофильные микроорганизмы почв Западной Сибири. Новосибирск, «Наука». 219 с.
8. Трофимов С. С., Таранов С. А. 1965. Почвы Горной Шории. — Тез. докл. к научн. конф. по лесному почвоведению. Красноярск, с. 155.

I. L. Klevenskaya

NITROGEN FIXATION BY FREELY LIVING MICROORGANISMS COMMUNICATION 2. DEVELOPMENT OF NITROGEN FIXATORS AND PROCESS OF BIOLOGICAL NITROGEN FIXATION AS INFLUENCED BY TEMPERATURE AND MOISTURE

The process of nitrogen fixation in the culture medium has been determined to be most intensive at 26°C. The nitrogen-fixing capacity of some nitrogen fixators has been revealed at temperatures close to 0°. The significance of soil temperature and moisture for development of nitrogen-fixing microorganisms has been found to be unequal in different ecosystems.

УДК 631.46

М. Н. ПОСАДСКАЯ, И. Н. ТРУБАЧЕВ, М. И. ВЕБЕР

АЭРОБНОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ СОЛОМЫ В МИКРОБНОМ КУЛЬТИВАТОРЕ ПЕРИОДИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ

Изучалась возможность микробиологического разложения воздушно-сухой пшеничной соломы биоценозом активного ила в микробном культиваторе периодического действия.

Установлено, что органические компоненты соломы разлагаются не более четырех суток. Интенсивнее органическое вещество окисляется в первые двое суток. В растворимой фракции среды накапливаются гумусовые вещества. Разложение лигнина в соломе за четверо суток достигало 32,3%, клетчатки — 76%.

Процесс микробиологического окисления органических веществ широко используется в практике очистки бытовых и промышленных сточных вод и при изучении природы биологического разложения растительных остатков.

При разработке замкнутых биотехнических систем прогресс микробиологического окисления может быть использован как промежуточное гетеротрофное звено — этап, на котором окисляются непищевые органические продукты до минеральных солей, воды и углекислого газа. Одним из непищевых компонентов экосистемы могут быть отходы высших растений — солома.

Исследования разложения растительных остатков в природе почвенными грибами, актиномицетами и бактериями немногочисленны. В основном это работы по утилизации целлюлозы, лигнина и гумусовых веществ определенной группой макро- и микроскопических грибов [1—3] и природными ассоциациями микроорганизмов [4, 5]. Биологическая реградация соломы почвенными микроорганизмами остается мало изученной. Недостаточная исследовательность этого вопроса ощущается при разработке методов и технологии биологического процесса окисления соломы.

Лабораторные опыты по аэробной минерализации твердых выделений человека в микробном культиваторе [6] помогли найти направление и разработать методику исследования биологического окисления соломы на основе получения специфичного биоценоза активного ила.

Задачей настоящей работы было изучение возможности микробиологической минерализации пшеничной соломы в аэробных условиях. Использование микроорганизмов лесной подстилки, навоза, рубца жвачных животных и активного ила, перерабатывающего твердые выделения человека, позволило за два года получить микробный ценоз, адаптированный к соломе. Он состоял из бактерий актиномицетов, дрожжей и плесневых грибов.

Воздушно-сухая пшеничная солома, полученная при выращивании пшеницы в искусственных условиях фитотрона (система), состояла из лигнина — 31%, клетчатки — 31,2, углеводов — 15,3, белка (сырого протеина) — 14,9 и золы — 7,6%. Выбор режима работы лабораторной установки по окислению соломы основывался на опыте минерализации твердых выделений человека [6, 7].

Опыты ставили на непроточной модели микробного культиватора, который представлял собой металлический сосуд цилиндрической формы с внутренним диаметром 90 мм (рис. 1). К верхней съемной крышке культиватора подключали механический сепаратор пены для разделения газовой и жидкой фракций. Для визуального наблюдения процесса в микробный культиватор были вмонтированы два окна из оргстекла. Процесс минерализации вели при аэрации суспензии воздухом в количестве 3 л/л/мин через барботажное устройство, расположенное на нижней съемной крышке культиватора. Температурную стабилизацию суспензии осуществляли прокачиванием воды термостатом через термостабилизирующую рубашку.

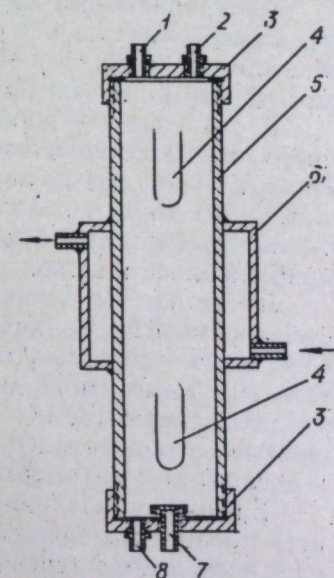


Рис. 1. Схема микробного культиватора:

1 — вход суспензии в сепаратор пены из культиватора; 2 — выход суспензии из сепаратора пены в культиватор; 3 — съемные крышки для входа и выхода биомассы; 4 — смотровые окна для визуального наблюдения; 5 — микробный культиватор; 6 — рубашка термостабилизации; 7 — выход суспензии из культиватора; 8 — вход воздуха.

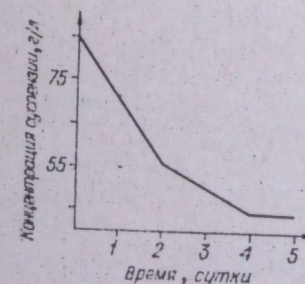


Рис. 2. Скорость окисления компонентов соломы (г/л в сухом весе).

Пшеничную солому, предварительно размолотую до размеров 0,6—3,0 мм, в количестве 60 г суспендировали в 1 л воды. К соломе добавляли 4 г ила по сухому весу и в качестве затравки 26 г недоокисленных продуктов соломы, возвращенных из предыдущего процесса минерализации. Загружаемая концентрация сухого вещества среды составляла 86 г/л водопроводной воды. рН среды в начале процесса 6,8, в конце 7,2—8,2. Длительность процесса минерализации четверо суток.

По окончании цикла всю суспензию сливали и центрифугировали с целью отделения растворимой фракции (фугат) от недоокисленной фракции взвешенного осадка. Верхний слой сырого осадка представлял собой скопление микробных клеток биоценоза активного ила, который с вычетом прироста переносили в последующий цикл. Прирост ила за цикл минерализации составлял 0,4—1,6 г/л в сухом весе. Зольность ила в течение всего эксперимента равнялась в среднем 6,4%.

Минерализуемую среду ежедневно контролировали на содержание сухого остатка, а в конце и в начале цикла — на химический состав органических (лигнин, клетчатка, белки, углеводы) и минеральных (P, Mg, S, K, Na, Ca) веществ.

В условиях микробного культиватора наиболее интенсивное течение процесса минерализации отмечено в первые двое суток (рис. 2). За этот период окислялось в среднем до 30 г/л (35%) сухого вещества, т. е. от 16 до 14 г/л за сутки. В последующие двое суток скорость окисления снижалась до 6—5 г/л в сутки, а к концу четвертых суток приближалась к нулю.

Известно, что скорость процесса минерализации в значительной степени зависит от химического состава разлагающегося материала. С большей скоростью микроорганизмами окисляются вещества легкогидролизуемые: моно-дисахариды, целлюлоза, гемицеллюлоза, аминокислоты, жиры [8, 9]. Вещества трудногидролизуемые (отдельные фракции гемицеллюлозы, гумусовые вещества, лигнин) устойчивее к разложению микроорганизмами.

Благодаря разложению легкогидролизуемого органического вещества процесс минерализации в первые двое суток (см. рис. 2) протекает значительно интенсивнее, что, возможно, приводит к относительному увеличению содержания лигнизированной клетчатки в суспензии и замедлению разложения органических компонентов минерализуемой среды в последующие сутки. Показатели процесса окисления соломы в микробном культиваторе представлены в табл. 1.

При химическом анализе среды обнаружено, что разложение лигнина за цикл достигало в среднем 32,3%, клетчатки — 76, углеводов соединений — 58,9, белковых — 59,2%. В результате трудной окисляемости лигнина микроорганизмами и утилизации легкоокисляемых продуктов в процессе процентное содержание лигнина в среде на выходе заметно возросло. Содержание же лигнина в среде на входе было за-

Таблица 1
Динамика химического состава сухого вещества среды

Фракция сухого вещества	Начало цикла		Конец цикла	
	г/л	%	г/л	%
Лигнин	30,58	35,6	20,74	46,1
Клетчатка	21,61	25,1	5,17	11,5
Углеводы	12,04	14,0	4,95	11,0
Белки (сырой протеин)	11,7	13,6	4,78	10,6
Зольные элементы	6,39	7,4	4,17	9,27
Неидентифицированная фракция	3,68	4,3	5,19	11,5

вышено в связи с подачей недоокисленных продуктов соломы из предыдущего цикла.

Распад белковых соединений среды сопровождался ресинтезом их микроорганизма активного ила, вследствие чего разложение белковых фракций в суспензии не превышало 59,2% за цикл. В растворимой фракции фугата замечено накопление за цикл гумусовых веществ в среднем до 0,8 г/л в сухом весе. Интенсивное образование гумусовых продуктов в среде наблюдалось в последние двое суток процесса минерализации.

Так как основное окисление органического вещества соломы в микробном культиваторе приходится на первые двое суток (см. рис. 2), то можно предположить, что внесение новой порции соломы и удаление накапливающихся продуктов обмена из среды обеспечит более интенсивное течение процесса в последующие сутки. Для недоокисленных продуктов соломы в условиях экосистемы, вероятно, необходимо применение биологических ступеней минерализации.

При применении данного процесса в животноводстве недоокисленный продукт с адсорбированными на нем микроорганизмами активного ила может быть использован как источник витаминов и минеральных солей для кормовых добавок.

Предварительные исследования минерализации соломы показали, что содержание лигнина в среде на выходе не превышает 37%, если процесс вести без добавок недоокисленных фракций соломы из предыдущего цикла минерализации. В минерализуемой среде присутствие азота и растворимых минеральных солей необходимо для жизнедеятельности микроорганизмов активного ила. Из табл. 1 видно, что с 86 г сухого вещества на 1 л поступает 6,39 г (7,4%) зольных элементов. Содержание общего азота в среде составляет в среднем 1,87 г/л (2,2% от исходного количества сухого вещества).

Химические исследования среды на входе и выходе из культиватора показали, что растворимая в воде минеральная фракция солей в начале цикла содержит все биогенные элементы, необходимые для жизнедеятельности микроорганизмов ила (табл. 2).

По окончании процесса минерализации количество солей в среде, кроме серосодержащих соединений, увеличивалось более чем в два раза. Нулевая концентрация растворимых серосодержащих компонентов фугата на выходе, вероятно, может быть объяснена выходом соединений серы из процесса в виде летучих окислов и сероводорода. При корректирующей добавке серы в виде $MgSO_4$ и H_2SO_4 в начале и на третьи сутки процесса изменений в скорости биологического окисления соломы не наблюдалось. На химическом составе активного ила добавка серы не отражалась.

Таким образом, в данной работе показана возможность аэробного разложения воздушно-сухой пшеничной соломы в микробном культиваторе периодического действия. При концентрации 86 г/л сухого вещества, температуре 36—37°C специфичным биоценозом активного ила за четверо суток окисляется в среднем 41 г/л (47,6%) соломы. Наиболее интенсивная минерализация органических компонентов соломы отмеча-

Таблица 2
Элементарный состав растворимой фракции среды, г/л

Время	N	P	Mg	S	K	Na	Ca	Cl
Начало цикла	0,138	0,123	0,024	0,034	0,571	0,011	0,072	0,017
Конец цикла	0,246	0,280	0,086	0,000	1,485	0,052	0,140	0,080

ется в первые двое суток, в последующие двое суток интенсивность процесса снижается. Растворимые минеральные элементы фугата на выходе из процесса могут быть использованы как питательные добавки для выращивания хемо- и автотрофов в экосистеме. Более глубокое разложение органических соединений соломы, по-видимому, возможно при использовании ступенчатого микробиологического процесса.

Институт физики им. Л. В. Киренского
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
10/X 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Частухин В. Я., Николаевская М. А. 1969. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., «Наука».
2. Gulyas F. 1967. *Agrokemia es talaitan*, köt. 16, № 1, 2.
3. Trojanowski Jerzy. 1969. *International biodeterioration*, sull. 5, № 3.
4. Имшенецкий А. А. 1953. Микробиология целлюлозы. М., Изд-во АН СССР.
5. Наплекова Н. Н. 1974. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск, «Наука».
6. Попова М. Н., Рерберг М. С., Овчаренко Н. А. 1969. В кн.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Тр. II Всесоюз. совещ. Красноярск, с. 235.
7. Посадская М. Н., Рерберг М. С., Вебер М. И., Трубаев И. Н. 1972. Матер. VII Всесоюз. рабочего совещ. по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев, с. 87.
8. Gaur A. C., Sadasivam K. V., Vimal O. P., Mathur R. S., Kavimandan S. K. 1973. *Zbl. Bakteriologie, Parasitenkrank, Infektionskrankheit und Hygiene*, abt. 2, 128, № 1, 2.
9. Теппер Е. З., Комаревцева Л. Г., Симакова И. С. 1975. Изв. Тимирязевской с.-х. академии, вып. 1, с. 121.

M. M. Posadskaya, I. N. Trubachev, M. I. Veber

POSSIBILITIES OF AEROBIC DECOMPOSITION OF STRAW IN A MICROBIC BATCH CULTIVATOR

The possibility of microbiological decomposition of air-dried wheat straw by specific biocenosis of activated sludge was studied in the batch microbic cultivator.

The decomposition of straw organic components was found to last not more than 4 days. More intense oxidation of the organic components occurs in the first two days. The accumulation of humus substances can be observed in the soluble fraction in the medium. The decomposition of lignin in the straw in four days was as high as 32,3%, that of cellulose — 76%.

УДК 634.0.453+595.70

М. М. ДОЛГИН, В. И. НИКОЛЬСКИЙ

БИОЛОГИЯ ЛИСТВЕННИЧНОЙ ПОЧКОВОЙ ГАЛЛИЦЫ

Изучена биология лиственничной почковой галлицы в условиях Хакасии. Установлены сроки и продолжительность лёта имаго, соотношение полов и плодовитость самок. Прослежен цикл развития вредителя. Получены данные о гибели галлицы на различных стадиях развития.

Лиственничная почковая галлица — *Dasyneura laricis* F. Lw. (Diptera, Cecidomyiidae) — опасный вредитель лиственничных насаждений Сибири [1—5]. На юге Красноярского края и в Хакасии галлицей заселено до 80% лиственничников и до 90% лесосеменных участков.

Лиственничная почковая галлица повреждает деревья всех классов возраста, особенно сильно в редкостойных лиственничниках, в насаждениях паркового типа, а в высокополнотных насаждениях — отдельные деревья, произрастающие на опушках.

Галлица повреждает почки брахибластов. Массовый опад брахибластов влечет за собой усыхание ауксбластов, деформирование и гибель отдельных ветвей, снижение прироста и ухудшение общего физиологического состояния лиственницы [6, 7]. При многократном и сильном заражении деревья перестают плодоносить. В результате деятельности этого вредителя более 500 га лесосеменных участков, созданных спецлесхозами Хакасии в 1964—1970 гг., оказались непригодными для выращивания семян. В связи с этим возникла необходимость разработки системы мероприятий по защите семенных участков от почковой галлицы. Для этого требуется знание биологии, экологии и динамики численности вредителя. Однако эти вопросы еще слабо изучены. В работах [1, 4] приводятся лишь краткие сведения о цикле развития и хозяйственном значении вредителя. Между тем образ жизни почковой галлицы в Сибири отличается от образа жизни почковой галлицы, развивающейся в Западной Европе на европейской лиственнице [8, 9].

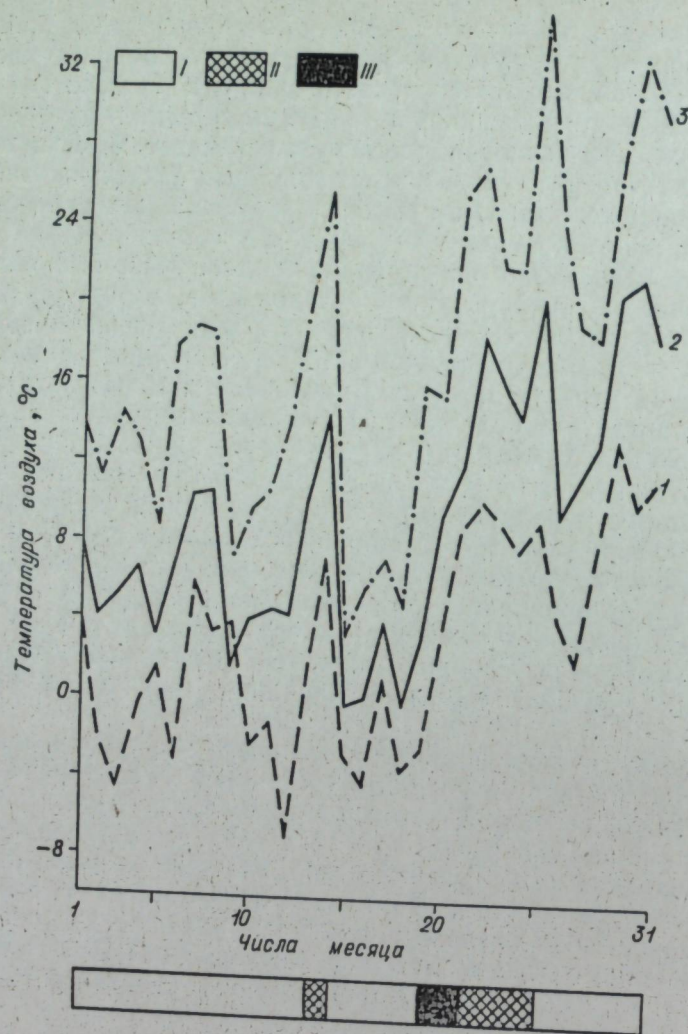
Настоящая статья посвящена биологии лиственничной почковой галлицы. Наблюдения проводили в 1973—1974 гг. в Ширинском и Орджоникидзевском районах Хакасской автономной области.

Начало и продолжительность лёта галлицы устанавливали с помощью фонариков из мельничного газа, надетых на ветки лиственницы с прошлогодними галлами. До начала лёта с различных участков собирали прошлогодние галлы и помещали в садки до 100—150 штук для определения процента вылета и соотношения полов галлицы и зараженности ее паразитами. Потенциальную плодовитость вредителя определяли подсчетом яиц в яйцевых трубках самок.

Систематически вскрывали и анализировали: с апреля по июль прошлогодних галлов для установления сроков окукливания, продолжительности фазы куколки, начала лёта галлицы и ее паразитов; в конце мая и первой половине июня — брахибласты для выяснения процесса откладки яиц; с середины июня и до конца сентября — галлы текущего года для определения сроков появления, продолжительности развития и времени коконирования личинок, их гибели в процессе развития и зараженности паразитами.

Лёт почковой галлицы зависит от особенностей весны и местных микроклиматических условий. В Хакасии он чаще наблюдается во второй половине мая. Весной 1973 г. с 11 до 21 мая стояла холодная погода с сильными ветрами, заморозками и снегопадами. Лёт имаго галлицы отмечен в третьей декаде мая. В 1974 г. заметное потепление наступило 13 мая, когда максимальная температура воздуха превысила 20, а минимальная — 0°C, 14 мая вылетели первые особи галлицы. Однако в ночь на 15-е произошло резкое похолодание и лёт прекратился. Он возобновился 20 мая и закончился очень быстро, так как с 20 по 25-е стояла теплая погода (см. рисунок). Массовый лёт имаго продолжался всего два дня: 20 и 21 мая, 22-го он значительно ослаб, а 23-го визуальное уже не удавалось обнаружить летающих комаров. Анализ прошлогодних галлов показал, что 24 мая в галлах встречались лишь единичные куколки вредителя.

Процент вылета имаго галлицы весной 1974 г. на модельных деревьях составлял $47,4 \pm 5,3$, а в целом по Копьевскому спецлесхозу



Температура воздуха в мае 1974 г. и периоды лёта лиственничной почковой галлицы.
1 — минимальная, 2 — среднесуточная, 3 — максимальная. I — лёта галлицы нет, II — одиночный лёт, III — массовый лёт.

был еще меньше. Из 3274 галлов, собранных в различных лесных участках, вылетело 1211 имаго, т. е. 37%.

Определение соотношения самцов и самок показало, что самок отрождается значительно больше, чем самцов. Из 1349 особей галлицы, у которых удалось установить половую принадлежность, 909 оказались самками и 440 — самцами, соотношение полов равно 2,06. Следовательно, около 2/3 генерации составляют самки, а 1/3 — самцы. Б. М. Мамаев [10], изучая половое соотношение у имаго 60 видов галлиц, обнаружил преобладание самок во всех исследованных популяциях. Это позволило предположить способность галлиц к партеногенезу.

По данным Н. Г. Коломийца [1], лёт и откладка яиц лиственничной почковой галлицы происходят в тот период, когда хвоя на деревьях достигает в длину 5 мм. Однако это не обязательное условие. Весной 1974 г., в период массового лёта имаго, хвоя лиственницы достигала в длину 10—12 мм. Расхождения эти, возможно, связаны с различием погодных условий в годы наблюдений.

Перед тем, как откладывать яйца, самка тщательно обследует побег, переползая по нему от почки к почке. На побеге с 15—20 почками

она может задержаться более часа. Обследуя пучок хвоинок, самка обходит вокруг его основания и неоднократно просовывает яйцеклад между кроющими чешуйками и хвоинками. Часто она возвращается к уже пройденным пучкам. Старые галлы препятствуют продвижению самки. Натываясь на них, она часто поворачивает назад. Поскольку в период лёта хвоинки лиственницы имеют длину около 10 мм, то галлице трудно просовывать свой мягкий яйцеклад в центр пучка. Поэтому самки откладывают яйца в основном под кроющие чешуйки хвоинок. В одну почку — 1—2 яйца, максимум 8, но это очень редко. При вскрытии 387 пучков хвоинок, заселенных галлицей, обнаружено 543 яйца, т. е. на одну почку приходится в среднем 1,4 яйца. В яйцевых трубках самок обнаружено от 67 до 96 яиц, в среднем 83. Следовательно, каждая самка лиственничной почковой галлицы может повредить около 60 почек, что легко определить делением потенциальной плодовитости самок на количество яиц, откладываемых в одну почку.

Примерно через неделю после откладки яиц отрождаются личинки. Из-под кроющих чешуек они проникают в центр пучка и образуют галл. Появление первых галлов в 1974 г. отмечено в первой декаде июня. Периодические вскрытия и анализ содержимого молодых галлов текущего года показали, что в начальный период почти во всех галлах находятся личинки, часто в одном галле по несколько личинок. Пустые галлы встречаются редко. Личинки блестящие, со слабым розовым пятнышком в середине, находятся в основании галла в полужидкой среде. В дальнейшем часть личинок погибает, по-видимому, в результате конкуренции, и в июле — августе в галлах с вредителем остается по одной личинке (табл. 1). В конце июля основание галла высыхает и превращается в круглую, хорошо заметную зеленоватую площадку, на которой находится взрослая личинка галлицы оранжевого цвета длиной до 1,5 мм. К середине августа длина ее достигает 2 мм. Закончив питание, личинка уходит из основания галла и плетет белоснежный кокон, который располагается сбоку галла, между его лепестками. Большая часть личинок коконизируется во второй половине августа, остальные — в сентябре.

Таблица 1

Анализ вскрытых галлов

Дата вскрытия	Вскрыто галлов, экз.	Пустых		Обнаружено личинок, экз.			Число развивающихся личинок на 1 галл
		экз. %		развивающихся	погибших	в коконе	
21 июня	100	1	99	151	10	0	1,5
		1,0	99,0				
25 »	200	2	188	281	25	0	1,5
		1,0	99,0				
5 июля	509	28	481	499	6	0	1,0
		5,5	94,5				
29 »	509	29	480	516	25	0	1,1
		5,5	94,5				
16 августа	299	40	259	262	39	6	1,1
		17,0	83,0				
19 »	200	22	178	173	9	3	1,0
		11,0	89,0				
28 »	100	14	86	29	4	58	1,0
		14,0	86,0				

Таблица 2
Анализ галлов за зимний период 1973/74 г.

	Дата анализа		
	8/IX 1973	17/XII 1973	5/V 1974
Вскрыто галлов (шт.)	600	600	100
Из них оказались (%) :			
с коконами галлицы	87,0	77,0	0
с куколками галлицы	0	0	49,0
с погибшими личинками	3,0	5,2	2,0
с паразитами	8,0	5,8	6,0
пустых	2,0	12,0	43,0

на модельных деревьях нормально закоконировалось 87% личинок. Из них весной 1974 г. окуклилось всего 49%. За зимний период резко увеличился процент пустых галлов. 8 сентября 1973 г. пустые галлы составляли 2%, 17 декабря на этих же деревьях их было 12%, а 5 мая 1974 г. — 43% (табл. 2).

Число пустых галлов увеличивается в связи с гибелью закоконировавшихся личинок галлицы от погодных факторов, так как расселение энтомофагов и внутривидовая конкуренция в зимний период исключены. Окукливание личинок происходит весной следующего года. В 1974 г. личинки окуклились в первой декаде мая. Стадия куколки длилась 15—20 дней.

В заключение следует отметить, что листовенничная почковая галлица — высокоспециализированный растительноядный паразит, тесно связанный с кормовым растением. Об этом свидетельствуют особенности его биологии — способность образовывать галл, внутри которого живет и развивается личинка галлицы, короткий период лета, отсутствие питания на стадии имаго, преобладание самок в популяции и синхронность развития галлицы с фенологией листовенницы.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Колоснец Н. Г. 1955. Листовенничная галлица *Dasyneura laricis* F. Lw. (Diptera, Cecidomyiidae) в лесах Сибири. — Зоол. ж., 34, вып. 2, 347—350.
2. Нальняева Т. И. 1960. Материалы о вредителях листовенницы сибирской в Туве. — Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР, вып. 5. Новосибирск, с. 149—156.
3. Кондаков Ю. П., Казачинская Т. П. 1964. Эколого-географическая характеристика. — В кн.: Листовенница. Красноярск, с. 283—296.
4. Рожков А. С. 1966. Вредители листовенницы сибирской. М., «Наука». 328 с.
5. Красикова Н. С., Михайлова А. М. 1956. Листовенничная почковая галлица в окрестностях Томска. — Тр. Томского Гос. ун-та, 142, сер. биол. наук. Томск, с. 209—214.
6. Вержуцкий Б. Н., Волкова Л. М. 1970. Развитие галлов из брахибластов листовенницы, пораженной галлицей *Dasyneura laricis* F. Lw. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 121—124.
7. Вержуцкий Б. Н. 1972. Морфологические изменения у деревьев, поврежденных листовенничной почковой галлицей. — В кн.: Анатомические, гистохимические и биохимические преобразования у листовенницы при повреждении насекомыми. Иркутск, с. 68—76.

8. Nüsslin O., Rhumbler L. 1927. Forstinsectenkunde. Berlin.
9. Escherich K. 1942. Die Forstinsecten Mitteleuropas, 5. Berlin, S. 575—580.
10. Мамаев Б. М. 1955. Соотношение полов и возможность партеногенеза у галлиц. Зоол. ж., 34, вып. 3, 564—569.

М. М. Dolgin, V. I. Nicolsky

BIOLOGY OF LARCH BUD GALL MIDGE

The biology of larch bud gall midge has been studied under conditions of Hakasiya. The dates and duration of imago flying, the relationship of sexes and fertility of females have been established. The cycle of the development of the pest has been observed. The data on dying of gall midge at various stages of development have been obtained.

УДК 576.895.771

В. Н. ДАНИЛОВ

НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ СССР ВИД КОМАРА *Aedes (Ochlerotatus) increpitus* Dyar (Diptera: culicidae)

Приводится описание самки, самца и личинки IV стадии нового для фауны СССР комара *Aedes (Ochlerotatus) increpitus* Dyar, ранее известного лишь из Северной Америки, а теперь найденного на севере Приамурья и Забайкалья и на юго-востоке Западной Сибири. Сообщаются некоторые сведения о биологии этого вида, по-видимому, широко распространенного в горных районах Сибири и Дальнего Востока — от Алтая до Тихого океана.

При изучении фауны и биологии гнуса в Зейском районе Амурской области [1] нами в 1972—1973 гг. впервые в СССР и Палеарктике были обнаружены самки и личинка комара *Aedes (Ochlerotatus) increpitus* Dyar, известного ранее только из Северной Америки — с запада Канады и США [2—10 и др.]. В 1975 г. они были найдены также на севере Байкала, а в коллекции Института медицинской паразитологии и тропической медицины (ИМП и ТМ) был обнаружен препарат гипопигия самца этого вида из Кемеровской обл. Поскольку в отечественной литературе сведения об *A. increpitus* отсутствуют, ниже приводится описание найденных самок, самца и личинок.

Самка. Комары средних размеров. Хоботок длиннее передних бедер, целиком черный или с редкими вкраплениями мелких светлых чешуек. Шупики черные, с вкраплениями светлых чешуек преимущественно у сочленений сегментов; усники темные. Затылок в средней части и по краям глаз в узких светлых чешуйках; с каждой стороны затылка имеется пятно из узких бронзовых чешуек; щеки в широких светло-серых чешуйках с небольшим темным пятном. Торчащие вильчатые чешуйки светло-желтые посредине затылка и темные по бокам.

Покровы груди темные. Среднеспинка с хорошо выраженной продольной срединной полосой из узких изогнутых бронзовых чешуек; бока среднеспинки, а также пространство перед щитком и щиток покрыты узкими белыми чешуйками (с небольшой примесью бронзовых), которые в задней половине среднеспинки могут образовывать узкие субме-

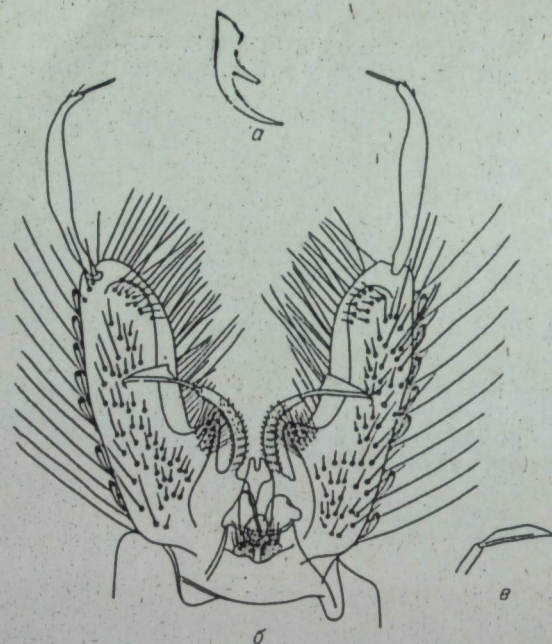


Рис. 1. Детали строения имаго *Aedes increpitus* и *A. behningi*
а — коготок лапки самки *A. increpitus*; б — гипопигий самца *A. increpitus*; в — крыло класпеты самца *A. behningi* (по [11]).

разуя треугольные пятна, заметные сверху лишь на последних тергитах. От середины светлой перевязи II тергита может отходить назад небольшой выступ, не достигающий заднего края тергита. На вершине V—VIII тергитов обычно имеются очень узкие светлые перевязи или отдельные вкрапленные светлые чешуйки. Церки длинные, явственно выступающие. Снизу брюшко в светлых чешуйках, по бокам у вершин стернитов с темными пятнами.

Бедра и голени спереди пестрые, в перемешанных светлых и темных чешуйках, сзади преимущественно светлые, с коленными пятнами. Лапки со светлыми кольцами у оснований члеников, на средних члениках задних лапок такие кольца занимают около половины их длины.

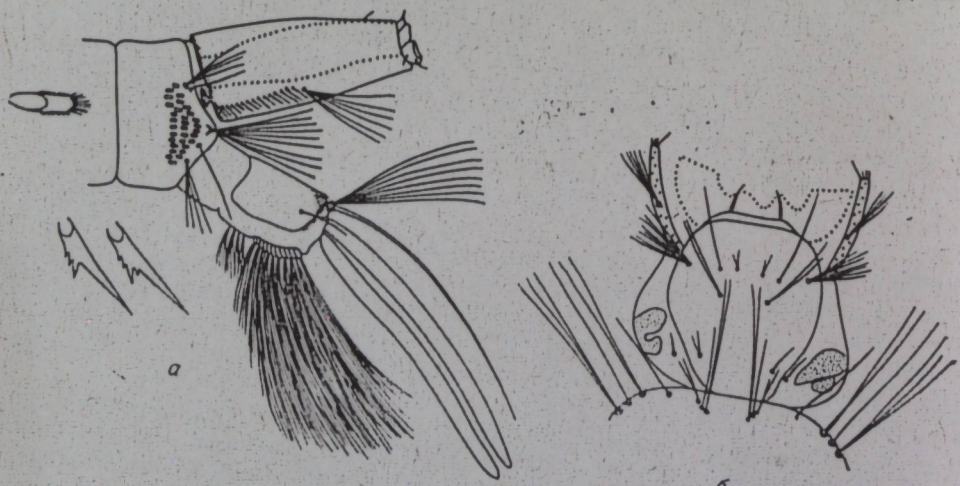


Рис. 2. Личинка *Aedes increpitus*
а — задний конец брюшка (сбоку); б — голова и переднегрудь (сверху).

диальные полоски, по одной с каждой стороны. Бочки груди черные, с пятнами широких белых чешуек, за исключением проэпимер, покрытых узкими изогнутыми чешуйками бронзовыми в верхней половине и белыми в нижней. Пятно чешуек на стерноплеврах не доходит до их переднего угла (его могут достигать лишь отдельные разрозненные чешуйки), а на мезэпимерах — до их нижнего края. Есть посткоккальное пятно, гипостигмального нет. Нижних мезэпимерных щетинок от 1 до 5.

Первый тергит брюшка с пятном светлых чешуек посередине, следующие с четкими светлыми поперечными перевязями у оснований, сужающимися от середины к краям тергитов, где они снова расширяются, об-

Первый членик со светлой продольной полоской сзади, а спереди чешуйки могут доходить почти до его вершины. IV и V членики передних и V членик средних лапок целиком темные. Коготок (рис. 1, а) круто изогнут на некотором расстоянии от основания дополнительного зубчика.

Крылья длиной 4—4,5 мм преимущественно в темных чешуйках, светлые только в передней части крыла (костальная, субкостальная и I радиальная жилки), иногда лишь у основания костальной жилки.

Самец. Гипопигий (рис. 1, б) похож на гипопигий *A. behningi*, отличаясь от него строением крыла класпеты: у *A. increpitus* оно имеет довольно длинную рукоятку, у *A. behningi* ее нет (рис. 1, в).

Личинка IV стадии (рис. 2) средних размеров (длина тела 7—8 мм), величиной с личинку III стадии *A. communis*. Ширина головы в 1,3—1,5 раза больше, чем ее длина. Наружные лобные волоски из 6—8 ветвей, средние простые, внутренние, позади средних, простые или из 2 ветвей — одна может быть явственно короче и тоньше другой. Задние волоски наличника между основаниями средних волосков из 2—3 тонких коротких ветвей. Усики длиной около 1/2 длины головы, покрыты мелкими шипиками, разбросанными на дорзальной и вентральной сторонах усика. Пучок из 4—7 ветвей, не достигающих вершины усика, отходит на расстоянии 1/3 — чуть меньше 1/2 длины усика от основания.

Волоски переднегруды: первый длинный, из 1—2 ветвей; второй средних размеров, простой; третий короткий, из 1—2 ветвей; четвертый средних размеров, простой; пятый длинный, из 2—3 ветвей; шестой длинный, простой; седьмой длинный, из 3 ветвей.

Щетка VIII сегмента брюшка из 29—45 (в среднем 34) чешуек, расположенных треугольным пятном. Каждая чешуйка имеет на вершине приблизительно одинаковые по размерам шипы, а с боков покрыта более мелкими шипиками. Волоски позади щетки: крайний верхний из 2—5, средний из 6—10, крайний нижний из 4—5 ветвей, промежуточные простые.

Ширина сифона у основания в 1,5—1,6 раза выше, чем у вершины; сифональный индекс 2—2,1. У основания сифона имеются ушки и темное кольцо. Гребень из 21—23 тесно сидящих зубцов занимает от 1/3 до 2/5 длины сифона от основания. Зубцы, величина которых уменьшается в проксимальном направлении, имеют у основания от 2 до 5 дополнительных зубчиков. Пучок из 5—8 ветвей, примерно равных в длину ширине сифона у основания, отходит за дистальным зубцом гребня, на расстоянии чуть меньше половины длины сифона от основания. Волоски на вершинах задних клапанов стигмальной пластинки тонкие, слабо-изогнутые.

Анальный сегмент брюшка больше в длину, чем в высоту. Седло покрывает около 3/4 его боковых сторон и усажено по заднему краю микрошипами, более крупными, чем на его остальной поверхности; боковой волосок простой, чуть короче длины седла. Наружные хвостовые волоски простые, длинные, внутренние короче, из 7—9 ветвей. Плавник из 14—16 пучков, объединенный общим основанием, и 2—4 пучков впереди от него. Жабры одинаковой длины, в 3—3,5 раза длиннее седла.

Материал. 68 самок и одна личинка из Зейского района Амурской обл., 5 самок и 2 личинки из Северо-Байкальского района Бурятской АССР и препарат гипопигия самца из с. Березовка Кемеровской обл., определенного как *A. behningi* Mart. (коллекция ИМПНТМ).

Замечания по систематике. *A. increpitus*, по-видимому, был известен из пределов СССР и ранее, но принимался за «сибирскую форму» *A. riparius*, отличающуюся от европейских и североамериканских популяций этого вида темной продольной полосой на среднеспинке [11]. Между тем и в Амурской области, и в Бурятии, наряду с *A. in-*

crepitus, нами были обнаружены типичные *A. riparius* с одноцветной среднеспинкой. Таким образом, эти два вида симпатрические, а не «переходят друг в друга»: сначала европейская форма в сибирскую, а затем сибирская форма в североамериканскую, более близкую по окраске к европейской, как это можно представить из данных А. В. Гусевича с соавт. [11].

Весьма вероятно также, что к востоку и северу от Красноярска (восточнее и севернее зон смешанных лесов и лесостепи) *A. increpitus* принимался и принимается за *A. cantans*, которого, по нашему убеждению, в этих районах нет.

Биология. Большинство самок *A. increpitus* (59 из 73) отловлено в пойме р. Гилюй (крупный правый приток р. Зeya, севернее г. Зeya) у перевоза по дороге Золотая Гора—Кировский, в горном районе (хр. Тукурингра) на высоте около 500 м над ур. м. Комары собраны на себе и на темной ткани чучелообразной ловушки для мошек и слепней во второй декаде июля 1972 и 1973 гг.; это был единственный вид комаров, нападавший в это время на людей днем и вечером, в тени и на солнце. По-видимому, *A. increpitus*—самый ранний вид комаров в данном районе, так как в это время даже такой ранневесенний вид, как *A. communis*, еще находился в IV личиночной стадии. Преимагинальных стадий *A. increpitus* здесь не обнаружено; это свидетельствует о том, что они развиваются раньше, по-видимому, в июне; к сожалению, в это время данный район труднодоступен из-за ледников, покрывающих долины рек и ручьев.

В окрестностях г. Зeya единичные самки *A. increpitus* отлавливались колоколом Березанцева с начала июня до третьей декады августа 1973 г. Единственная личинка найдена здесь в середине мая 1972 г. в березовом лесу предгорий хр. Тукурингра в полужатенном шурфе с температурой воды 2° вместе с личинками *A. communis*, *A. punctor* и *A. implicatus*.

В Бурятской АССР комары *A. increpitus* обнаружены в пойме р. Тья (будущая станция Северо-Байкальск на трассе БАМа) в предгорьях Байкальского хребта на высоте 400—500 м над ур. м. Личинки обнаружены в конце июня 1975 г. в небольшом (1×10,5 м) довольно глубоком водоеме искусственного происхождения с чистой водой без растительности, расположенном на глинистой почве рядом с протокой р. Тья, вместе с личинками *A. communis*, *A. pionips* и *A. cinereus*.

Самец *A. increpitus* отловлен в пойме р. Томь в предгорьях Кузнецкого Алатау в начале июня 1965 г.

Из приведенных выше данных видно, что *A. increpitus* относится к числу ранних видов комаров и встречается, как правило, в поймах рек, текущих в горах и предгорьях. Эти наблюдения хорошо согласуются с данными североамериканских авторов [2—10] о том, что в Неарктике этот вид также приурочен в основном к долинам рек и каньонам на умеренных высотах в горных районах; что касается его раннего выплода, то, например, в штате Орегон, на северо-западе США, развитие преимагинальных фаз и даже небольшой выплод *A. increpitus* происходит зимой [10].

В Северной Америке *A. increpitus* приурочен к горным хвойным и смешанным лесам (Кордильеры), поэтому в СССР он, вероятно, широко распространен в горных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока—от Алтая до Тихого океана. Может быть обнаружен также в Северной Монголии, Северо-Восточном Китае и на Корейском полуострове.

Институт медицинской паразитологии
и тропической медицины
им. Е. Н. Марциновского, Москва

Поступила в редакцию
26/ХІІ 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Данилов В. Н., Косовских В. Л. 1976. Фауна и биология кровососущих двукрылых (гнуса) в Зейском районе Амурской области, включая участок трассы Байкало-Амурской магистрали. Сообщение 1. Комары (*Culicidae*).—Мед. паразитол. и паразит. бол., 45, 1.
2. Rempel J. G. 1950. A guide to the mosquito larvae of Western Canada.—Canad. J. Res. (D), 28, 207—248.
3. Stage H. H., Gjullin C. M., Yates W. W. 1952. Mosquitoes of Northwestern states.—Agric. Handb. (US Dep. Agric.), 46, 1—95.
4. Rempel J. C. 1953. The mosquitoes of Saskatchewan.—Canad. J. Zool., 31, 433—509.
5. Carpenter S. J., La Casse W. J. 1955. Mosquitoes of North America (north of Mexico). Berkeley—Los Angeles, p. 1—360.
6. Nielsen L. T., Rees D. M. 1961. An identification guide to the mosquitoes of Utah.—Univ. Utah Biol. Serv., 12 (3), 1—58.
7. Carpenter S. J. 1962. Observations on the distribution and ecology of mountain *Aedes* in California. VI. *Aedes increpitus* Dyar.—Calif. Vector Views, 9, 39—44.
8. Chapman H. C. 1966. The mosquitoes of Nevada. Agric. Res. Serv. (US Dep. Agric.) and Nev. Univ. Max C. Fleishmann Col. Agric., 2, 1—43.
9. Matheson R. 1966. Handbook of the mosquitoes of North America. 2nd Ed. N. Y.—London, p. 1—314.
10. Gjullin C. M., Eddy G. W. 1972. The mosquitoes of Northwestern United States.—Agric. Res. Serv. (US Dep. Agric.), Techn. Bull., 1447, I—III.
11. Гусевич А. В., Мончадский А. С., Штакельберг А. А. 1970. Комары, семейство *Culicidae*. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, 3 (4). Л., с. 1—384.

V. N. Danilov

AEDES (OCHLEROTATUS) INCREPITUS DYAR A SPECIES NEW IN THE FAUNA OF THE USSR (*DIPTERA: CULICIDAE*)

Aedes increpitus Dyar, a mosquito species known formerly from the Western North America only, is found in the north of Priamurye (Soviet Far East) and Zabaikalye (Eastern Siberia) and in the southeastern part of Western Siberia. The description of its female, male genitalia and larva of the 4th instar as well as some data on its biology are given. This species may be widely spread in the mountain areas of Eastern Siberia and Soviet Far East, from the Altai Mountains to the Pacific Coast, and in the Northern Mongolia, Northeastern China and Korea, too.

УДК 595.771—12:616.993.195

Л. П. КУХАРЧУК, В. В. ГУЛИЯ

МИКРОСПОРИДИОЗ МАССОВЫХ ВИДОВ КОМАРОВ В СРЕДНЕМ ПРИОБЬЕ

Из 10 видов комаров, развивающихся в весенний период, микроспоридии обнаружены у четырех: *Aedes caspius dorsalis* Mg., *A. beklemishevi* Den., *A. cantans* Mg., *A. communis* Deg. Из них *A. caspius dorsalis* и *A. beklemishevi* впервые отмечены как хозяева *Telohania opacita* Kudo.

Кровососущие комары изучены в большей мере как переносчики возбудителей трансмиссивных болезней человека и животных. Инфекционная патология этой группы двукрылых насекомых исследована фрагментарно. В течение последних 10—15 лет в связи с развитием

идей микробиометода появились сообщения о выделении различных микроорганизмов и, в частности, паразитических простейших из личинок комаров в различных районах мира [1, 2]. Начато изучение инфекционной патологии кровососущих насекомых в СССР [3—6]. Однако в обширных районах Сибири, где кровососущие насекомые имеют особо важное значение, патогенная микрофлора их практически не исследована. С учетом этих обстоятельств мы в течение 1973—1974 гг. провели поиски микробных агентов, влияющих на численность массовых видов комаров.

МЕТОДИКА

Сбор личинок проводили в весенне-летний период во временных водоемах, преимущественно в зеленой зоне г. Новосибирска (Академгородок СО АН СССР, городок СО ВАСХНИЛ) и в районе ст. Крохаль.

Насекомых, имеющих какие-либо внешние отклонения от нормы, подвергали микроскопическому анализу. Нативные препараты готовили из жирового тела, кишечной трубки, половых желез. Параллельно готовили мазки гемолимфы. Микроскопию препаратов вели методом фазового контраста.

Для уточнения тканевого тропизма патогена материал заливали в парафин и получали серийные гистологические срезы, которые окрашивали гематоксилин-эозином.

При обнаружении паразита в популяции личинок устанавливали процент больных особей и интенсивность гибели. В лаборатории комаров содержали индивидуально в пол-литровых широкогорлых сосудах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Обследовано 10 видов комаров, развивающихся в весенний период: *Aedes caspius dorsalis* Mg., *A. cantans* Mg., *A. excrucians* Walk., *A. beklemishevi* Den., *A. flavescens* Müll., *A. communis* Deg., *A. punctor* Kirby, *A. diania* H. D. K., *A. intrudens* Dyar, *A. cinereus* Mg. Микроспоридии обнаружены у четырех видов: *A. caspius dorsalis* Mg., *A. cantans* Mg., *A. beklemishevi* Den., *A. communis* Deg., выплывающих в одних и тех же водоемах. У всех видов комаров морфологические особенности паразита и характер его локализации в организме хозяина оказались идентичными. По указанным признакам паразит отнесен к виду *Telohania opacita* Kudo, 1922 [7].

Внешние признаки микроспоридиоза у личинок довольно характерны. Участки жирового тела, содержащие массу спор и панспоробластов, приобретают молочно-белый цвет. Пораженные участки жирового тела отчетливо просматриваются через прозрачные покровы личинки в виде отдельных пятен неправильной формы. В начальный период болезни поражается жировое тело в области груди, затем паразит распространяется на брюшные сегменты. Микроспоридиозные личинки до самых последних этапов инфекционного процесса сохраняют подвижность. Большая часть их гибнет в последнем личиночном возрасте.

Различные стадии паразита обнаружены в жировом теле и гемолимфе. В жировом теле локализована масса панспоробластов и свободно лежащие споры (рис. 1). Указанные стадии паразита обычны и в плазме гемолимфы личинок в острой стадии инфекции (рис. 2). Отдельно лежащие споры обнаружены в плазме гемоцитов. На препаратах можно наблюдать различные фазы незавершенного фагоцитоза. Размер неокрашенных спор $6,54 \pm 0,16 \times 3,82 \pm 0,01$ мк. Единично встречаются макроспоры размером $8,5 \times 6$ мк. Стрекательная нить достигает 100 мк (рис. 3). Панспоробласты, как правило, восьмиядерные.

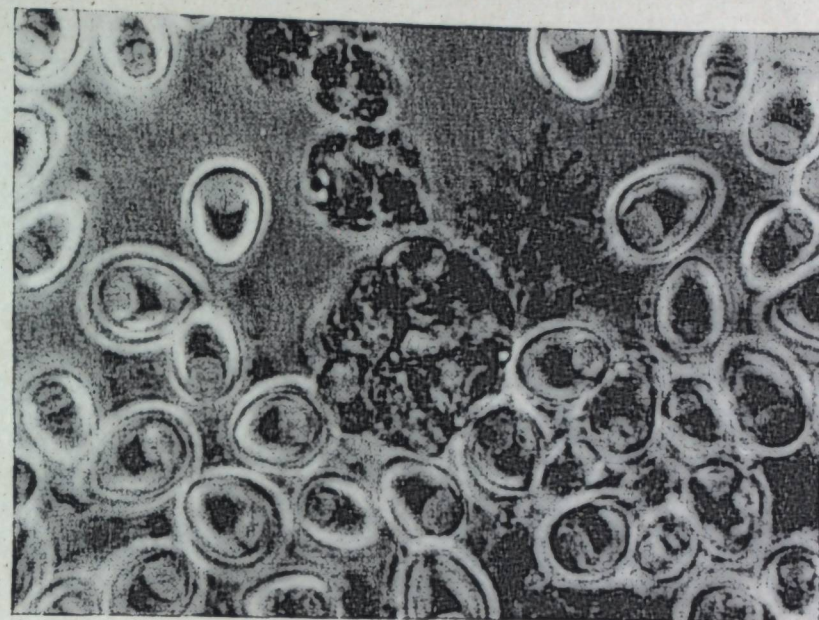


Рис. 1. Споры *Telohania opacita* из жирового тела личинки *Aedes beklemishevi*.

Нативный препарат в фазовом контрасте, 90×10.

В период наблюдений встречались личинки комаров, больные микроспоридиозом. В первый год паразит *T. opacita* отмечен у комаров *A. beklemishevi*. Первые единичные личинки, пораженные микроспоридиями, наблюдались 4 мая, когда они находились на третьей стадии. В дальнейшем количество больных личинок увеличивалось и к 22—24 мая, когда они были на четвертой стадии, зараженность составила 8—10%. В последних числах мая зараженность популяции достигла 31%. Микроспоридиозные личинки в 20% случаев давали куколок, из которых единично (3—4%) развивались имаго.



Рис. 2. Одна из стадий процесса спорогонии в гемолимфе личинки.

Азур-эозин, 90×10.

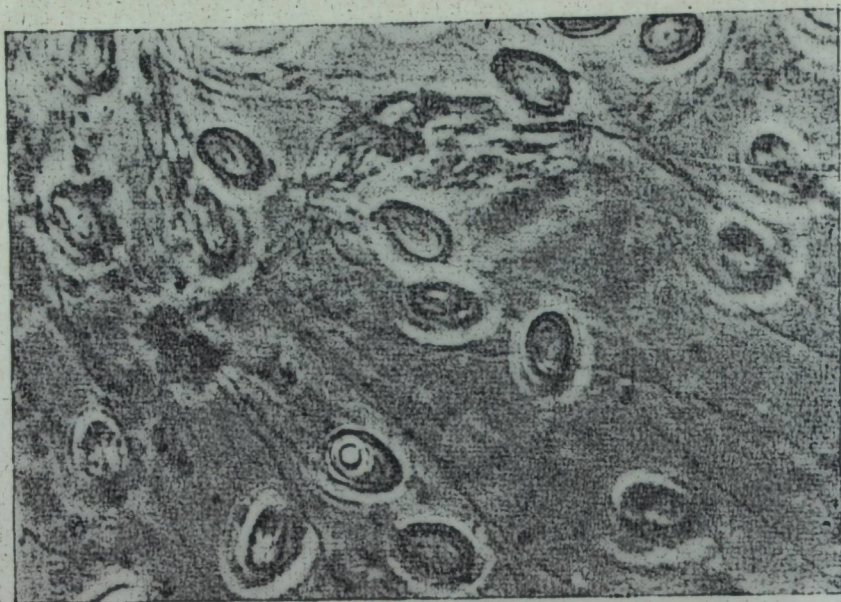


Рис. 3. Споры с полярной нитью.
Фазовый контраст, 90X10.

В 1974 г. в популяциях комаров личинки *A. beklemishevi* не были доминирующим видом, что, возможно, связано с влиянием микроспоридий. 21 мая среди личинок этого вида микроспоридиоз отмечен в 43% случаев. Кроме того, заболевание обнаружено у других видов комаров, названных выше. Два вида *A. beklemishevi* и *A. caspius dorsalis*, впервые отмечены как хозяева *Telohania opacita*.

Как показали проведенные исследования, микроспоридии *Telohania opacita* Kudo в условиях Среднего Приобья являются одним из естественных факторов, существенно ограничивающих численность различных видов кровососущих комаров. Дальнейшее изучение паразита представляет интерес для целей разработки микробиологического способа борьбы с комарами вблизи населенных пунктов.

Биологический институт СО АН СССР,
СибНИИХим ВАСХНИЛ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
6/III 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Weiser J. 1961. Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. — Monographien zur angew. "Entomologie". Hamburg — Berlin, 149 s.
2. Fulton H. R., Sikorowski P. P., Norment B. R. 1974. A survey of north Missisipi mosquitoes for pathogenic micro-organisms. — Mosquito News, 34, N 1, 86—90.
3. Алиханов Ш. Г. 1972. О заражении микроспоридиями рода *Theolohania* природных популяций комара *Aedes caspius caspius* в условиях Азербайджана. — Паразитология, 6, вып. 4, 381—384.
4. Халиулин Г. Л. 1973. Микроспоридиозы личинок кровососущих комаров Среднего Поволжья. — Паразитология, 7, вып. 4, 370—384.
5. Левченко Н. Г., Исси И. В. 1973. Микроспоридии кровососущих двукрылых. — В кн.: Результаты численности гнуса на юго-востоке Казахстана. Алма-Ата, «Наука», с. 42—64.
6. Кальвиш Т. К., Кухарчук Л. П. 1974. Патогенная микрофлора кровососущих комаров Западной Сибири и Дальнего Востока. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, XLIII, 1, 57—64.
7. Kudo R. 1924. A biologic and taxonomic study of the Microsporidia Illinois Biolog. — Monographs, IX, N 2—3.

L. P. Kukharchuk, V. V. Gulyi

MICROSPORIDIOSIS OF MASS SPECIES OF MOSQUITOES IN THE MIDDLE PRIOBJE

From 10 species of mosquitoes, developing at spring period, microsporidia are founded in four species: *Aedes caspius dorsalis* Mg., *A. beklemishevi* Den., *A. cantans* Mg., *A. communis* Deg. *A. caspius dorsalis* and *A. beklemishevi* are marked as hosts of *Telohania opacita* Kudo for the first time.

УДК 581.17+547.963.3

Л. П. НАУМОВА, Е. К. ПРЕССМАН, Л. С. САНДАХЧИЕВ

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РНК У *ACETABULARIA MEDITERRANEA*

Радиохимическим и ультрамикробиохимическими методами анализа показано, что в цитоплазме *Acetabularia mediterranea* существует апико-базальный градиент концентрации РНК. В формировании подобного градиента наибольшее значение имеют различия в скорости синтеза цитоплазматической РНК, вклад транспорта ядерной РНК незначителен. Высокомолекулярные РНК, синтезируемые в цитоплазме, представляют собой в основном рРНК рибосом хлоропластов с размерами, близкими 23 S и 16 S рРНК *E. coli*.

Цитологическими исследованиями показано, что полярное строение клетки ацетабулярии проявляется в наличии апико-базального градиента РНК [1]. Высказано предположение, что возникновение такого градиента может быть объяснено направленным транспортом РНК из ядра и ее концентрированием в зоне роста [1—3]. В то же время у ацетабулярии обнаружен активный синтез РНК в цитоплазме [4], и не исключено, что неравномерное распределение РНК по клетке возникает вследствие различий в скоростях обмена синтезируемой в цитоплазме РНК или ее дальнейшего перемещения по клетке. В данной работе изучалась роль транспорта ядерной РНК и синтеза РНК в цитоплазме, а также внутриклеточного транспорта в создании концентрационного градиента РНК в цитоплазме ацетабулярии.

МЕТОДИКА

В работе использовали растения *Acetabularia mediterranea*, которые культивировали по методу Кека [5]. Подготовка растений для опытов, условия включения ³H-уридина и определение радиоактивности кислотоосаждаемой фракции различных участков стебля описаны в работе [6]. РНК для ультрамикрoанализа выделяли из 20 фрагментов стебля длиной 0,5 мм, взятых из различных участков стебля (см. рис. 1). Экстракцию РНК, измерение ее содержания в разных участках цитоплазмы и анализ микроэлектрофорезом проводили, как описано ранее [7, 8]. ³H-РНК выделяли с добавлением РНК-носителя из 20 апикальных и 20 базальных фрагментов длиной 5 мм. Меченую РНК ацетабулярии разделяли электрофорезом в 3,0%-ном полиакриламидном геле, как описано в работе [9]. Радиоактивность в геле определяли после разрезания на диски толщиной 1 мм и растворения их в 30%-ной H₂O₂ [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ общего содержания РНК в разных зонах цитоплазмы показал, что картина распределения РНК в клетке ацетабулярии сложная. РНК в стебле (рис. 1) распределена в основном по апикобазальному градиенту (участки I—IV), однако в участке стебля, непосред-

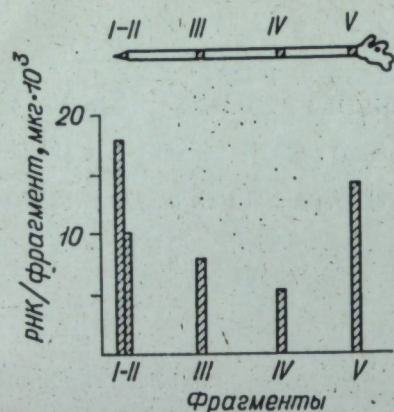


Рис. 1. Содержание РНК в различных зонах цитоплазмы клетки акетабулярии.

В верхней части рисунка — схема выделения участков цитоплазмы для анализа.

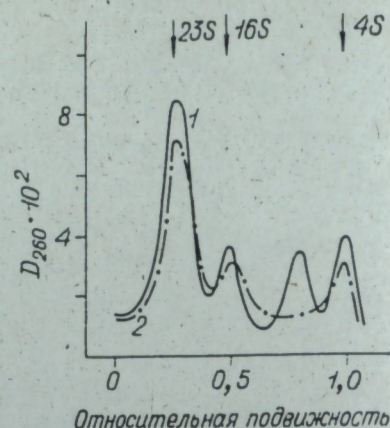


Рис. 2. Электрофоретические профили суммарной РНК, выделенной из апикальной (1) и базальной (2) зон цитоплазмы (участки I и V, рис. 1).

венно прилегающем к ризонду (V), содержание РНК значительно выше, чем в соседнем участке. Мы попытались выяснить, насколько градиент распределения РНК отражает содержание отдельных фракций РНК в различных зонах клетки. Микроэлектрофорез суммарной РНК показал (рис. 2), что подвижности высокополимерных фракций РНК и в апикальной, и в базальной зонах совпадают с подвижностями использованных в качестве маркеров рРНК *E. coli* (23 S и 16 S РНК). По-видимому, большая часть РНК в обоих исследованных участках стебля представляет собой РНК рибосом хлоропластов, размеры которых сопоставимы с размерами бактериальных РНК. Однако наряду с основными фракциями РНК в апикальной зоне цитоплазмы часто выявляется дополнительная фракция РНК с меньшим молекулярным весом, отличающаяся от тРНК. В базальном участке, как правило, эта фракция не обнаруживается. Соотношение высокополимерных фракций варьирует также от опыта к опыту.

Наличие апико-базального градиента распределения РНК некоторые авторы [1—3] объясняли транспортом РНК из ядра и ее концентрированием в зоне роста. В данной работе этот вопрос был исследован сравнением синтеза РНК в разных участках цитоплазмы целых и энуклеированных клеток. Результаты опыта (рис. 3) показывают, что

включение ^3H -уридина в целые (а) и энуклеированные (б) клетки следует апико-базальному градиенту, причем интенсивность синтеза в соответствующих зонах цитоплазмы сопоставима в обоих типах клеток.

Фракционирование ^3H -РНК, выделенной из апикального и базального участков, гель-электрофорезом (рис. 4), показало, что в обеих исследуемых зонах происходит в основном синтез РНК с константами седиментации около 23 S, 16 S и 4—5 S, хотя в базальных участках содержится относительно большее количество низкомолекулярной РНК, а в апикальной зоне существует дополнительная фракция РНК с молекулярным весом,

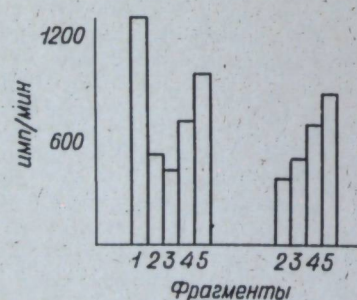


Рис. 3. Топография включения ^3H -уридина в целые (а) и энуклеированные (б) клетки.

Растения инкубировали с ^3H -уридином (10 мкюри/мл) 3 ч. Нумерация фрагментов — от ризонда к апикальному концу.

несколько большим, чем у тРНК. Электрофорез меченой РНК, как и ультрамикроэлектрофорез, выявляет некоторую гетерогенность пиков 23 S и 16 S РНК, что может отражать наличие в цитоплазме других фракций РНК, незначительно отличающихся по молекулярному весу от рРНК 70 S рибосом хлоропластов. Содержание ^3H -РНК в апикальной зоне в 2—3 раза превышает содержание РНК в базальной.

Вопрос о направленном транспорте каких-то фракций ядерной РНК в зону роста не может быть решен на основании результатов данного исследования. Однако, если такой транспорт действительно существует, в формирование концентрационного градиента РНК в цитоплазме он не вносит заметного вклада. Этот вывод основывается на следующих фактах. Отсутствие ядра в клетке не влияет на градиент включения ^3H -уридина и, как было показано ранее [7], на накопление РНК в зоне роста. Кроме того, заметных количеств рибосомных РНК ядерного происхождения в цитоплазме не выявляется.

Таким образом, мы можем с большим основанием утверждать, что концентрационный градиент РНК — следствие различий в скорости цитоплазматического синтеза РНК в разных зонах клетки. Достаточно хорошо соответствие картины распределения суммарной (см. рис. 1) и новосинтезированной (см. рис. 3) РНК может указывать на то, что перераспределение РНК за счет внутриклеточного транспорта не играет заметной роли в создании цитоплазматического градиента.

Институт органической химии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/1 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Werz G. 1955. Kernphysiologische Untersuchungen an *Acetabularia*. I—III. — *Planta*, 46, 113—155.
2. Olszevska M. J., Brachet J. 1961. Incorporation de la DL-methionine- ^{35}S dans les fragments nucléés et anucléés d'*Acetabularia mediterranea*. — *Exp. Cell Res.*, 22, 370—380.
3. Vitry F. de. 1965. Etude du métabolisme des acides nucléiques chez *Acetabularia mediterranea*. I. Incorporation de précurseurs de DNA, de RNA et des protéines. — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 47, 1325—1351.
4. Schweiger H. — G., Berger S. 1964. DNA-dependent RNA synthesis in chloroplasts of *Acetabularia*. — *Biochim. Biophys. Acta*, 47, 533—535.
5. Keck K. Culturing and experimental manipulation of *Acetabularia*. In: *Methods in Cell Physiology* (D. M. Prescott ed.). I. N. Y. and London, Academic Press, p. 189—213.
6. Прессман Е. К., Разумова В. П., Сандахчиев Л. С., Левин И. М. 1975. К вопросу о транспорте ядерной РНК у *Acetabularia mediterranea*. — *Онтогенез*, 6, 303—307.
7. Наумова Л. П., Самородова Н. И., Сандахчиев Л. С. 1975. Полярное распределение РНК у *Acetabularia mediterranea*. — *Онтогенез*, 6, 99—104.

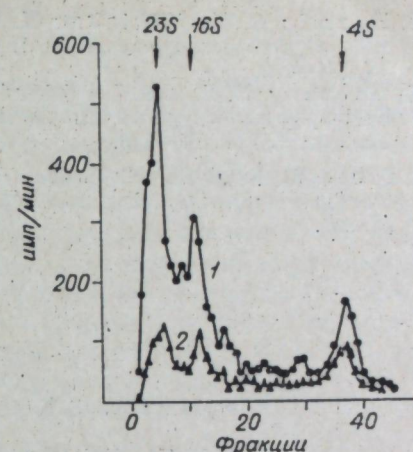


Рис. 4. Анализ гель-электрофорезом ^3H -РНК, выделенной из апикальных (1) и базальных (2) участков цитоплазмы растений, меченных ^3H -уридином (10 мкюри/мл) в течение 3 ч.

8. Kuzmin S. V., Mikichur N. I., Naumova L. P., Sandakhchiev L. S. 1973. Optical density measurement of ultramicrovolumes of liquid. — Anal. Biochem., 54, 234—238.
9. Loening U. E. 1969. The determination of the molecular weight of ribonucleic acid by polyacrylamide-gel electrophoresis. The effects of changes in conformation. — Biochem. J., 113, 131—138.
10. Moss B., Ingram V. M. 1965. The repression and induction by thyroxine of hemoglobin synthesis during amphibian metamorphosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A., 54, 967.

L. P. Naumova, E. K. Pressman, L. S. Sandakhchiev

CYTOPLASMIC GRADIENT OF RNA DISTRIBUTION IN *ACETABULARIA MEDITERRANEA*

Existence of an apico-basal gradient of RNA synthesis and distribution in cytoplasm was found using ultramicrobiochemical and radiochemical methods. Variations in rate of the RNA synthesis in different regions of the cytoplasm are of great importance for the formation of such gradient whereas a contribution of transported nuclear RNA is insignificant. The great part of synthesized cytoplasmic RNAs has sedimentation coefficients about 23S and 16S and therefore represents rRNA of chloroplast ribosomes.

УДК 581.17+547.963.3

Л. П. НАУМОВА, Е. К. ПРЕССМАН, Л. С. САНДАХЧИЕВ

ИССЛЕДОВАНИЕ ТРАНСПОРТА рРНК 80S РИБОСОМ В ЦИТОПЛАЗМЕ КЛЕТКИ *ACETABULARIA MEDITERRANEA*

Исследовали транспорт рРНК из ядра в околоядерную цитоплазму и дальнейшее распределение ее в цитоплазме клетки *Acetabularia mediterranea*, используя пересадку ризонда с меченым по РНК ядром на немеченый стебель. Ядерные 25S и 17S рРНК относительно быстро транспортируются в цитоплазму ризонда, дальнейший переход их в другие районы клетки — медленный процесс. В течение исследованного промежутка времени (двое суток) лишь незначительная часть 25S и 17S рРНК переходит из ризонда в стебель и распределяется в нем по базально-апикальному градиенту. Преимущественного транспорта ядерных рРНК в ростовую зону не обнаружено.

Транспорт рибосом из перинуклеарной плазмы в другие зоны клетки практически не исследован, что обусловлено трудностями фракционирования цитоплазмы у клеток небольшого размера. У ацетабулярии, гигантской одноклеточной водоросли, зоны цитоплазмы, расположенные на различном расстоянии от ядра, легко выделяются простым разрезанием стебля. На этом объекте хорошо отработана пересадка меченых по РНК ядер [1], что позволяет обойти затруднения, связанные с цитоплазматическим синтезом РНК.

В задачу данной работы входило изучение биосинтеза рибосомальной РНК в ядре, ее транспорта в перинуклеарную плазму и дальнейшего перемещения по цитоплазме.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали штамм *A. mediterranea*, который культивировали по методу Кека [2]. Подготовку растений к экспериментам, включение ^3H -уридина, выделение ядер проводили ранее описанными методами [1]. Трансплантацию радиоактивного ризонда на энуклеированные непосредственно перед операцией нерадиоактивные стебли выполняли по методу Кека [2]. Меченую РНК из ядер, цитоплазмы ризондов, а также базальных и апикальных участков стебля выделяли фенольно-детергентным методом [3]. РНК фракционировали путем центрифугирования в градиенте концентрации сахарозы от 5 до 20% в роторе SW 50 центрифуги Spinco при 45 000 об/мин в течение 3—3,5 ч при 4°. Константы седиментации ^3H -РНК определяли по отношению к стандартным рРНК из *E. coli* и проростков пшеницы [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Некоторые авторы на основании радиоавтографических данных делают вывод о быстром концентрировании ядерной РНК в апикальной зоне стебля [5, 6]. Однако активный синтез РНК в хлоропластах [7] создает значительные трудности при интерпретации данных по транспорту ядерных РНК в цитоплазме ацетабулярии, полученных на интактных клетках. Поэтому в данной работе транспорт рРНК 80S рибосом по цитоплазме исследовался с применением метода трансплантации ризонда с меченым ядром на немеченый стебель с последующим выдерживанием полученных трансплантатов в темноте. Отсутствие освещения значительно снижает цитоплазматический синтез и не оказывает заметного влияния на синтез РНК в ядре и ее транспорт в цитоплазму [1].

Ниже приводятся результаты исследования стабильной меченой РНК, содержащейся в ядрах растений, а также изучения транспорта различных фракций ядерной РНК в другие зоны клетки. На рис. 1 представлены результаты разделения в градиенте сахарозы РНК ядер,

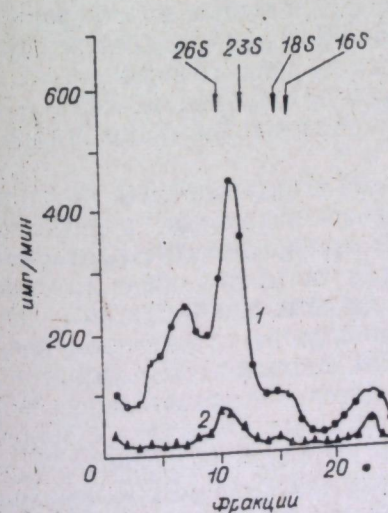


Рис. 1. Анализ РНК в ядрах сразу после 24-часового включения (^3H -уридина) (1) и через двое суток выдерживания растений на «холодной» среде (2).

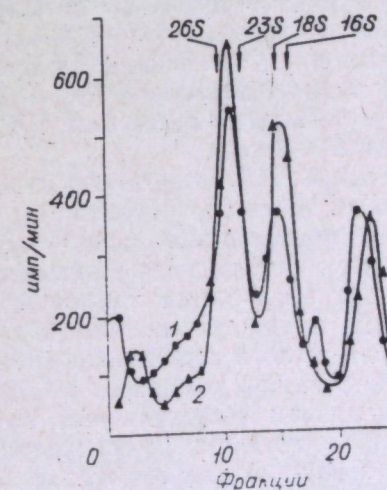


Рис. 2. Анализ РНК ризондальной цитоплазмы сразу после включения ^3H -уридина (1) и через двое суток выдерживания растений на «холодной» среде (2).

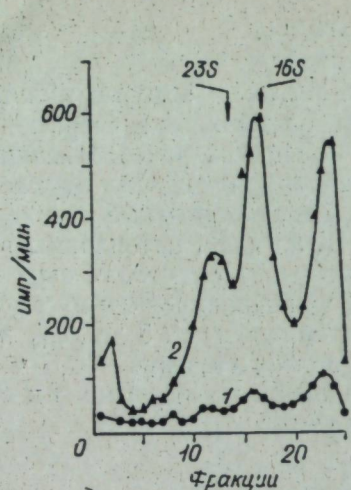


Рис. 3. Распределение в градиенте сахарозы РНК, выделенной из апикального (1) и базального (2) участков трансплантатов.

В каждом случае анализировали РНК из 100 фрагментов.

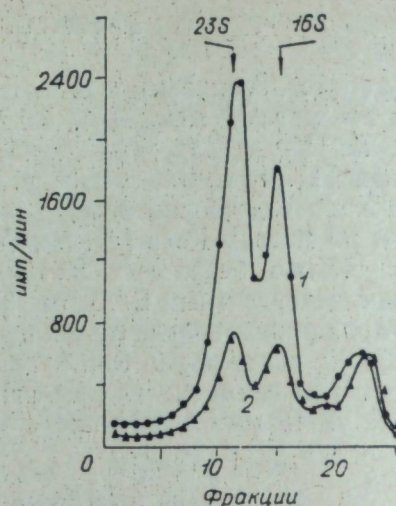


Рис. 4. Распределение в градиенте сахарозы РНК, выделенной из апикального (1) и базального (2) участков цитоплазмы интактных растений.

выделенных из меченых в темноте растений. Профиль ядерной РНК после длительной метки растений напоминает картину распределения РНК у других эукариотов [8, 9]. Константы седиментации фракций ядерной РНК равны 4S, 17 S, 25 S и 30—32 S. Как у других объектов, содержание 17 S в ядре незначительно.

При изучении транспорта ядерной РНК в цитоплазму ризоида последнюю выделяли из трансплантатов микрохирургически для полного исключения возможности бактериального загрязнения. На рис. 2 показано распределение РНК, выделенной из цитоплазмы ризоидов сразу после включения предшественника и через двое суток выдерживания трансплантатов на «холодной» среде. Константы седиментации основных фракций РНК, содержащейся в ризоиде, составляют 25 S, 17 S и 4—5 S. За двое суток выдерживания трансплантатов на «холодной» среде содержание 25 S и 17 S в цитоплазме ризоида изменяется незначительно, в ядре меченые РНК практически не обнаруживаются.

Исходя из анализа РНК в ризоидной цитоплазме, можно заключить, что основная масса этой РНК представляет собой рибосомальную РНК 80 S рибосом.

Анализ РНК, выделенной из апикальной и базальной зон цитоплазмы трансплантатов, обнаруживает базально-апикальный характер ее распределения по цитоплазме (рис. 3). По профилю эта РНК отличается как от содержащейся в ризоиде, так и от синтезируемой в цитоплазме интактных растений (рис. 4). И в апикальном, и в базальном участках РНК имеет приблизительно одинаковый состав с заметным преобладанием малого компонента рРНК и РНК с константой седиментации 4—5 S. Большой компонент рРНК содержится в незначительном количестве, причем молекулярный вес этой фракции совпадает с молекулярным весом большого компонента рРНК цитоплазмы ризоида.

В течение двух суток только незначительная часть рРНК переходит из цитоплазмы ризоида в стебель и локализована преимущественно в базальной зоне. В работе Клоппштеха и Швайгера [10] также показана преимущественная локализация новосинтезированных 80 S рибосом в базальном участке клетки. Отметим, что в стебле содержание 17 S фракции заметно выше, чем содержание 25 S РНК. Однако тот факт, что соотношение 17 S и 25 S РНК в разных зонах примерно одинаково,

свидетельствует против более быстрого транспорта малой рибосомальной субъединицы по стеблю.

Таким образом, наши опыты показывают, что рРНК транспортируется с различной скоростью в разных зонах клетки. Особенно выделяется область ризоида, где быстро накапливаются ядерные рРНК, которые затем относительно медленно транспортируются по стеблю. В апикальной зоне стебля в исследованные интервалы времени нет сколько-нибудь значительного накопления рРНК 80 S рибосом.

Новосибирский институт органической химии
СО АН СССР

Поступила в редакцию
15/1 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Прессман Е. К., Разумова В. П., Сандахчиев Л. С., Левин И. М. 1975. К вопросу о транспорте ядерной РНК у *Acetabularia mediterranea*.— Онтогенез, 6, 303—307.
2. Keck K. 1964. Culturing and experimental manipulation of *Acetabularia*.— In: Methods in Cell Physiology, Academic Press N. Y. and London, p. 186—213.
3. Наумова Л. П., Самородова Н. И., Сандахчиев Л. С. 1975. Полярное распределение РНК в цитоплазме *Acetabularia mediterranea*.— Онтогенез, 6, 99—104.
4. Мак-Конки Э. 1970. Фракционирование РНК путем центрифугирования в сахарозном градиенте.— В кн.: Методы исследования нуклеиновых кислот. М., «Мир», с. 127—138.
5. De Vitry F. 1965. Etude du Metabolisme des acides nucleiques chez *Acetabularia mediterranea*. 1. Incorporation de precursors de DNA de RNA et des proteins.— Bull. Soc. Chim. Biol., 47, 1325—1351.
6. Werz G., Zetsche K. 1963. Autoradiographische Untersuchungen an verdunkelten eikernigen Transplantaten von *Acetabularia mediterranea*.— Planta, 59, 563—566.
7. Schweiger H. G., Berger S. 1964. DNA-dependent RNA synthesis in chloroplasts of *Acetabularia*.— Biochim. Biophys. Acta, 47, 533—535.
8. Goldstein L. 1971. A novel method for demonstrating a nuclear 30—32 S precursor of the RNA of the smaller ribosomal subunit in *Amoeba proteus*.— Biochem. Biophys. Res. Commun., 42, 67—73.
9. Leaver C. J., Key J. L. 1970. Ribosomal RNA synthesis in plants. — J. Mol. Biol. 49, 671—680.
10. Klappstech K., Schweiger H. G. 1973. 80 S ribosomes from *Acetabularia*.— Biochim. Biophys. Acta, 324, 365—374.

L. P. Naumova, E. K. Pressman, L. S. Sandakhchiev

STUDY OF TRANSPORT OF rRNA OF 80S RIBOSOMES OVER THE CYTOPLASM OF ACETABULARIA MEDITERRANEA

The ribosomal RNA transport from a nucleus to a perinuclear cytoplasm and its following distribution in the cytoplasm of *Acetabularia mediterranea* cells were studied using translocation of RNA — labeled rhizoid into unlabeled stalk. Nuclear 25S and 17S ribosomal RNA rapidly enter the rhizoid cytoplasm whereas the following transfer of them to other regions of the cell is a very slow process. Within two days only an insignificant part of 25S and 17S ribosomal RNA is transferred from the rhizoid to the stalk and is distributed there over a baseapical gradient. No preferential transfer of the nuclear ribosomal RNA to the apical region was observed.

Л. Е. СТЕФАНОВИЧ, С. М. САВЧЕНКО, Л. С. САНДАХЧИЕВ

СИНТЕЗ БЕЛКОВ В РЕГЕНЕРИРУЮЩИХ КЛЕТКАХ ACETABULARIA MEDITERRANEA

С помощью радиохимического метода изучали синтез и дальнейшее распределение белков в регенерирующих клетках *Acetabularia mediterranea*. Показано, что в течение 6-дневной регенерации растений интенсивность включения ^{14}C -валина в две фракции цитоплазмы — прилегающую к мембране (МФЦ) и эндоплазму — существенно не меняется. В первые 2 дня регенерации в указанных фракциях цитоплазмы не отмечено выраженного градиента синтеза белков; на 3-й день, в период развития мутовок, повышалось количество радиоактивной метки в эндоплазме, а на 4-й день, в начальный период формирования шляпок, — в МФЦ апикальной зоны клеток.

Анализ растений сразу же после 30-минутной инкубации с ^{14}C -валином, а также после их дополнительного выдерживания в «холодной» среде показал, что в МФЦ происходит накопление белков, что связано с их синтезом в этой фракции цитоплазмы и транспортом из эндоплазмы. Оба процесса в течение исследуемого периода протекали вдоль всего стебля водоросли.

Приведены сравнительные данные по интенсивности и топографии синтеза белков у интактных и энуклеированных растений в начальный период регенерации.

Одноклеточная однопольная водоросль ацетабулярия (*Acetabularia mediterranea* и другие виды) служила объектом многочисленных исследований морфогенетических процессов. В частности, показано, что морфогенез водоросли тесно связан с синтезом белков и воздействие на клетку ингибиторами синтеза белков или аналогами аминокислот приводит к отклонениям от нормального развития [1—4]. В ростовой, апикальной, зоне растений отмечено интенсивное накопление белков [5—7], причем их прирост, по крайней мере в начальный период регенерации, происходит только в прилегающей к мембране фракции цитоплазмы [8]. В последние годы в ряде работ отмечалась важная роль этой фракции цитоплазмы в явлениях полярного роста [8—11]. Показано, что в первые дни регенерации ацетабулярии, в период стабилизации полярности, именно в нее переходят «морфогенетические вещества», контролирующие морфогенез [12]. Параллелизм этих процессов, а также возможная взаимосвязь представляют значительный интерес. Кроме того, многие стороны синтеза белков в регенерирующей водоросли остаются недостаточно изученными. Так, мало данных об интенсивности и топографии синтеза белков вдоль стебля, в особенности в начальный период процесса регенерации: нет данных о путях и закономерностях накопления белков в прилегающей к мембране фракции цитоплазмы. Эти вопросы и рассматриваются в данной работе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Ацетабулярию (*Acetabularia mediterranea*) выращивали по методу Кека [13] с использованием сред на синтетической морской воде.

В эксперимент включали содержащие ядро (интактные) и энуклеированные регенерирующие растения длиной 25—28 мм. Интактные регенерирующие клетки получали удалением апикальной зоны стебля у растений, находившихся на стадии образования предшляпок или небольших шляпок [11]. Энуклеированные клетки получали, удаляя сначала апикальную зону, а после 7-дневного выдерживания этих клеток в темноте, и ризомид. В зависимости от условий освещения в период после удаления апикальной зоны и до начала экспериментов растения разделяли на «темновые» и «световые». Первые до начала регенерации выдерживали в течение 8 суток в темноте; вторые сразу же после операции помещали в стандартные условия культивирования (освещение 2000—2500 люкс, 12 ч в сутки).

Включение ^{14}C -валина (0,5 мкС/мл, уд. акт. 100 мС/мм) проводили при плотности растений 20 шт./мл среды, в одно и то же время суток. Для удаления загрязняющей микрофлоры растения фиксировали не менее суток в 1%-ном охлажденном растворе глутарового альдегида в среде и встряхивали с 10%-ной суспензией корунда в течение 2 мин [14]. У очищенных клеток после их замораживания в жидком азоте отрезали для анализа со стороны апикального конца 5 последовательных 4-миллиметровых фрагментов, отбрасывая ризомиды и прилегающие к ним участки стебля. Фрагменты (20—40 шт. на пробу) гомогенизировали в 1 мл 5%-ного раствора ТХУ с 0,5 мг альбумина и 2 каплями «хлорокса» (15%-ный раствор гипохлорита), отделяли и промывали осадок на ультрафильтрах АУФС (ЧССР) по стандартной методике. Радиоактивность измеряли на сцинтилляционном счетчике «Nuclear Chicago» типа Mark II при эффективности счета 90%. Стандартная ошибка результатов составляла 15—20%.

Мембранную фракцию цитоплазмы отделяли от эндоплазмы путем центрифугирования растений, помещенных в отрезки стеклянных трубок, в течение 10 мин при 1700 g (20°) [10]. Если разделение цитоплазматических фракций проводили до включения ^{14}C -валина, на стебель выше границы смещенной эндоплазмы налагали лигатуру. После включения радиоактивной метки по методике, описанной выше, растения сразу же фиксировали в охлажденном растворе глутарового альдегида и далее обрабатывали, как описано выше. У растений, центрифугированных после включения ^{14}C -валина, перед фиксацией на стебель лигатуру не налагали.

В ряде опытов радиоактивные растения выдерживали в «холодной» среде. Для этого их быстро отмывали от радиоактивной среды и переносили в среду, содержащую 10 мкг/мл нерадиоактивного валина. Далее в течение времени, указанного при описании экспериментов, растения выдерживали в стандартных условиях освещения при плотности 1 растение на 1 мл среды, фиксировали и анализировали, как указано выше.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе было проведено сравнительное изучение кинетики и топографии синтеза белков у интактных и энуклеированных растений. Включение ^{14}C -валина определяли на различных стадиях регенерации, индуцированной светом, сразу же после переноса «темновых» растений на свет, а также через 1 и 3 сут их регенерации.

Данные по кинетике синтеза белков в интактных растениях (рис. 1, а) свидетельствуют о том, что освещение растений сразу же повышает включение радиоактивной метки; в еще большей степени возрастает синтез белков через сутки. Дальнейшая регенерация в течение 2 суток ведет к дополнительному повышению включения ^{14}C -валина. Подобная закономерность наблюдается и у энуклеированных растений, но включение несколько ниже, чем в случае интактных растений (рис. 1, б).

Топография меченых белков вдоль стебля у интактных (а) и энуклеированных растений (б) позволяет судить о том, что и в тех, и в других клетках интенсивность синтеза белка вдоль стебля в течение всего исследуемого периода регенерации не имеет достоверного градиента; исключение составляют лишь интактные растения на 3-й день

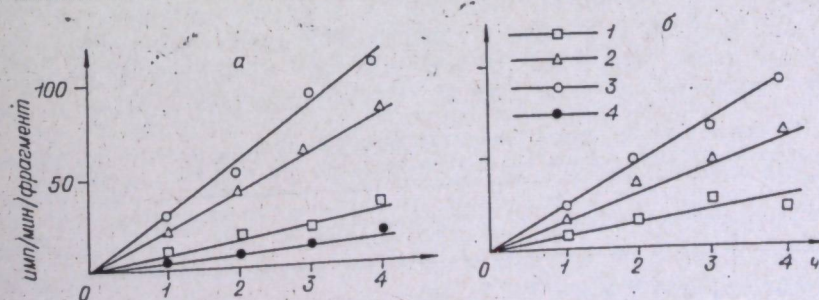


Рис. 1. Кинетика включения ^{14}C -валина в целые (а) и энуклеированные (б) растения на различных стадиях их регенерации. Ацетабулярию выдерживали в радиоактивной среде в течение 4 ч, через каждый час отбирали пробы для анализа. Включение ^{14}C -валина: 1 — сразу после переноса растений на свет; 2 — 1 сутки регенерации; 3 — 3 суток регенерации; 4 — исходные «темновые» растения, 20-миллиметровые фрагменты стебля.

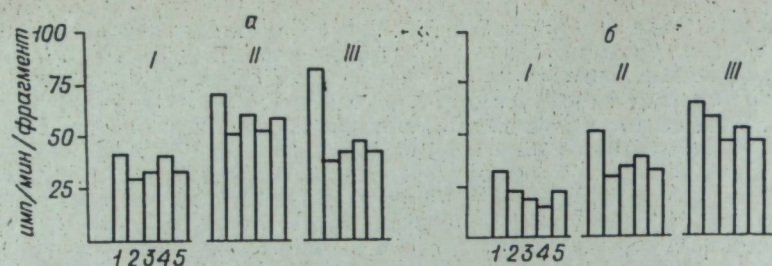


Рис. 2. Топография включения ^{14}C -валина в целые (а) и энуклеированные (б) растения на различных стадиях их регенерации. Включение ^{14}C -валина: I — сразу после переноса растений на свет; II — 1 сутки регенерации; III — 3 суток регенерации. Включение радиоактивной метки проводили в течение 1 ч; 1—5 — порядковые номера анализируемых 4-миллиметровых фрагментов от апикального конца.

регенерации: в их апикальной зоне значительно выше включение ^{14}C -валина, чем в остальных фрагментах стебля (см. рис. 2, а, III).

Качественно сходные результаты получены нами в аналогичных экспериментах на интактных «световых» растениях. Поскольку выживаемость этих растений выше, чем «темновых», в особенности энуклеированных, дальнейшие эксперименты проводили на интактных «световых» клетках.

Для исследования закономерностей синтеза и перераспределения белков в цитоплазме ацетабулярии были поставлены эксперименты с импульсным включением ^{14}C -валина в клетки, находившиеся на различных этапах регенерации, а также с последующим выдерживанием радиоактивных растений в «холодной» среде. Далее и в том, и в другом варианте было определено количество радиоактивных белков в двух фракциях цитоплазмы: в мембранной фракции и эндоплазме, в последовательных фрагментах стебля. Эксперименты проводили в течение 6 суток регенерации. Морфологические признаки водоросли в этот период указаны в таблице.

Из таблицы видно, что к концу опыта у подавляющего большинства растений образовались зачатки шляпок.

Результаты импульсного включения метки указаны на рис. 3, а (варианты 2—6). В качестве контроля приводятся данные для участков стебля до удаления апикальной зоны растений (рис. 3, а, 1). Видно, что интенсивность синтеза белков во фракциях цитоплазмы через сутки после начала регенерации выходит на плато. При этом в течение всего периода содержание ^{14}C -валина в мембранной фракции значительно ниже, чем в эндоплазме, и составляет в среднем 15% от суммарной радиоактивности фрагментов (рис. 3, б, 1—6). С 3-го дня регенерации, в период массового развития мутовок, синтез белков в эндоплазме апикальной зоны постепенно повышается, в эндоплазме остальной части стебля понижается. В начальный период формирования шляпок, с 4-го дня регенерации, наблюдается накопление ^{14}C -белков в мембранной фракции цитоплазмы апикальной зоны, достигающее 44% от общей

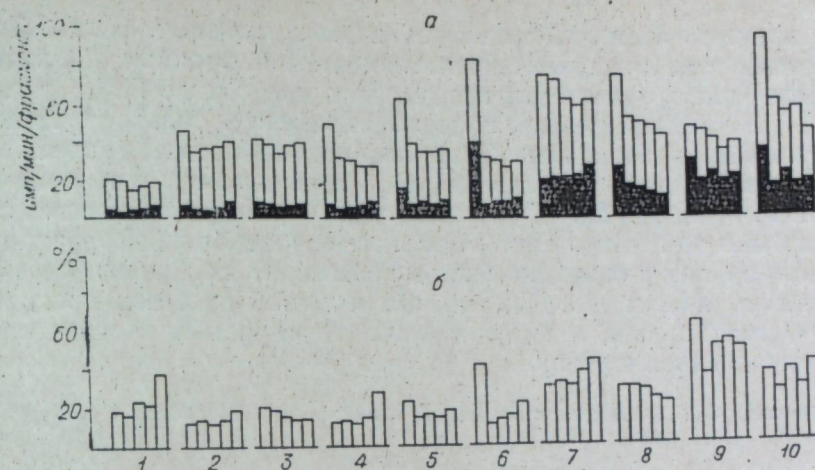


Рис. 3. Содержание ^{14}C -белков в цитоплазме фрагментов стебля после импульсного включения метки и выдерживания радиоактивных растений в «холодной» среде.

Включение ^{14}C -валина проводили в течение 30 мин: в исходные неоперированные растения (1); через 1 сутки (2); через 2 суток (3); через 3 суток (4); через 4 суток (5); через 6 суток регенерации (6); через 2 суток регенерации, «холодная» среда 1 сутки (7); через 2 суток регенерации, «холодная» среда 2 суток (8); через 3 суток регенерации, «холодная» среда 1 сутки (9); через 4 суток регенерации, «холодная» среда 2 суток (10). а) содержание ^{14}C -валина в имп/мин; б) содержание ^{14}C -валина в мембранной фракции цитоплазмы в % от общей радиоактивности фрагментов. Светлые участки столбиков соответствуют радиоактивности эндоплазмы, темные — радиоактивности мембранной фракции цитоплазмы. Результаты анализа 4-миллиметровых фрагментов стебля приведены в порядке, указанном на рис. 2.

радиоактивности апикального фрагмента на 6-е сутки, к периоду формирования шляпок у большинства растений. Для выяснения механизма накопления белков в мембранной фракции цитоплазмы мы попытались определить интенсивность синтеза белков в этой фракции. Для этого партию растений подвергли центрифугированию, а затем, после перевязки стебля выше границы смещенной эндоплазмы, провели включение ^{14}C -валина. Предварительное центрифугирование исключает транспорт белков из эндоплазмы в период включения метки. Параллельную партию растений центрифугировали после включения ^{14}C -валина. В первом случае радиоактивность составляла в среднем 80% от радиоактивности этой же фракции цитоплазмы растений, центрифугированных после включения метки. Следовательно, в цитоплазматической мембране происходит активный синтез белков. Более высокая радиоактивность мембранной фракции при включении ^{14}C -валина в нативные растения могла быть связана не только с транспортом белков из эндоплазмы, но и с более благоприятными условиями для их синтеза.

Чтобы оценить количество ^{14}C -белков, переходящее из эндоплазмы в мембранную фракцию цитоплазмы за время инкубации растений в радиоактивной среде, партию радиоактивных водорослей анализировали после 30-минутного выдерживания в «холодной» среде. Оказалось, что радиоактивность мембранной фракции возросла на 22% по сравнению с ее исходной величиной, хотя суммарная радиоактивность фрагментов не изменилась. Этот результат хорошо согласуется с приведенными выше данными по синтезу белков в мембранной фракции цитоплазмы, отделенной от эндоплазмы до включения метки.

С целью исследования транспорта белков за более длительный период мы проследили распределение меченых белков после выдерживания радиоактивных растений в «холодной» среде в течение 1—2 суток, причем были использованы растения с импульсной меткой на разных стадиях регенерации. Оказалось, что в этих случаях происходит повышение радиоактивности и мембранной фракции цитоплазмы, и эндоплазмы (рис. 3, а, 7—10), что связано, по-видимому, с дополни-

Изменение процентного соотношения между растениями с определенными морфологическими признаками в зависимости от времени регенерации

Морфологические признаки	Регенерация, сутки				
	1	2	3	4	5
Нет апикального заострения	100	20	7,9	—	—
Апикальное заострение	—	68,7	34,2	8,8	—
Мутовки	—	11,3	57,9	58,8	16,6
Зачатки шляпок	—	—	—	32,4	83,4

тельным включением ^{14}C -валина из внутриклеточного фонда. Тем не менее отношение радиоактивности мембранной фракции к суммарной радиоактивности фрагментов возрастает в среднем до 37% (рис. 3, б, 7—10). Полученный результат можно объяснить только транспортом ^{14}C -белков из эндоплазмы. Этот процесс наблюдается вдоль всего стебля ацетабулярии и заканчивается, по-видимому, в течение суток (рис. 3, б, 3, 7, 8). Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что в ходе морфогенеза в мембранной фракции цитоплазмы наряду с синтезом белков происходит их накопление за счет перехода из эндоплазмы. Как тот, так и другой процессы проходят во всех участках стебля, и их интенсивность возрастает в связи с началом формирования шляпок.

Новосибирский институт органической химии
СО АН СССР

Поступила в редакцию
10/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Clauss H. 1958. Über quantitative Veränderungen der chloroplasten- und cytoplasmatischen Proteine in kernlosen Teilen von *Acetabularia mediterranea*. — *Planta*, 52, 334—350.
2. Hämmerling J., Clauss H., Keck K., Richter J. 1958. Growth and protein synthesis in nucleated and onucleated cells. — *Exp. Cell Res. Suppl.*, 6, 210—226.
3. Zetsche K. 1965. Anreicherung von Morphogenetischen Substanzen in Lichtpflanzen von *Acetabularia mediterranea* unter dem Einfluss von Puromycin. — *Planta*, 64, 119—128.
4. Zetsche K. 1966. Regulation der zeitlichen Aufeinanderfolge von Differenzierungsvorgängen bei *Acetabularia*. — *Z. Naturforschung*, 21b, 376—379.
5. Werz G., Hämmerling J. 1959. Proteinsynthese in wachsenden und nicht wachsenden kernlosen Zellteilen von *Acetabularia*. — *Planta*, 53, 145—161.
6. Werz G. 1959. Über polare Plasmaunterschiede bei *Acetabularia*. — *Planta*, 53, 502—521.
7. Olszewska M., Brachet J. 1961. Incorporation de la DL-méthionine ^{35}S dans les fragments nucléés et anucléés d'*Acetabularia mediterranea*. — *Exp. Cell Res.*, 22, 370—380.
8. Sandakhchiev L. S., Puchkova L. I., Pikalov A. V., Khristolubova N. B., Kiseleva E. V. 1972. — In: *Biology and Radiobiology of Anucleate systems*. II. Plant Cells. Acad. Press, N. Y. — London, p. 297—320.
9. Werz G. 1968. Plasmatische Formbildung als Voraussetzung für die Zellwandbildung bei der Morphogenese von *Acetabularia*. — *Protoplasma*, 65, 81—96.
10. Werz G. 1970. Mechanisms in cell wall formation in *Acetabularia*. — *Acad. press*, N. Y. — London, 3—12.
11. Чиркова Л. И., Пикалов А. В., Киселева Е. В., Бетина М. И., Христюкова Н. Б., Никоро З. С., Сандахчиев Л. С. 1970. Субклеточная локализация морфогенетических факторов в *Acetabularia mediterranea*. — *Онтогенез*, 1, 42—54.
12. Hämmerling J. 1963. Nucleo-cytoplasmic interactions in *Acetabularia* and other cells. — *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 14, 65—92.
13. Keck K. 1964. Culturing and experimental manipulation of *Acetabularia*. — In: *Methods in Cell Physiology*, 1, Acad. Press, N. Y. — London, 189—213.
14. Стефанович Л. Е., Савченко С. М., Сандахчиев Л. С. 1975. Механическая очистка *Acetabularia mediterranea* от бактериальных загрязнений. — *Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2*, 134—139.

L. E. Stefanovich, S. M. Savchenko, L. S. Sandakhchiev

PROTEIN SYNTHESIS IN REGENERATING CELLS OF *ACETABULARIA MEDITERRANEA*

Protein synthesis and the distribution of products in regenerating cells of *Acetabularia mediterranea* were studied by radiochemical method. It has been shown that the amount of proteins synthesized in the membrane fraction of cytoplasm or in the endoplasm is nearly cons-

tant within 6 day regeneration period. No gradients of protein concentration could be registered in both fractions during 2 days. In the apical region of cells, an increase of the endoplasmic protein synthesis could be observed at the third day, i. e. in the period of whorls development and synthesis in the membrane fraction — at the fourth day (the period of formation of caps). An accumulation of proteins in the membrane fraction of cytoplasm, demonstrated by chase-experiments, was caused by their synthesis *in situ* as well as by their transport from endoplasm.

The comparative results are reported concerning the rate and topography of the protein synthesis in normal and anucleated cells in the initial period of regeneration.

УДК 581.19+612.015.1+577.158

Б. И. ТОКАРЕВ, В. К. ШУМНЫХ

СОРТОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ НИТРАТРЕДУКТАЗНОЙ АКТИВНОСТИ У ЯЧМЕНЯ

Изучен межсортной полиморфизм по величине нитратредуктазной активности у ячменя. Показано, что значительные различия по удельной активности этого фермента между сортами ячменя Винер и Неполегающий сохраняются в течение большей части вегетационного периода и в полевых, и в стабилизированных условиях культивирования. 10-суточные растения этих сортов характеризуются различными параметрами субстратной индукции нитратредуктазы. Гибридным растениям первого поколения свойственна промежуточная величина нитратредуктазной активности. Гибриды от прямого и обратного скрещиваний по этому признаку не различаются. Скрещивание между сортами Винер и Неполегающий с последующим изучением расщепления по нитратредуктазной активности может оказаться полезным для исследования механизмов генетического контроля этого фермента у ячменя.

Азот, необходимый высшим растениям для синтеза органических азотсодержащих соединений (аминокислот, белков, нуклеотидов), поглощается из почвы в основном в виде нитрата. Восстановление нитрата до аммиака, который включается затем в процессы аминирования, — одно из основных звеньев метаболизма высших растений [1, 2]. Ключевым ферментом в этой цепи реакций является нитратредуктаза (далее НР), фермент, восстанавливающий нитрат до нитрита [2, 3]. Уровень активности этого фермента определяет количество азота, которое способно накопить растение за вегетационный период. Работами Хагемана с сотр. [4, 5] показано, что межсортные различия по величине НР-активности у пшеницы связаны с отзывчивостью на азотные удобрения, урожайностью и накоплением белка в зерне. Для создания сортов, эффективно использующих почвенный нитрат, в том числе азот удобрений для формирования урожая, исходные формы для селекции должны обладать высоким потенциалом к усвоению нитрата [6, 7]. Поэтому необходимы дальнейшие исследования сортовой специфики и механизмов регуляции НР-активности у сельскохозяйственных культур.

Ячмень — один из основных продуцентов растительного белка [8]. В связи с этим изучение генетического контроля НР-активности у этой культуры приобретает особую важность. Ячмень — также удобный модельный объект для изучения закономерностей наследования НР-активности. Свойства НР и физиологические аспекты регуляции НР-активности у ячменя довольно подробно изучены [9—12]. Но для того чтобы раскрыть механизм наследования НР-активности, необходимо проводить скрещивания между сортами, устойчиво различающимися по это-

му признаку. Наличие широкого полиморфизма по величине НР-активности показано для кукурузы [13], пшеницы [14], сои [15], суданской травы [16], райграсса [17]. Однако нам не известно исследований, демонстрирующих различия по уровням НР-активности между сортами ячменя. Целью настоящей работы было установление межсортового полиморфизма по этому признаку у ячменя и изучение устойчивости обнаруженных различий в полевом опыте и при культивировании растений в контролируемых условиях внешней среды. Кроме того, два выделенных нами сорта были скрещены, и у родителей и гибридов F_1 изучена динамика НР-активности в ходе вегетации в контролируемых условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения предварительных исследований НР-активности у проростков использовали сорта ячменя Винер, Мари, Моно и Неполегающий. Мари и Моно — перспективные сорта шведской селекции (Свалёф); Винер и Неполегающий широко районированы в Новосибирской обл. Зерно для опытов в контролируемых условиях проращивали двое суток на воде при 20°C. Растения затем культивировали в водной культуре в биокамере (факторостате) при круглосуточном освещении 10—12 тыс. лк от ксеноновой лампы и температуре 20°C. Для питания растений использовали стандартный одно-кратный раствор Кнопа с концентрацией нитрата 0,01 М и pH 5,0—6,2 [18]. Приведенные величины освещенности и концентрации нитрата оптимальны для индукции НР-активности у ячменя [10].

В качестве безнитратной среды применяли модифицированный раствор Кнопа следующего состава (в граммах на 1 л): CaCl_2 0,68; мочевина 0,38; KH_2PO_4 0,25; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 0,51; pH 6,0. Указанная среда сбалансирована по азоту со средой Кнопа. В ходе опытов с кратковременным культивированием среды меняли ежедневно, а при длительном культивировании — через день.

Полевой опыт был проведен в 4 повторностях; перед посевом в почву был внесен азот в дозе 30 кг/га в виде NH_4NO_3 ; посев произведен 8 мая 1974 г. по пару.

При отборе проб для анализа материал сразу погружали в охлажденную до 0°C дистиллированную воду и использовали не позднее чем через 30 мин. Такой способ позволяет сохранить до определения интактный уровень НР-активности в ткани. Из листовой ткани проводили экстракцию 0,1 М KH_2PO_4 , содержащим по 5 мМ ЭДТА и цистина, с pH 8,8, при 0—4°C, как предложено Хагеманом [19], но отношение количества ткани к экстрагирующей смеси (по весу) составляло 1/30, что обеспечивало более полное извлечение фермента. Навеску ткани 200 мг растирали на холоде в ступке с механическим приводом. Экстракты отделяли центрифугированием в течение 10 мин при 30 000 g и определяли в них НР-активность по Эвансу и Нейсону [20] с незначительными модификациями. Активность рассчитывали по количеству образовавшегося нитрита и выражали в μMNO_2 на 1 г экстрагированной ткани в час.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В предварительном исследовании мы определили уровни НР-активности в экстрактах из первого листа 10-суточных проростков 4 сортов при выращивании в биокамере на среде Кнопа. Опыт проводили в четырехкратной повторности, используя для каждого определения среднюю пробу из 20 листьев. Оказалось, что наиболее значительные различия обнаруживаются между сортами Винер и Неполегающий, поэтому они и были выбраны для дальнейшего исследования.

Ниже приведены доверительные интервалы НР-активности для 1% уровня значимости.

Сорт	НР-активность
Мари	15,6±1,9
Моно	21,2±1,6
Винер	21,7±2,6
Неполегающий	13,4±3,1

Мы изучили способность к индукции НР-активности в первом листе растений этих сортов. 10-суточные растения, выращенные на безнитратной среде при круглосуточном освещении 10 тыс. лк и 20°C, пере-

носили на среду Кнопа при тех же световых и температурных условиях. Для каждого определения использовали среднюю пробу из 25 листьев. На рис. 1 приведены усредненные результаты трех независимых опытов. У Винера пик активности выше и достигается раньше, чем у Неполегающего. Последующее падение активности, обусловленное старением первого листа, происходит у Неполегающего несколько быстрее. Сорта, по-видимому, различаются и по продолжительности лаг-фазы, хотя экспериментальные данные не позволяют утверждать это с определенностью. В целом характеристики субстратной индукции НР-активности у ячменя, полученные в наших опытах, согласуются с данными других исследователей [10, 11]. Однако тот факт, что параметры индукции НР могут быть сортоспецифичны, заставляет относиться осторожно к распространению результатов исследований, проведенных на одном, случайно выбранном сорте, на всю культуру.

В полевом опыте с сортами Винер и Неполегающий мы проследили изменение НР-активности в верхнем листе растений за большую часть вегетационного периода — от начала развития второго листа до налива зерна. Для каждого определения активности использовали среднюю пробу верхних развитых листьев 5 растений на полевую повторность. Растения, с которых был срезан лист, далее для определений активности не использовали. Полученные результаты (рис. 2) свидетельствуют о том, что сорта характеризуются сходными профилями активности: достоверные различия по величине активности сохраняются практиче-

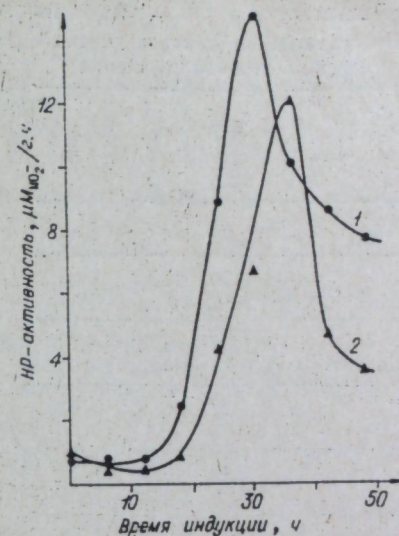


Рис. 1. Индукция НР-активности в первом листе 10-суточных растений ячменя.

1 — Винер; 2 — Неполегающий.

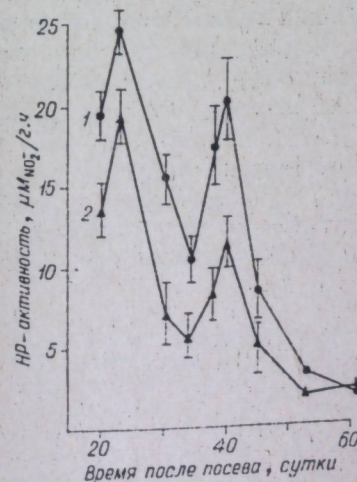


Рис. 2. Изменение НР-активности в верхнем листе ячменя в полевом опыте.

1 — Винер; 2 — Неполегающий. Приведены доверительные интервалы для 5% уровня значимости.

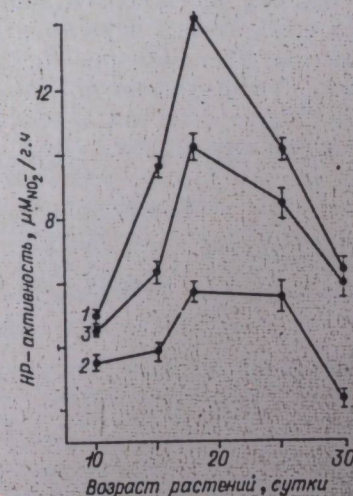


Рис. 3. Максимальные величины НР-активности у ячменя в ходе вегетации в контролируемых условиях.

1 — Винер; 2 — Неполегающий; 3 — гибрид первого поколения. Приведены доверительные интервалы для 1% уровня значимости.

НР-активность в μMNO_2 на 1 г в ч
в экстрактах из листьев сортов и
гибрида первого поколения

Возраст, сут.	Номер листа	Неполегающий	Винер	Гибрид
10	1	3,53	4,95	4,53
	1	0,30	0,90	1,30
15	2	3,66	9,66	6,36
	2	1,80	6,30	4,10
18	3	5,71	14,33	10,50
	3	4,32	6,30	4,33
21	4	4,80	8,11	—
	4	5,58	10,06	8,52
25	5	3,50	8,42	5,20
	5	0,00	6,50	6,21
30	6	2,30	6,28	6,04

ски в течение всего изученного периода. При начале налива зерна НР-активность падает у обоих сортов. Временное падение активности на 25-е — 35-е сутки после посева было обусловлено, вероятно, пониженной температурой и дождями в этот период.

Мы получили гибридные зерна F_1 от комбинаций Неполегающий $\times$ Винер и Винер $\times$ Неполегающий. Растения родительских сортов и F_1 культивировали в биокамере в стандартных условиях и определяли у них НР-активность в каждом из последовательно появлявшихся листьев в двух возрастных точках. Продолжительность вегетационного периода при использованных нами условиях составляла от 58 до 60 сут. Выбор однородных проростков при постановке опыта позволил ограничиться средней пробой из 5 растений для каждого определения.

Так как оказалось, что растения F_1 от реципрокных комбинаций по активности не различаются, полученные для них результаты объединены в одну группу (см. таблицу).

Уровни НР-активности у сортов Винер и Неполегающий значительно различаются для всех листьев у растений разного возраста. Во всех случаях F_1 занимает промежуточное положение между родителями. На рис. 3 точки, соответствующие максимумам НР-активности в каждом листе, соединены. Полученные в контролируемых условиях профили НР-активности хорошо согласуются с результатами полевого опыта (см. рис. 2).

Таким образом, между сортами ячменя Винер и Неполегающий обнаруживается устойчивое межсортовое различие по величине НР-активности, сохраняющееся в различных условиях культивирования в течение большей части вегетационного периода. Эти сорта различаются также по способности первого листа отвечать на субстратную индукцию НР-активности. Гибриды F_1 от их скрещивания имеют промежуточный уровень НР-активности. Воспроизводимость различий по активности между этими сортами и промежуточный характер наследования ее у гибридов первого поколения позволяют надеяться, что применение обычных методов изучения наследования (гибридизация и анализ расщепления) с использованием этой модели окажется полезным для изучения механизмов генетического контроля НР-активности у ячменя. Хагеман с сотр. [21], изучая аналогичную модель у кукурузы, но с гетерозисом в F_1 по НР-активности, обнаружили двулокусную систему контроля активности этого фермента.

Сибирский научно-исследовательский институт
химизации сельского хозяйства,
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
26/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Кретович В. Л. 1972. Обмен азота в растениях. М., «Наука», с. 86.
2. Beevers L., Hageman R. H. 1969. Ann. Rev. Plant Physiol., 20, 495—522.
3. Hageman R. H., Cresswell C. F., Hewitt E. J. 1962, Nature, 193, 247—250.

4. Eilrich G. L., Hageman R. H. 1973. Crop Sci., 13, 59—66.
5. Croy L. J., Hageman R. H. 1970. Crop Sci., 10, 280—281.
6. Климашевский Э. Л. 1974. Вестник сельскохозяйств. науки, 2, 105—113.
7. Климашевский Э. Л. 1972. Сибирский вестник сельскохозяйств. науки, 5, 7—15.
8. Трофимовская А. Я. 1972. Ячмень, Л., «Колос».
9. Milfin B. J. 1968. Recent asp. of nitrogen metabol., Acad. Press, N Y., p. 85—88.
10. Travis R. L., Jordan W. R., Huffaker R. S. 1970. Physiol. Plantarum, 23, 678—684.
11. Jordan W. R., Huffaker R. S. 1972. Physiol. Plantarum, 26, 269—273.
12. Aslam M., Huffaker R. S., Travis R. L. 1973. Plant Physiol., 52, 137—140.
13. Ziesler J. F., Hageman R. H. 1962. Crop Sci., 2, 512—518.
14. Parkash V. 1973. Agrochimica, 17, 230—235.
15. Harper J. E., Nicholas J. C., Hageman R. H. 1972. Crop Sci., 12, 382—384.
16. Eck H. V., Hageman R. H. 1974. Crop Sci., 14, 283—286.
17. Bowerman A., Goodman P. J. 1971. Annals of Bot., 35, 353—358.
18. Журбицкий З. И. 1968. Теория и практика вегетационного метода. М., «Наука».
19. Hageman R. H., Hucklesby D. P. 1971. Nitrate reductase in higher plants.— In: Methods in Enzymol., Acad. Press, 3, part A, 2, 491—503.
20. Evans H. J., Nason A. 1953. Plant Physiol. 28, 233—255.
21. Warner R. L., Hageman R. H., Dudley J. W., Lambert R. H. 1969. Proc. National Acad. of Sci., 62, 785—796.

B. I. Tokarev, V. K. Shumnyy

VARIETY SPECIFICITY OF NITRATE REDUCTASE ACTIVITY IN BARLEY

Inter-variety polymorphism of nitrate reductase activity in barley was studied. It is demonstrated that between Winer and Nepolegayushiy varieties significant differences in the activity of this enzyme are maintained throughout the most part of the vegetational period, both in the field and under stabilised cultivation conditions. 10 day old plants of these varieties are characterised by different parameters of substrate induction of nitrate reductase. Nitrate reductase activity of the F_1 hybrid plants was intermediate between parents. Hybrid plants from reciprocal crossings between the Winer and Nepolegayushiy with a subsequent study of segregation of nitrate reductase activity may come useful for investigation of mechanism of genetic control of this enzyme in the barley.

УДК 615.355

А. С. ЛАПИК, Г. А. КОВАЛЕНКО, М. П. ПАВЛОВА, Р. И. САЛГАНИК

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РНКазы В ТКАНЯХ И ОРГАНАХ КРЫС ПОСЛЕ ПАРЭНТЕРАЛЬНОГО ВВЕДЕНИЯ И СКОРОСТЬ ЕЕ ИНАКТИВАЦИИ

В опытах на крысах показано, что панкреатическая РНКазы, введенная внутривенно, быстро всасывается в кровь и достигает максимального уровня концентрации в сыворотке крови, в тканях и органах через 10—30 мин после инъекции. Повышенный уровень активности РНКазы в крови сохраняется более 12 ч. Инактивация фермента и восстановление исходной активности происходят в следующем порядке: головной, спинной мозг, скелетные мышцы, печень, легкие, селезенка, сердце, кровь, почки.

В тканях беременных крыс активность РНКазы снижается быстрее, чем у интактных животных.

В последние годы широко исследуются возможности использования панкреатической рибонуклеазы (РНКазы КФ 2.7.7.16) как лекарственного препарата. Выявленная в экспериментальных условиях способ-

ность РНКазы тормозить синтез вирусной РНК и размножение некоторых патогенных РНК-содержащих вирусов [1, 2] послужила основанием для применения фермента в лечении ряда вирусных заболеваний [3—5].

В связи с перспективой использования РНКазы в лечебной практике представлялось целесообразным исследовать распределение вводимого извне фермента в тканях, динамику инактивации и выведения его из организма, а также влияние на эти процессы некоторых физиологических факторов.

В данном сообщении приводятся результаты исследования распределения РНКазы в органах и тканях крыс после введения фермента и динамики ее инактивации у интактных и беременных крыс.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для опытов использовали панкреатическую РНКазу с активностью, по Шнейдер—Хагбуму, $7 \cdot 10^6$ единиц на 1 г производства Ленинградского завода медицинских препаратов.

Опыты проводили на самках беспородных интактных и беременных белых крыс весом 180 ± 10 г. РНКазу вводили однократно внутрибрюшинно в дозах 50 и 100 мг/кг. Животных убивали декапитацией, органы тщательно освобождали от крови, замораживали жидким азотом и сохраняли при -20°C . В отдельной группе опытов крыс перед декапитацией перфузировали под наркозом физиологическим раствором до полного удаления крови и затем их органы забирали [6]. Активность фермента определяли по методу Шнейдер—Хагбума в модификации Белоусовой [7] в сыворотке крови и гомогенатах печени, почек, селезенки, сердца, легких, скелетных мышц, головного и спинного мозга. Субстратом служила суммарная РНК, выделенная из печени крупного рогатого скота [8]. Реакционную смесь 0,2 мл 0,2%-ной РНК, 0,6 мл 0,5 М медианового буфера (рН 7,2), 0,2 мл 0,05 М MgSO_4 , 0,2 мл 10%-ного гомогената инкубировали 30 мин при 37° . Реакцию останавливали добавлением 0,3 мл 2 М HClO_4 . Пробу охлаждали и осадок отделяли центрифугированием. К надосадочной жидкости добавляли 2 мл дистиллированной воды и измеряли оптическую плотность раствора на спектрофотометре СФ-4 при 260 мкм. За единицу активности принимали количество РНКазы, которое в течение часа приводило к гидролизу до кислоторастворимых олигонуклеотидов 1 мг РНК. Активность фермента в опытных пробах выражали в микрограммах РНКазы на 1 г сырой ткани или 1 мл сыворотки крови. Активность РНКазы в тканях исследовали через 10, 30 мин, 1, 3, 5, 12 и 24 ч после введения фермента. Головной мозг брали через 3, 10 и 30 мин после инъекции фермента крысам. На каждый интервал времени использовали по 4—5 крыс.

В контрольных опытах исследовали активность эндогенной РНКазы в сыворотке крови и органах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из данных об РНКазной активности сыворотки крови и гомогенатов органов и тканей до и после введения фермента (табл. 1) следует, что исходные показатели активности РНКазы в отдельных органах и тканях существенно различаются. Наиболее высокий уровень ферментной активности отмечен в почках, наименьший — в головном, спинном мозге и печени. Значимых различий в активности эндогенной РНКазы в тканях беременных и интактных животных мы не наблюдали.

Таблица 1
Динамика инактивации РНКазы (в мкг/г сырой ткани) в тканях и органах интактных и беременных крыс (РНКазы введена внутрибрюшинно в дозе 50 мг/кг)

Вид ткани	Группа животных*	Фоновые показатели	Время после инъекции									
			минуты		часы							
			10	30	1	3	5	12	24			
Сыворотка	1	$1,14 \pm 0,2$	$98,6 \pm 2,0$	$75,0 \pm 2,0$	$52,0 \pm 4,5$	$37,0 \pm 2,4$	$13,6 \pm 0,5$	$2,9 \pm 0,4$	$1,5 \pm 0,2$			
	2	$1,05 \pm 0,2$	$96,7 \pm 4,0$	$71,4 \pm 0,5$	$49,3 \pm 1,3$	$33,4 \pm 2,4$	$1,3 \pm 0,1$					
Печень	1	0,02	$37,0 \pm 3,7$	$29,6 \pm 4,2$	$2,7 \pm 0,6$	$1,0 \pm 0,1$	0,02					
	2	0,02	$38,0 \pm 0,6$	$8,0 \pm 1,4$	$0,9 \pm 0,1$	0,02						
Селезенка	1	$0,91 \pm 0,3$	$59,4 \pm 0,5$	$40,0 \pm 1,3$	$16,4 \pm 0,8$	$8,5 \pm 1,3$	$4,3 \pm 0,4$	$1,1 \pm 0,2$				
	2	$0,69 \pm 0,2$	$64,0 \pm 2,3$	$38,2 \pm 1,8$	$20,0 \pm 1,5$	$1,2 \pm 0,3$	$0,72 \pm 0,1$					
Сердце	1	$0,15 \pm 0,02$	$24,8 \pm 2,5$	$16,7 \pm 1,9$	$7,9 \pm 1,8$	$6,3 \pm 0,8$	$0,73 \pm 0,02$	$0,18 \pm 0,01$				
	2	$0,12 \pm 0,0$	$25,2 \pm 0,9$	$16,1 \pm 1,1$	$6,9 \pm 0,9$	$3,1 \pm 0,3$	$0,14 \pm 0,01$					
Легкие	1	$0,78 \pm 0,1$	$32,0 \pm 1,2$	$28,0 \pm 0,6$	$15,1 \pm 0,8$	$5,7 \pm 0,4$	$0,8 \pm 0,1$					
	2	$0,75 \pm 0,1$	$30,0 \pm 0,9$	$20,5 \pm 0,3$	$17,0 \pm 1,7$	$5,0 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,5$					
Почки	1	$21,3 \pm 2,3$	$188,0 \pm 25,0$	$480,0 \pm 40,0$	$353,0 \pm 24,1$	$206,0 \pm 4,0$	$206,0 \pm 4,0$	$37,0 \pm 1,4$				
	2	$18,0 \pm 1,2$	$200,0 \pm 15,0$	$490,0 \pm 35,0$	$262,0 \pm 31,0$	$330,0 \pm 12,0$	$124,0 \pm 17,0$	$19,0 \pm 1,1$				
Скелетные мышцы	1	$0,4 \pm 0,1$	$5,0 \pm 0,5$	$2,7 \pm 0,4$	$0,4 \pm 0,1$							
	2	$0,5 \pm 0,1$	$4,8 \pm 0,8$	$2,6 \pm 0,5$	$0,4 \pm 0,1$							
Спинной мозг	1	$0,03 \pm 0,00$	$1,2 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,1$	$0,03 \pm 0,00$							
	2	$0,03 \pm 0,00$	$1,1 \pm 0,1$	$0,6 \pm 0,2$	$0,03 \pm 0,00$							
Головной мозг	1	$0,02 \pm 0,00$	$0,04 \pm 0,01^{**}$	0,02								
	2	$0,02 \pm 0,00$	$0,04 \pm 0,01^{**}$	0,02								

* 1-я группа — интактные крысы, 2-я группа — беременные крысы.

** Пробы головного мозга взяты через 3 мин после введения панкреатической РНКазы.

Сравнительные показатели содержания РНКазы (мкг/г сырой ткани) в органах крыс в зависимости от кровонаполнения органов (РНКазы введена в дозе 100 мг/кг)

№ опыта	Условия опыта	Почки	Печень	Селезенка	Сердце	Легкие	Скелетные мышцы	Спинной мозг	Сыворотка крови
1	Неполно обескровленные органы	512,0±22,4	57,6±5,6	85,6±4,5	61,0±1,0	117,0±4,4	42,6±2,6	0,4±0,1	180,0±11,3
2	Максимально обескровленные органы	485,0±4,9	31,5±4,0	62,0±2,6	23,0±0,8	52,0±2,8	23,0±1,5	0,2±0,1	—

Инъекция панкреатической РНКазы вызвала увеличение содержания фермента в крови и во всех исследованных органах. Активность РНКазы в сыворотке крови через 10 мин после инъекции превышала исходные показатели более чем в 90 раз и только через 24 ч достигла исходной величины. В тканях органов изменения были неодинаковые. Наиболее сильно активность РНКазы возросла в печени, селезенке, сердце, легких, почках и скелетных мышцах. Сравнительно небольшое увеличение активности РНКазы отмечено в тканях спинного мозга. В головном мозге удалось зафиксировать небольшое, но достоверное увеличение активности фермента только в пробах, взятых не позднее чем через 3 мин после инъекции фермента. Максимум содержания РНКазы после введения фермента в почки наблюдался позднее, чем в крови и тканях других внутренних органов.

Сравнение показателей активности РНКазы в тканях органов, взятых в условиях неполного и максимально возможного обескровливания, привело к выводу, что в почках уровень РНКазной активности практически не изменился, в других органах он снизился на 30—60% (табл. 2).

Скорость снижения активности РНКазы после введения фермента в органы и тканях существенно различалась. Быстрее всего активность РНКазы снижалась до исходных показателей в головном и спинном мозге, а затем в убывающей последовательности — в скелетных мышцах, печени, легких, селезенке, сердце. В крови и почках повышенный уровень РНКазы сохранялся более 12 ч. Большая часть введенного фермента инактивировалась в первый час после инъекции.

Сравнение скорости снижения активности РНКазы в тканях и органах интактных и беременных крыс (табл. 1) свидетельствует о более интенсивной инактивации фермента у беременных крыс. Особенно значительные различия в скорости инактивации отмечены в печени, селезенке, сыворотке крови, сердце, где исходный уровень у беременных крыс восстановился через 3—5 ч, у интактных крыс этот период составил 5—24 ч.

Известно, что панкреатическая РНКазы — термостабильный фермент. Вероятно, снижение активности РНКазы после введения фермента является результатом деградации ее под действием тканевых протеаз. Не исключено, однако, что инактивация экзогенной РНКазы происходит и в результате взаимодействия со специфическими и неспецифическими ингибиторами РНКазы, которые имеются практически во всех тканях [9, 10, 11].

Разницу в скорости инактивации экзогенной РНКазы в отдельных тканях можно объяснить, вероятно, существенными различиями в активности протеаз или в содержании ингибиторов. Снижение активности экзогенной РНКазы в тканях животных может быть частично связано и с выведением фермента с мочой. Вводимый извне фермент проникает во все органы и ткани животных, преодолевая плацентарный и гематоэнцефалический барьер. Однако это, как показано нами ранее [12, 13], не ведет к эмбриотоксическим, тератогенным и мутагенным эффектам, не нарушает выработки условных рефлексов у животных.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
г. Новосибирск
Новосибирский институт
органической химии

Поступила в редакцию
7/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Салганик Р. И., Баталина Т. А., Бердичевская Л. А., Мосолова А. Н. 1968. Торможение синтеза РНК и размножения вируса клещевого энцефалита под действием рибонуклеазы. — Докл. АН СССР, 180, 6, 1473.
- Салганик Р. И., Трухачев А. А., Баталина Т. А. 1972. Противовирусное действие дезоксирибонуклеазы и рибонуклеазы. — В кн.: Ингибиторы вирусной активности. Рига, с. 147.
- Глухов Б. М., Иерусалимский А. П., Салганик Р. И. 1968. Лечение клещевого энцефалита рибонуклеазой. — Ж. Невропатол. и психиатрии. XVIII, вып. 3.
- Лобзин В. С., Сичко Ж. В. 1969. Лечение рибонуклеазой больных вирусными серозными менингитами. — Врачебное дело, 10, 38.
- Троп И. Е., Кантер В. М., Казанцева С. И., Александров В. И., Постнова Л. С., Николаева С. П. 1971. О применении рибонуклеазы при лечении больных клещевым энцефалитом. М., «Медицина».
- Daniel P. M., Love E. R., Retal E. 1974. A method for rapidly washing the blood out of an organ or tissue of the anesthetized living animal. — J. Physiol., 273, N 2, 11—12.
- Белоусова А. К. 1958. Изучение процессов деполимеризации нуклеиновых кислот в клетках нормальных тканей и опухолей. — Биохимия, № 5, 783.
- Кирби К. С. 1966. Выделение и фракционирование нуклеиновых кислот. В кн.: Нуклеиновые кислоты. М., «Мир», с. 10.
- Ровенский Ю. А. 1965. Биологическая роль нуклеаз. — Усп. совр. биологии, 59, вып. 3, 354.
- Gribnau A. A., Schoenmakers J. G. G., Kraaikamp M. van, Hilak M., Bloemendal H. Further studies on the ribonuclease inhibitor from rat liver: stability and other properties. — "Biochim. et biophys. acta," 224, № 1, 55—62.
- Suzuki Y., Takahashi Y. 1970. Developmental and regional variations in ribonuclease inhibitor activity in brain. — J. Neurochem., 17, N10, 1521—1524.
- Лапик А. С., Губенко И. С., Корочкин Л. И., Салганик Р. И. 1970. Фармакологическая активность и токсичность нуклеаз. — Фарм. и токсикол., № 2, 210.
- Лапик А. С., Павлова М. П., Коваленко Г. А., Салганик Р. И. 1974. Исследование проницаемости рибонуклеазы через плацентарный барьер и влияние фермента на эмбриональный и постнатальный периоды развития крыс. — Фарм. и токсикол., № 1, 54.

A. S. Lapik, G. A. Kovalenko, M. P. Pavlova, R. I. Salganick.

THE DISTRIBUTION OF RNAase IN RATS TISSUES AND ORGANS AFTER INTRAPERITONIAL INJECTION AND THE VELOCITY OF ITS INACTIVATION

The experiments on rats showed that pancreatic RNAase injected intraperitoneally absorbed quickly in blood and reached the maximal level of concentration in the whey of blood, in tissues and organs in 10—30 minutes after the injection. The raised level of the activity of RNAase in blood preserved for more than 12 hours.

The inactivation of ferment and the restoration of departure activiti took place in following order: Brain tissue, medulla, skeletal muskles, liver, lungs, spleen, heart, blood, kidney.

In the tissues of pregnant rats the activity of RNAasa became lower sooner than this in the tissues of intact animals.

УДК. 531.1.036

Г. И. ГИРС, Л. Н. ДУДИНА

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТИ ЛУБЯНЫХ ТКАНЕЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ИЗМЕНЕНИЮ АКТИВНОСТИ ДЫХАНИЯ

Изучались изменения активности дыхания луба в зависимости от температуры. На основе анализа литературных данных этот интегральный показатель состояния обмена веществ предлагается принять в качестве индикатора при определении летальной степени, теплового повреждения. В работе определены летальный и сублетальный диапазоны температур непосредственно для тканей луба сосны и опосредованно, при нагревании поверхности ствола. Обсуждается защитная роль мертвой коры дерева при термических воздействиях.

Проблема устойчивости деревьев к тепловым повреждениям во время пожаров — одна из важных проблем физиологии древесных растений. При пожаре повреждающий фактор действует внезапно, интенсивно и краткосрочно. Поэтому растения не успевают выработать защитные реакции, которые бы повысили их устойчивость, в отличие от случаев постепенно нарастающих почвенных и воздушных засух, сопровождающихся повышенными температурами воздуха, во время которых благодаря перестройке обмена веществ растения адаптируются к новым условиям среды [1]. Во время пожара деревья испытывают стрессовое возбуждение или подавление функций, а механизм защитных и репаративных реакций действует после устранения повреждающего агента.

Известно, что тепловая закалка, которую клетки приобретают в результате действия высоких температур, краткосрочна и через некоторое время после устранения повреждающего агента уровень теплоустойчивости клеток снижается до исходного [2—4]. Поэтому у деревьев при вторичном повреждении пожаром тепловая закалка, вероятно, отсутствует. В процессе филогенеза древесные растения выработали защитные реакции, обеспечивающие им устойчивость к различного рода повреждениям. К числу таких реакций можно отнести смолыделение, репаративные свойства живицы, регенерацию листового аппарата, каллюсование ран, толстый слой мертвой коры. За исключением последнего признака — пассивного защитного свойства деревьев, проявление активных реакций свидетельствует о наличии специфических биохимических механизмов защиты, реализующихся при повреждении. Кроме того, растения обладают адаптивной пластичностью, позволяющей регулировать метаболизм при резко изменившихся условиях среды и после повреждения [2]. Однако при пожарах тепловое повреждение бывает настолько интенсивным, что отклонения обмена веществ от нормы выходят за пределы адаптивной пластичности. В таких случаях деревья теряют устойчивость и заселяются насекомыми-ксилофагами, а при большей степени повреждений погибают в результате тепловой дена-

турации белков. Поэтому при изучении устойчивости деревьев к тепловому повреждению важно установить порог между адаптивными реакциями организма на действие повреждающего агента и патологическими отклонениями обмена веществ, приводящими к отмиранию. Установление диапазона супраоптимальных, сублетальных и летальных температур для хвои и живых тканей ствола даст возможность связывать данные физиологических исследований с показателями интенсивности горения, определяемыми в естественных условиях.

Физиологические функции клеток условно можно разделить на две категории: термолабильные и термостабильные [5—7]. Повреждение термолабильных функций наступает при относительно невысоких температурах. При этой степени повреждения клеток прежний уровень функции восстанавливается после снятия действия повреждающего агента или даже наступает реактивация во время действия агента. Термостабильные функции нарушаются при более высокой степени воздействия, зачастую выше порога обратимого повреждения термолабильных функций. Поэтому поражение термостабильных функций означает для клеток глубоко зашедшее нарушение обмена веществ. Восстановление отдельных функций при такой интенсивности повреждения нельзя считать «выздоровлением» клеток, оно наблюдается и при необратимом нарушении других жизненно важных систем клеток [8]. К числу термостабильных функций клеток относятся избирательная полупроницаемость протоплазмы, дыхание, активность ряда оксидоредуктаз [6, 9]. Репарация теплового повреждения возможна лишь до тех пор, пока не повреждено дыхание [8, 10, 11]. Поэтому активность дыхания, являющуюся интегральным показателем состояния обмена веществ, удобно использовать для определения летального повреждения клеток. Несмотря на то, что после снятия высокой температуры дыхание могло доходить до нормы и даже быть выше нормы, первоначальное его подавление впоследствии приводило лубяные ткани к отмиранию.

В связи с проблемой после пожарного ослабления сосняков мы изучали изменения интенсивности дыхания луба под действием высоких температур. В задачу исследования входило установление летального порога интенсивности прогрева, изменение чувствительности флоэмных тканей в зависимости от фазы вегетации дерева и выявление защитной роли мертвой коры.

При определении температуры, летальной для луба сосны, прогрев осуществляли путем помещения отрубков или высечек луба в специальную камеру, нагретую до заданной температуры. Размер отрубков 50—60 см. Отрубки ствола деревьев 80—100-летнего возраста имели диаметр 15—18 см. Размер высечки луба 3×4 см. В серии опытов по выявлению защитной роли коры отрубки ствола нагревали около открытого пламени и температуру замеряли на поверхности ствола. Предварительные наблюдения показали, что при краткосрочных прогревах и непосредственном определении физиологических функций после прогрева значительного подсушивания луба в высечках не отмечалось.

Для установления реакции ткани на действие высокой температуры дыхание луба определяли непосредственно после прогрева. Интенсивность дыхания определяли методом Бойсен-Иенсона [12] при комнатной температуре (20—22°C). Объектами исследования служили деревья III—IV классов возраста. Фазы вегетации

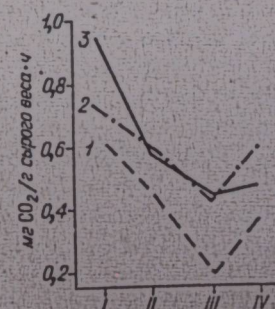


Рис. 1. Изменение интенсивности дыхания луба после пятиминутного прогрева супраоптимальными температурами.

1 — контроль; 2 — 40°, 3 — 45°. Фазы: I — нарастания микропобегов; II — начало раздвоения хвоянок; III — раздвоения хвоянок; IV — начало осеннего расщепливания листьев.

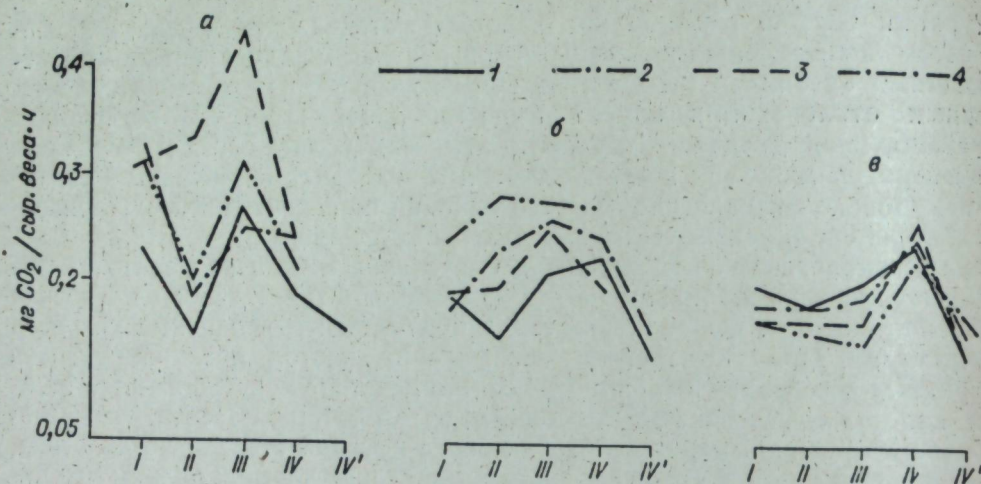


Рис. 2. Сезонные изменения активности дыхания луба при различной интенсивности нагрева.

а) 50°, б) 55°, в) 60°. 1 — контроль, 2 — 1 мин, 3 — 3 мин, 4 — 5 мин. Фазы: I — нарастания макростволов; II — начала раздвоения хвои; III — разворачивания листьев; IV — начала осеннего расцветания листьев; IV' — перехода к зимнему покою.

определяли по И. Н. Елагину [13]. Работу проводили в окрестностях г. Красноярск и на севере Абанского района Красноярского края.

Действие супраоптимальных температур на дыхание луба устанавливали при пятиминутной экспозиции, согласно принятой в цитологии методике [5]. Однако, по наблюдениям В. В. Фурьева [14], фронт огня при низовых пожарах проходит со средней скоростью 0,44—0,52 м/мин. Скорость прохождения тыловой кромки огня ниже — 0,1—0,29 м/мин. Таким образом, при ширине кромки горения от 0,09 до 0,86 м фронт огня проходит мимо дерева за время от 1/2 до 1,8 мин, а тыловая кромка огня — от 0,5 до 4 мин. Поэтому опыты с воздействием сублетальных температур проводили при экспозициях 1,3 и 5 мин. В отдельных случаях при прогреве отрубков длительность опыта увеличивали до 7—10 мин, что имитировало устойчивое горение около дерева, которое часто наблюдается после прохождения основной кромки огня с тыловой стороны ствола.

Опыты показали, что действие температуры 40 и 45° в течение 5 мин активизирует дыхание на протяжении всего срока наблюдений (рис. 1). Наибольшее возрастание интенсивности дыхания (вдвое с лишним раза по сравнению с контролем) отмечалось в фазу разворачивания листьев.

При действии температур 50 и 55° подавления дыхания также не наблюдалось при всех длительностях нагрева (рис. 2). Наибольшая активизация дыхания происходила при интенсивности прогрева 50° × 3 мин также в фазе разворачивания листьев (162% от контроля). Пятиминутная экспозиция при этой температуре уже вызывала некоторое снижение дыхания. По всей вероятности, при этой интенсивности прогрева уже наблюдаются какие-то нарушения дыхательного газообмена. При действии температуры +55° подобная реакция отмечалась при трех- и пятиминутной экспозиции.

Температура +60° подавляет дыхание луба при всех длительностях прогрева в течение периода активной деятельности камбия (рис. 2). Только в фазе осеннего расцветания листьев (5—7/VIII) и в фазе перехода к зимнему покою (17/IX), когда камбиальная деятельность прекращена, подавления дыхания ниже уровня контроля не отмечалось. Однако отсутствие прямой реакции на повышение температуры — активации процесса — все же свидетельствует о высокой степени повреж-

дения тканей. Наибольшее подавление дыхания — до 74—83% от контроля — наблюдалось в фазе разворачивания листьев (8—18/VII).

Таким образом, зависимость изменения активности дыхания от интенсивности теплового воздействия соответствует одному из основных положений теории клеточного повреждения: увеличение дозы воздействия адекватно усиливает глубину повреждения [2, 15]. Для луба сосны в период активной вегетации сублетальным тепловым воздействием мож-

но считать, по всей вероятности, интенсивность прогрева 50° × 5, 55° × 3, 55° × 5 мин, поскольку при этом уже не наблюдается прямой ответной реакции дыхания на возрастание температуры. Температура +60° летальна при всех длительностях нагрева, при ее действии дыхание луба подавляется.

В опытах с прогревом отрубков ствола ставилась задача — выяснить роль длительности и интенсивности нагрева и толщины коры в повреждении флоэмных тканей ствола. Эта работа проводилась в основном в период роста деревьев по диаметру, который, по нашим наблюдениям, длится до 20—25 июля в Приангарье.

Нагрев отрубков открытым пламенем достигался в течение 1,5—3,5 мин. При средней и слабой интенсивности нагрева во время опыта температура на поверхности ствола колебалась в пределах 10°.

Влияние толщины коры и интенсивности нагрева поверхности ствола на изменение интенсивности дыхания луба (дыхание в мг CO₂/г сырой навески в ч, в скобках — % к контролю)

Дата опыта	Толщина коры, мм	Интенсивность прогрева, град/мин	Активность дыхания
5/VII	5,8 ± 0,4	100 × 5	0,24(160)
26/VII	6,3 ± 0,7	100 × 5	0,24(115)
26/VII	6,4 ± 0,6	100 × 10	0,28(134)
5/VII	9,7 ± 1,1	100 × 10	0,28(186)
21/VI	4,4 ± 0,3	120—150 × 5	0,16(44)
28/VII	6,4 ± 0,5	120—140 × 5	0,26(124)
12/VII	9,0 ± 0,9	120—150 × 5	0,32(107)
19/VII	13,0 ± 1,2	140—150 × 7	0,29(108)
21/VI	5,5 ± 0,5	140—150 × 10	0,16(73)
19/VII	10,0 ± 1,0	140—150 × 10	0,23(89)
21/VII	5,0 ± 0,2	150—170 × 5	0,10(62)
2/VIII	6,2 ± 0,5	160—180 × 5	0,24(160)
28/VI	7,3 ± 0,8	150—190 × 4	0,16(76)
12/VII	9,0 ± 0,6	160—180 × 5	0,31(103)
2/VIII	10,4 ± 1,0	160—180 × 5	0,19(127)

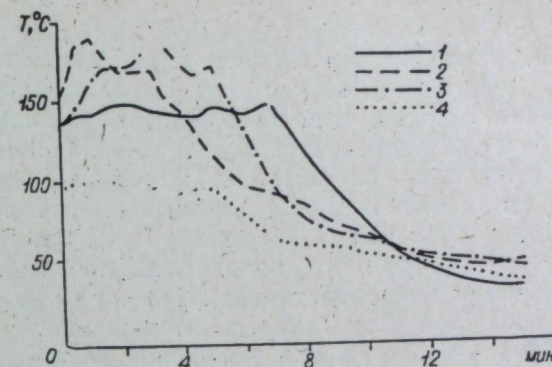


Рис. 3. Изменения температуры поверхности ствола при прогреве отрубков.

1 — 140—150°, разогрев 3, 5 мин; 2 — 160—190°, разогрев 3 мин; 3 — 160—180°, разогрев 3 мин; 4 — 100°, разогрев 1,5 мин.

нагреве до 180—190° колебания температуры были значительными, так как в этом случае языки пламени достигали иногда поверхности ствола (рис. 3). Удаленные от огня отрубки в первые 2—4 мин остывали очень быстро, с перепадом температур при высокой интенсивности нагрева до 30—40° в первую минуту. При небольшой интенсивности нагрева (100°) остывание первые две минуты шло со скоростью 20 град/мин. За 2—3 мин температура коры снижалась до 60—80°, дальнейшее остывание замедлялось. Действие повышенной температуры на поверхность ствола (более 50°) растягивалось до 12—15 мин, усугубляло повреждение лубяных тканей.

Опыты показали (см. таблицу), что нагрев поверхности ствола до 100° активизирует дыхание луба даже при десятиминутной экспозиции. В этом случае возрастание дыхания прямо пропорционально длительности нагрева, т. е. интенсивности воздействия. Такая реакция наблюдается и у деревьев с тонкой корой (6,3—6,4 мм), т. е. и в этом случае нагрев луба не летален. Нагревание ствола до 120—150° в течение 5 мин губительно для деревьев с очень тонкой корой (около 4,5 мм). При увеличении толщины коры эта интенсивность нагрева уже не вызывает первичного подавления дыхания. Однако увеличение срока действия подобной температуры до 10 мин приводит к подавлению дыхания. При этом летально повреждается луб и у отрубка с тонкой корой (5—6 мм), и при утолщении коры вдвое. Безусловно, во всех случаях при такой длительности экспозиции живые ткани ствола прогревались до летальной температуры (более +55°).

Действие более высоких температур (150—180, 190°) в течение 4—5 мин нарушает дыхание луба у отрубков с толщиной коры до 9 мм. Прямая реакция на повышенную температуру — усиление дыхания — при подобной интенсивности нагрева отмечается только в опытах, проведенных после окончания прироста дерева по диаметру и перехода камбия в неактивное состояние.

По нашим наблюдениям, чувствительность луба к нагреву в период активной камбиальной деятельности и после окончания прироста дерева по диаметру различна. Так, нагрев отрубков при 100° во время активного роста дерева по диаметру повышает дыхание до 160—186% от контроля; в конце июля при нагреве той же интенсивности и близкой толщине коры дыхание возрастало по сравнению с контролем на 15—34%. То же можно проиллюстрировать опытами с прогревом более высокой интенсивности (160—180°×5 мин). В период роста дерева по диаметру эта температура вызывала летальное повреждение тканей. После перехода камбия в состояние покоя эта интенсивность нагрева приводила к усилению дыхания, причем большая активизация наблюдалась при меньшей толщине коры, т. е. ответная реакция растений была прямой.

В устойчивости живых тканей ствола к термическим воздействиям большую роль играет толщина мертвой коры [16, 17]. Возрастное повышение устойчивости хвойных пород к низовым пожарам связано в основном с утолщением слоя мертвой коры, которая благодаря сравнительно небольшой теплопроводности предохраняет живые ткани ствола от перегрева. Интересные эксперименты с деревьями эвкалипта провел Р. Винес [16]. При толщине коры около 12 мм (1/2 дюйма) на 5-й минуте прогрева температура флоэмы была ниже температуры поверхности ствола более чем в два раза, а на глубине камбия — более чем в три раза. Винес подчеркивает, что в скорости распространения тепла в глубь ствола большое значение имеет влажность мертвой коры. При сравнении наших данных видно, что у сосны кора толщиной около 6 мм защищала луб от первичного подавления дыхания при действии температуры до 140° в течение 5 мин (см. таблицу). Это объясняется, вероятно, тем, что при устойчивой сухой и жаркой погоде, во время которой пожарная опасность наиболее велика, высушенная кора сосны обладает очень низкой теплопроводностью, возможно, меньшей, чем кора эвкалипта. Поэтому при краткосрочном нагреве поверхности ствола температура внутренней живой коры (луба) не была летальной.

Защитное действие коры резко снижается при увеличении срока действия высокой температуры. При беглом огне ткани прикамбиальной зоны не успевают нагреться до высокой температуры или испытывают ее действие в течение 1—1,5 мин, при устойчивом продолжительном нагреве (в течение 7—10 мин) температура прикамбиальной зоны

повышается до летальной. То же самое показали опыты с прямым прогревом высечек луба.

Таким образом, повреждение дыхания лубяных тканей сосны, а следовательно, и нарушение менее теплоустойчивых функций находятся в прямой зависимости от интенсивности и длительности действия температуры и в обратной зависимости от толщины мертвой коры. Сравнивая эффект фактора интенсивности (температура) и фактора времени, можно сказать, что более губительно продолжительное действие низкой температуры. К примеру, семиминутный прогрев при 140—150° активизировал дыхание, действие подобной же температуры в течение 10 мин при относительно одинаковой толщине коры подавляло дыхание ниже уровня контроля (см. таблицу).

По степени повреждения дыхания можно выделить три категории действующих на луб температур. Первая категория — летальная температура, при которой активность дыхания подавляется ниже уровня контроля. Для луба сосны, безусловно, летальной можно считать температуру 60°. Более сложно определить степень повреждения клеток при температуре 50, 55°. Прогревание в течение 1—2 мин при этих температурах, по всей вероятности, особого вреда не наносит, но увеличение срока действия до 3—5 мин приводит к нарушению дыхания. В отличие от температуры 60° более низкие температуры не подавляют дыхание ниже уровня контроля, но при этом отсутствует и прямая реакция на действие повышенной температуры — активизация процесса. Как показали наблюдения за состоянием луба у отрубков ствола в период после прогрева, при первичном подавлении дыхания или отсутствии прямой реакции дыхания на действие высокой температуры в последующие дни на лубе обнаруживались некротические пятна. Это позволяет предположить, что отсутствие нормальной прямой реакции на действие высокой температуры также можно считать признаком летального повреждения.

Вторая категория температур — сублетальные, при которых происходит резкая активизация дыхания и впоследствии возможны вторичные искажения обмена веществ. По всей вероятности, сублетальным температурным воздействием можно считать прогрев в течение 3—5 мин при температуре 50°.

Третья категория температур — температуры 40, 45°. Их действие на луб в течение 5 мин не приводит к серьезным нарушениям обмена веществ.

Мертвая кора играет значительную роль в защите живых тканей ствола от теплового повреждения, особенно при кратковременном даже очень интенсивном нагреве. При проведении огневых опытов принципиально возможно определять характер повреждения живых тканей ствола путем замера температуры на его поверхности. Однако это требует одновременного учета нескольких действующих параметров: длительности, интенсивности воздействия, замера толщины коры, ее влажности и физиологического состояния луба, определяемого фазой сезонного развития дерева.

ВЫВОДЫ

1. По изменению активности дыхания определены диапазоны летальных, сублетальных и супраоптимальных температур для луба сосны.
2. Характер нарушения дыхания, вызываемых действием высокой температуры на поверхность ствола, зависит от ее интенсивности, длительности действия, толщины коры.
3. При переходе камбия в неактивное состояние теплоустойчивость луба повышается.

4. Наибольшая чувствительность лубяных тканей к термическим воздействиям отмечалась в середине вегетации — в фазе разворачивания листьев.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
13/11 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. 1969. Приспособление растений к повышенной температуре.— В кн.: Физиология приспособления и устойчивости растения при интродукции. «Наука», с. 164—186.
2. Александров В. Я. 1966. Репараторная способность клеток. Адаптивные изменения устойчивости клеток.— В кн.: Руководство по цитологии, т. 2. «Наука».
3. Барабальчук К. А. 1969. Реакция термолабильных и термостабильных функций растительной клетки на действие тепловой закалки.— Цитология, 11, № 8.
4. Завадская И. Г., Шухтина Г. Г. 1971. Влияние комбинированного действия обезвоживания и супероптимальных температур на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя.— Цитология, 13, № 10, 1304—1307.
5. Александров В. Я. 1955. Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток.— В кн.: Экспериментальная ботаника. Тр. БИНа, 10.
6. Александров В. Я. 1956. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитозологии.— Бот. ж., 41, № 7.
7. Александров В. Я. 1963. Цитофизиологические и цитозологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур.— В кн.: Экспериментальная ботаника. Тр. БИНа, 16.
8. Александров В. Я. 1964. Проблема авторегуляции в цитозологии. II. Репараторная способность клеток.— Цитология, 6, № 2, 133—151.
9. Альтергот В. Ф. 1963. Действие повышенных температур на растения.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
10. Семихатова О. А., Сааков В. С., Горбачева Г. И. 1962. Изучение последствий действия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза *Polygonum sachalinense*.— Экспериментальная ботаника. Тр. БИНа, 15, с. 25—42.
11. Семихатова О. А. 1972. Энергетический обмен при дыхании растений в условиях повышенной температуры. Автореф. докт. дис. Л. 50 с.
12. Баславская С. С., Трубецкова О. М. 1964. Практикум по физиологии растений. Изд. МГУ.
13. Елагин И. Н. 1961. Методика определения фенологических фаз у хвойных.— Бот. журн., 46, № 7, 984—992.
14. Фурьев В. В. 1974. Профилактические палы при формировании пожароустойчивых сосняков.— В кн.: Вопросы лесной пирологии. Красноярск, «Красный рабочий», с. 241—261.
15. Насонов Д. Н. 1959. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. Изд-во АН СССР.
16. Vines R. G. 1968. Heat transfer through bark and the resistance of trees to fire.— Australian J. of Bot., 16, N 3, 499—514.
17. Евдокименко М. Д. 1974. Жизнеспособность деревьев после низового пожара.— В кн.: Вопросы лесной пирологии. Красноярск, «Красный рабочий», с. 167—196.

G. I. Girs, L. N. Dudina

DETERMINATION OF THE THERMAL RESISTENCE OF THE INNER BARK OF THE PINE BY CHANGE OF THE RESPIRATION INTENSIVITY

The article deals with the dependence of the change of the respiration intensity of the inner bark of the pine-tree from the temperature. On the base of analysis obtained data of the other authors, respiration is integral index of the metabolism. One can consider respiration as indicator of the lethal degree of the thermal damage. It was determined the range of the lethal and sublethal temperatures directly and indirectly for the inner bark of the pine-tree at the heating of the surface trunk and inner bark. The role of the outer bark of the pine-tree at thermal damage is discussed in this article.

УДК 581(143.28+192.7)

В. В. ХОХЛОВА, Г. П. ЧУЖКОВА

СОДЕРЖАНИЕ ЭНДОГЕННЫХ АУКСИНОВ И ИНГИБИТОРОВ РОСТА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СВЕТОКУЛЬТУРЫ

Методом бумажной хроматографии изучалось содержание ауксинов и ингибиторов при яровизации семян и в процессе роста растений из яровизированных и неяровизированных семян. Установлено, что яровизация увеличивает набор ростовых веществ и активность их действия в проросших семенах. В неяровизированных семенах и растениях обнаруживается меньший набор рострегулирующих веществ, чем в яровизированных. К моменту выхода в трубку у яровизированной озимой пшеницы накапливаются ингибиторы роста, что, по-видимому, играет важную роль в торможении вегетативного роста и переходе растения к репродуктивному развитию.

В ряде работ показано влияние предпосевной яровизации семян на динамику рострегулирующих веществ в первые дни роста озимой пшеницы [1—3]. Высказано предположение, что эти изменения могли иметь большое значение для более поздних фаз онтогенеза, особенно в период перехода растения к генеративному развитию [3]. Однако влияние эндогенных фитогормонов на развитие растений исследовано недостаточно, изучалось в основном действие гиббереллина.

До сих пор не решено, в чем специфика соотношения рострегулирующих веществ при дифференцированном росте яровизированных озимых в сравнении с нерегулируемым приростом листовой массы и отсутствием стеблевания у неяровизированных растений, каким образом развитие растений регулируется эндогенными фитогормонами в процессе онтогенеза. Для ответа на эти вопросы необходимо знать, как изменяется содержание рострегулирующих веществ в процессе яровизации семян озимой пшеницы и роста растений из этих семян на различных этапах онтогенеза.

В настоящей работе методом хроматографического анализа исследовано соотношение регуляторов роста в семенах и растениях озимой пшеницы в зависимости от яровизации.

МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования были взяты яровизированные и неяровизированные семена и выращенные из них растения озимой пшеницы Безостая 1. Яровизацию семян проводили в холодильнике при температуре 2°C. Растения выращивали гидропонным методом на установках УВР [4] при непрерывном освещении. Интенсивность света составляла около 90—100 Вт/м² ФАР, температура воздуха 26÷28°C.

В работе использовали классический метод разделения ауксинов и ингибиторов с помощью бумажной хроматографии. За основу был взят метод Кефели и Турецкой [5], модифицированный в конкретных условиях.

Растения фиксировали паром, высушивали при температуре 50° С и измельчали. Для получения индольных и полифенольных продуктов из растительных тканей не применяли экстракцию оводненным серным эфиром [5], который извлекает сравнительно небольшую группу соединений, а регуляторы роста извлекали 70%-ным этанолом на холоде в течение двух суток [1—3]. При этом способе экстракции могли быть получены свободные и лабильно связанные ауксины и ингибиторы (за исключением прочно связанных с белками и другими полимерами) [6]. Нами установлено, что этанол извлекал те же ауксины и ингибиторы, что и эфир, различие заключалось только в степени их извлечения, что проявилось в разной интенсивности пятен на хроматограммах и в биотесте. Отфильтрованный этанольный экстракт очищали путем двукратного встряхивания с равными объемами четыреххлористого углерода [7], так как экстрагировались побочные продукты — пигменты, смолы и сахара, от которых необходимо было избавиться. Очищенный экстракт упаривали под вакуумом досуха, растворяли в спирте или ацетоне и наносили на хроматографическую бумагу (Леха, растворяли в спирте или ацетоне и наносили на хроматографическую бумагу (Ленинградская № 2, медленная).

Регуляторы роста из проросших семян извлекали кипящим этанолом. При длительной яровизации набухшие семена прорастают, поэтому для контроля мы брали не семена, а проростки из неяровизированных семян.

Вещества разделяли трижды в 15%-ной уксусной кислоте. Хроматограмму с разделенными веществами высушивали и анализировали при дневном и ультрафиолетовом свете и при ультрафиолетовом свете в парах аммиака. Определяли зоны, которые затем проверяли на биологический тест.

Копию хроматограмм размечали на зоны таким образом, чтобы каждое обнаруженное пятно попало в отдельную зону и далее изучалось с помощью биотеста. Те участки хроматограммы, которые не содержали никаких веществ, разрезали на равные части и подвергали аналогичным процедурам. Ростовую активность выделенных веществ оценивали по изменению роста отрезков coleoptилей пшеницы [8]. Достоверными считали отклонения в приросте при 5%-ном уровне значимости. По полученным результатам строили гистограммы. Проводили идентификацию обнаруживаемых веществ. С этой целью использовали ряд проб для получения цветных реакций с фенолами, флавоноидами и индолами [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Динамика содержания ауксинов и ингибиторов роста в процессе яровизации семян пшеницы Безостая 1. Хроматографический анализ ауксинов и ингибиторов роста (рис. 1) показал зависимость количества ростовых веществ и активности их действия от продолжительности яровизации семян. Под влиянием яровизирующих температур уровень природных ингибиторов в семенах снижался, что совпадает с данными [1].

Суммарный рострегулирующий эффект без яровизации и с частичной яровизацией (30 дней) — ингибирующий, а с полным сроком яровизации семян (55 дней) — стимулирующий. После яровизации в семенах увеличивался набор рострегулирующих веществ. Число пятен на хроматограммах возрастало. При исследовании неяровизированных семян обнаружили два вещества, после яровизации их было уже 6—8.

Таким образом, яровизация существенно увеличивает набор ростовых веществ и активность их действия в проросших семенах.

Динамика содержания ауксинов и ингибиторов роста надземной части растений пшеницы Безостая 1 из яровизированных и неяровизированных

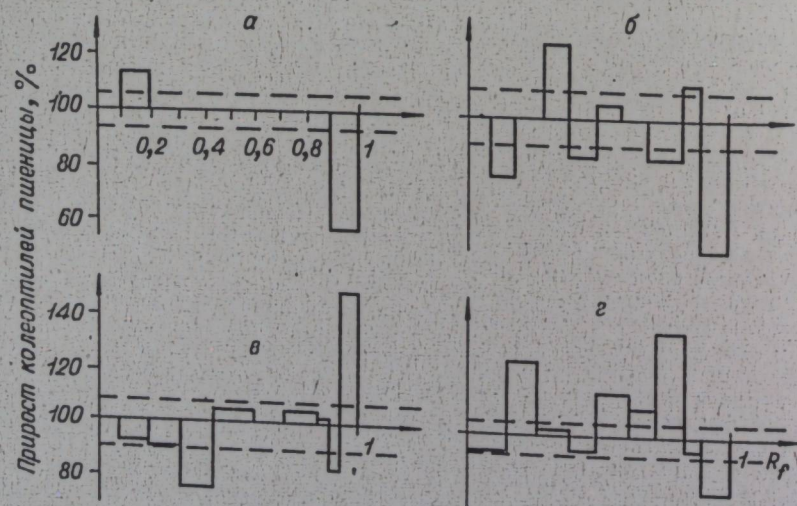


Рис. 1. Гистограмма экстрактов при яровизации семян озимой пшеницы: а) неяровизированные проросшие семена; б) семена после 30 дней яровизации; в) семена после 40 дней яровизации; г) семена после 55 дней яровизации. Штриховыми линиями показан доверительный интервал при 5%-ном уровне значимости.

семян. Хроматографический анализ экстрактов проводили в разных фазах развития растений (рис. 2): в фазе всходов (пробы а, г, д, е), кущения (пробы ж, з, и, к), в период выхода в трубку (пробы л, н) и колошения (проба п). Растения из неяровизированных семян анализировались в тех же возрастах, только в двух фазах развития (рис. 2): всходов (пробы г, е) и кущения (пробы з, к, м, о, р), так как растения не переходили к генеративному развитию.

На хроматограммах растений из яровизированных семян обнаружено большее количество пятен (8—10), чем на хроматограммах растений из неяровизированных семян (6—7). Интересно привести результаты более ранних экспериментов по яровой пшенице [9]. Хроматограмма экстракта стебля яровой пшеницы содержала 8—10 пятен, что позволяет сделать предположение, что яровизация семян приводит к дополнительному образованию рострегулирующих веществ, свойственных яровой пшенице.

На хроматограммах вытяжек из яровизированных растений были обнаружены и стимулирующие, и ингибирующие зоны. Соотношение стимуляторов и ингибиторов изменялось (см. рис. 2). У яровизированных растений с возрастом отмечено значительное уменьшение стимулирующего эффекта.

Особый интерес представлял анализ ауксинов и ингибиторов роста у растений 11, 13, 15 и 17-дневного возраста (до фазы выхода в трубку), так как именно этот период — решающий для дальнейшего развития озимых растений.

Нами установлено, что экстракты из неяровизированных растений дают достаточно интенсивные пятна с $R_f=0,7-1,0$, которые при биотестировании проявляют стимулирующие свойства. Область с $R_f=0,2-0,6$ имеет очень слабую интенсивность и при исследовании на биотест практически не отличается от контроля. В 45-дневном возрасте в растениях накапливаются ингибиторы с $R_f=0,25; 0,50; 0,93$.

Хроматографирование экстрактов из яровизированных растений показало наличие ингибиторов уже в начальных фазах роста, с возрастом количество их резко увеличилось.

Данные о содержании ингибирующих веществ в листьях яровых и озимых пшениц на разных фазах развития при естественном дне приведены в работах Л. П. Чельцовой и Н. И. Лебедевой [10, 11]. Авторами сделан вывод о том, что большее или меньшее накопление стимулирующих и ингибирующих рост веществ не связано непосредственно с прохождением этого или иного этапа онтогенеза. Преобладание стимулирующих или ингибирующих веществ зависело в основном от условий выращивания [10].

В наших опытах условия были постоянными: непрерывное и одинаковое освещение, постоянная температура воздуха. Поэтому изменения в соотношении ингибиторов роста и ауксинов можно связать, по-видимому, с различными типами развития растений. Какой-либо четкой зависимости между фазой развития и наличием тех или иных пятен на хроматограммах нами не установлено, но имелись различия в соотношении рострегулирующих веществ между яровыми, яровизированными и неяровизированными озимыми в процессе их онтогенеза.

Экстракты растений без яровизации почти не содержали ингибиторов роста, вытяжка имела стимулирующее действие, и лишь в возрасте 45 дней появились области ($R_f=0,3; 0,5; 0,9$) с ингибирующими свойствами, что, возможно, связано со старением растений. У яровизированных растений ингибиторов обнаруживалось гораздо больше (и по числу зон, и по глубине ингибирования), чем у неяровизированных. Идентификация показала, что обнаруживаемые ростовые вещества относятся к группе фенолов и флавоноидов.

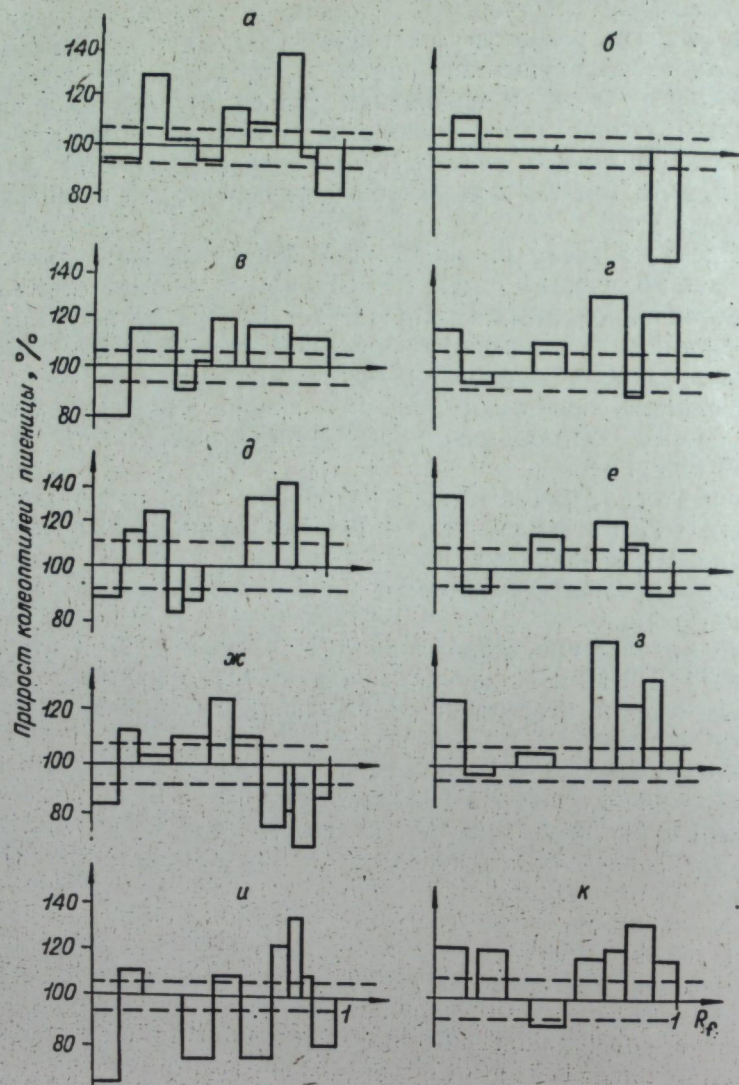


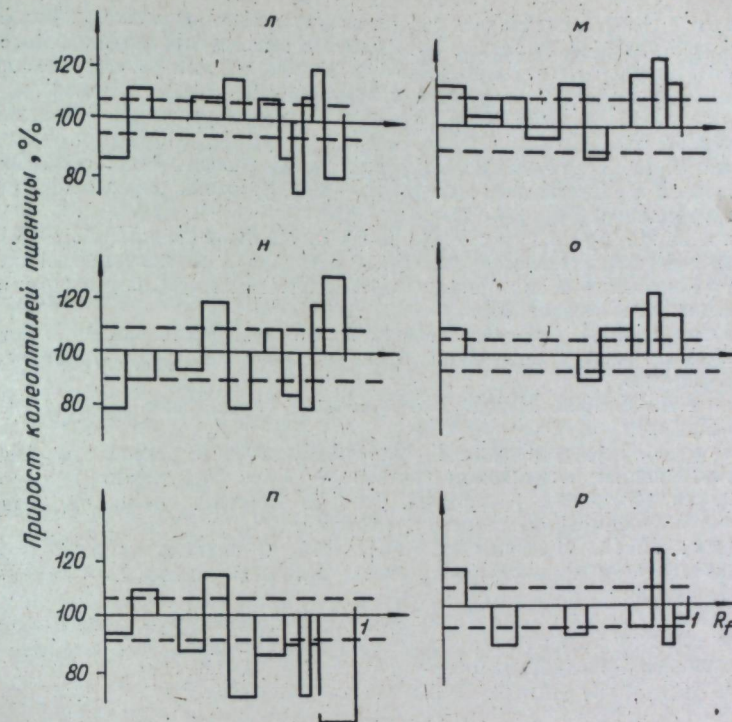
Рис. 2. Динамика содержания ауксинов и ингибиторов в процессе роста растений из яровизированных и неяровизированных семян пшеницы:

а) экстракт из семян с полным сроком яровизации (55 дней); б) экстракт из неяровизированных семян; в) экстракт из 7-дневных яровизированных растений (всходы); г) экстракт из 7-дневных неяровизированных растений (всходы); д) экстракт из 9-дневных яровизированных растений (всходы); е) экстракт из 9-дневных неяровизированных растений (всходы); ж) экстракт из 11-дневных яровизированных растений (кущение); з) экстракт из 11-дневных неяровизированных растений (кущение); и) экстракт из 15-дневных яровизированных растений (кущение); к) экстракт из 15-дневных неяровизированных растений (кущение); л) экстракт из 17-дневных яровизированных растений (выход в трубку); м) экстракт из 17-дневных неяровизированных растений (кущение); н) экстракт из 30-дневных яровизированных растений (конец фазы выхода в трубку); о) экстракт из 30-дневных неяровизированных растений (кущение); п) экстракт из 45-дневных яровизированных растений (колошение); р) экстракт из 45-дневных неяровизированных растений (кущение).

Штриховыми линиями показан доверительный интервал при 5%-ном уровне значимости.

Длительное отсутствие ингибиторов роста у неяровизированных растений позволяет предположить, что образование природных ингибиторов приводит к сбалансированному, координированному росту растений из яровизированных семян. У неяровизированных растений озимой пшеницы отмечен нерегулируемый прирост листовой массы.

Возможно, соотношение ауксинов и ингибиторов роста в озимой пшенице играет важную роль в торможении вегетативного роста и пе-



реходе растений к репродуктивному развитию, к фазе выхода в трубку, в то время как неяровизированные растения продолжают вегетативный рост.

ВЫВОДЫ

1. В неяровизированных семенах и растениях из них обнаруживается меньший набор рострегулирующих веществ, чем в яровизированных.

2. К моменту выхода в трубку у растений из яровизированных семян накапливаются ингибиторы роста, что, по-видимому, тормозит вегетативный рост.

3. С возрастом у растений из яровизированных семян ингибирующий эффект увеличивается.

4. Яровизация влияет на соотношение ауксинов и ингибиторов роста в семенах и растениях озимой пшеницы, но, возможно, это не единственный, а всего лишь дополнительный механизм, который косвенным способом влияет на переход растений к репродуктивному развитию путем торможения вегетативного роста.

Институт физики им. Л. В. Киренского
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
10/XI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Kentzer T. 1960. Dynamika regulatorow wzrostu w procesie jaryzacji pszenicy ozimej Leszczynska-Wczesna. Cz. 1. Zawartosc substancji wzrostowych, w roznych etapach jaryzacji nasion. — Zeszyty Naukowe Uniwersytetu M. Kopernika w Toruniu, N 6.
2. Kentzer T. 1959. Dynamika regulatorow wzrostu w procesie jaryzacji pszenicy ozimej Leszczynska-Wczesna. Cz. 1. Zawartosc substancji wzrostowych w roznych etapach jarowizacji nasion. — Acta agrobotanica, 8.

3. Kentzer T. 1960. Dynamika regulatorow wzrostu w procesie jaryzacji pszenicy ozimej Leszczynska Wczesna. Cz. III. Analiza chromatograficzna regulatorow wzrostu w procesie jaryzacji nasion i początkowym okresie wzrostu pszenicy ozimej. Zeszyty Naukowe Uniwersytetu M. Kopernika w Toruniu, N 6.
4. Лисовский Г. М. 1972. Пути ускорения селекции растений. — Вестник сельскохозяйств. науки, № 6.
5. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. 1966. Метод определения свободных ауксинов и ингибиторов в растительном материале. — В сб.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов, «Наука».
6. Кефели В. И., Турецкая Р. Х., Коф Э. М., Власов П. В. 1973. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале. — В сб.: Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов. М.
7. Прусакова Л. Д. 1966. Определение ингибиторов роста растений методом хроматографии в тонком слое. — В сб.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов, «Наука».
8. Бояркин А. Н. 1966. Метод количественного определения активности ростовых веществ. Там же.
9. Трубаев И. Н., Чужкова Г. П. 1973. Эндогенные регуляторы роста пшеницы, выращенной на несменяемом растворе. — В сб.: Управление скоростью и направленностью биосинтеза у растений. Тез. III Всесоюз. совещ. по управляемому биосинтезу и биофизике популяций. Красноярск.
10. Чельцова Л. П., Лебедева Н. И. 1970. О влиянии условий выращивания на содержание ингибирующих рост веществ в листьях пшеницы. — Физиология растений, 17, вып. 4.
11. Чельцова Л. П., Лебедева Н. И. 1972. О возможности значения эндогенных ростовых веществ в задержке роста и развития пшеницы при осеннем посеве. — Физиология растений, 19, вып. 6.

V. V. Khokhlova, G. P. Chuzhova

THE CONTENT OF THE ENDOGENOUS AUXINS AND GROWTH INHIBITORS IN WINTER WHEAT UNDER THE LIGHT CULTURE CONDITIONS

The content of the endogenous auxins and inhibitors has been studied by the paper chromatography method during vernalization of seeds and in the process of growing plants from vernalized and unvernallized seeds. Vernalization is found to increase the set of the growth regulators and their activity in germinated seeds. By the time of the ear differentiation vernalized winter wheat accumulates growth inhibitors, and this is likely to play an important role in the retardation of the vegetative growth and in the transition of plants into the reproductive developmental stage.

УДК 612.743

В. А. МАТЮХИН, Т. В. НЕШУМОВА, А. Я. СТОЛБОВ

ЭЛЕКТРОМИОГРАФИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МЫШЦ БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА И ОБЩЕЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ ИМ КИСЛОРОДА ПРИ ДОЗИРОВАННЫХ СКОРОСТЯХ ПЛАВАНИЯ

Изучались особенности электромиографической активности (ЭА) красной, белой и дыхательной мышц байкальского хариуса одновременно с общим потреблением кислорода при одночасовых, ступенчато увеличивающихся скоростях плавания. ЭА регистрировалась с помощью биполярных электродов. Количественная оценка проводилась с помощью электронного интегратора. Показано, что в диапазоне изученных скоростей плавания ЭА красной мышцы хариуса выше, чем белой. Наибольшие различия наблюдаются на средних скоростях плавания, на больших скоростях различия уменьшаются из-за резкого возрастания ЭА белой мышцы. В диапазоне средних скоростей плавания

в красной мышце значения ЭА, отнесенные к общему потреблению кислорода хариусом, имеют максимальные значения, а в дыхательной мышце — минимальные.

Высказано предположение о том, что отмеченные особенности ЭА рассмотренных видов мышц и их оценка в соотношении с общим потреблением кислорода хариусом свидетельствуют о степени участия этих мышц в обеспечении эффективности движения хариуса при различных скоростях плавания.

Мышечные системы у рыб дифференцировались на основе обеспечения различного рода фазной активности, что привело к четкому разделению их скелетной мускулатуры на красные и белые мышцы [1].

Исследования по биоэнергетике рыб показали, что на оптимальных скоростях плавания КПД движения рыб имеет выраженный максимум, а на скоростях, превышающих оптимальные, он снижается [2, 3]. Есть основания полагать, что некоторые невыясненные вопросы формирования КПД движения рыб связаны с особенностями функциональной активности красных и белых скелетных мышц, представляющих собой различные энергетические системы [4, 5].

Для оценки функциональной активности различных типов мышц при дозированных скоростях плавания или других видов физической нагрузки используется суммарная электрическая активность (ЭА) [6, 7]. В некоторых работах применялся метод электромиографии. Их результаты дают возможность предполагать, что в естественных условиях плавание рыб осуществляется главным образом с помощью системы красных мышц. Белые мышцы составляют резерв силы для коротких бросков высокой интенсивности [8—10].

Имеется предположение, что увеличению КПД движения рыб способствует ряд гидродинамических и физиологических показателей, среди которых определенную роль играет возникновение «пассивного» типа вентиляции [11].

Исследований электромиографической активности красной, белой и дыхательной мышц одновременно с потреблением кислорода у рыб при различных дозированных скоростях плавания в доступной литературе мы не нашли. В связи с этим для объяснения причин изменения динамики КПД движения рыб при различных скоростях плавания мы провели на байкальском хариусе комплексные исследования особенностей ЭА красной, белой и дыхательной мышц параллельно с общим потреблением кислорода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования был байкальский хариус (*Thymallus articus baicalensis* Dyb.), характеризующийся высокой выносливостью при значительных скоростях плавания. Средний вес исследованных рыб составлял 350 ± 20 г.

Опыты проводились в полевых условиях у истока р. Ангара. Потребление кислорода хариусом определялось на газоанализаторе УИ-РСО₂, основанном на полярографическом методе определения кислорода в жидкостях с помощью хлорсеребряных электродов. Непрерывная запись показаний потребления кислорода производилась на самописце КСП. Для калибровки его использовалась физико-химическая методика определения кислорода по Винклеру [12].

Электромиографическая активность регистрировалась с помощью биполярных электродов длиной 2 мм с межэлектродным расстоянием 3 мм, изготовленных из инъекционных игл. Для усиления ЭА использовался усилитель переменного тока УБП2-03. Количественная оценка ЭА, выраженная в эффективных микровольтах, производилась с помощью электронного интегратора, работающего по схеме с накопительной емкостью. Значения интеграла кривой выражались в дискретной форме в виде импульсов, частота которых была пропорциональна текущему значению интеграла.

Перед началом опыта хариус с фиксированными к поверхности кожи электромиографическими электродами помещался на 6—7 ч в рабочую камеру гидробионического стенда [13] для адаптации к условиям эксперимента. Затем предъявлялись одночасовые ступенчатые скорости плавания (37, 47 см/с — малые, 57, 67, 77 — средние, 87 см/с — большие) с 15-минутным отдыхом после каждой скорости. Содержание кислорода в рабочей камере колебалось от 9 до 11 мг/л, что соответствовало его концентрации в среде обитания хариуса.

Отсчет показаний ЭА осуществлялся через каждые 10 мин. Для оценки ЭА в эффективных значениях применялась следующая формула:

$$E = (u_n t_n / 2n_n) \cdot (n_x / t_x),$$

где u_n — амплитуда калибровочного напряжения; t_n — время калибровки; n_n — количество импульсов при калибровке; n_x — количество импульсов при регистрации ЭА; t_x — время регистрации ЭА; E — эффективные значения ЭА (мкВ эфф.).

Проведено 230 измерений электромиографической активности каждого вида мышц и 70 измерений потребления кислорода хариусом при различных скоростях плавания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из рис. 1 следует, что кривая потребления кислорода байкальским хариусом при различных скоростях плавания имеет экспоненциальный характер. Потребление кислорода хариусом достигает максимальных значений на скорости 87 см/с, при этом оно в 6 раз выше, чем при минимальной активности хариуса.

Кривая электромиографической активности дыхательной мышцы в зависимости от скорости плавания имеет сложный характер. При минимальной активности хариуса ЭА дыхательной мышцы равна $1,4 \pm 0,09$ мкВ, на скорости 37 см/с несколько увеличивается, а на средних скоростях этот показатель не изменяется. Дальнейшее увеличение скорости приводит к постепенному возрастанию ЭА, при этом на скорости 87 см/с достигается трехкратное ее увеличение по сравнению со значениями ЭА при минимальной активности хариуса.

На кривой электромиографической активности красной мышцы можно выделить три зоны: линейное возрастание ЭА при увеличении скорости плавания до 57 см/с, последующая стабилизация значений в интервале скоростей 57—77 см/с и повышение на 1,9 мкВ на скорости 87 см/с. Общее увеличение ЭА составляет $6,50 \pm 0,09$ мкВ.

Увеличение ЭА белой мышцы на скорости плавания 57 см/с происходит значительно медленнее, чем красной мышцы. При скорости 57 см/с этот показатель в четыре раза меньше, чем ЭА красной мышцы. При дальнейшем увеличении скорости плавания эти различия уменьшаются и, наконец, на скорости 87 см/с из-за резкого увеличения ЭА белой мышцы ЭА красной мышцы выше, чем белой только в 1,2 раза. Общее увеличение ЭА белой мышцы составляет $5,28 \pm 0,52$ мкВ.

Электромиографическая активность мышц хариуса, отнесенная к общему потреблению им кислорода, может в известной степени характеризовать относительную парциальную мощность различных типов мышц хариуса при плавании.

Кривая относительной мощности красной мышцы показывает, что с увеличением скорости плавания до 57 см/с эта величина возрастает, достигая максимума, и превышает относительную мощность красной мышцы при ми-

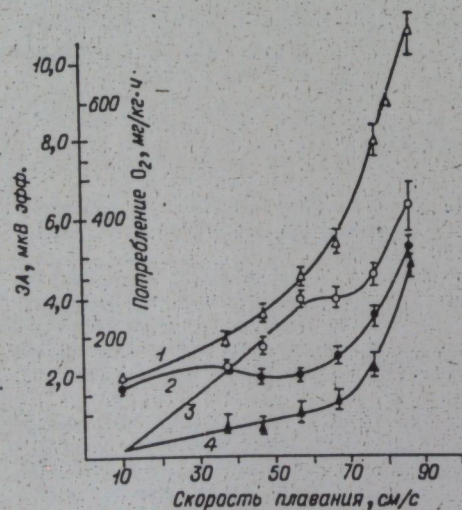


Рис. 1. Общее потребление кислорода хариусом (мг/кг·ч) и электромиографическая активность (ЭА, мкВ эфф.) красной, белой скелетных и дыхательных мышц при различных скоростях плавания.

1 — потребление кислорода; 2 — ЭА дыхательных мышц; 3 — ЭА красной мышцы; 4 — ЭА белой мышцы.

нимальной активности хариуса. При дальнейшем повышении скорости плавания относительная мощность снижается. На скорости 87 см/с относительная мощность красной мышцы только в 9 раз выше, чем при минимальной активности хариуса.

С увеличением скорости плавания до 57 см/с относительная мощность дыхательной мышцы уменьшается в 2 раза по отношению к уровню минимальной активности хариуса (рис. 2). Дальнейшее повышение скорости плавания до 87 см/с не изменяет относительную мощность дыхательной мышцы.

Относительная мощность белой мышцы на всех скоростях плавания ниже, чем красной мышцы. Значения ее не изменяются в диапазоне скоростей 37—77 см/с и только на скорости 87 см/с возрастают в 6 раз по отношению к ее значениям при минимальной активности хариуса.

Полученные данные по электромиографической активности скелетных мышц показывают, что в красной мышце ЭА пропорционально возрастает с увеличением скорости плавания до 57 см/с. Кроме того, значения ее в изучаемом диапазоне скоростей значительно превышают ЭА белой мышцы. Этот факт может свидетельствовать об основной роли красной мышцы в движении хариуса на малых и средних скоростях плавания, что согласуется с исследованиями, проведенными на тунцах и акулах [9, 10].

Относительная мощность красной мышцы на всех изучаемых скоростях плавания выше, чем белой мышцы, что, вероятно, свидетельствует о более эффективном использовании кислорода красными мышцами. В пользу такого предположения говорят биохимические и морфологические исследования, в которых отмечают высокие показатели окислительного обмена и резервы для его усиления в красной мышце многих видов рыб [4, 5, 14—16]. Высокие показатели окислительного обмена приближают по энергетическим возможностям красную мышцу к мышцам высших позвоночных. По-видимому, эффективность использования кислорода будет возрастать с увеличением количества работающих двигательных единиц красной мышцы. Полученные максимальные значения относительной мощности красной мышцы на скорости 57 см/с благодаря опережающему приросту ЭА красной мышцы по отношению к потреблению кислорода хариусом, вероятно, показывают, что на единицу потребленного кислорода приходится наибольшее количество работающих двигательных единиц красной мышцы в диапазоне средних скоростей плавания хариуса. В результате этого эффективность использования кислорода хариусом более высокая в этом диапазоне скоростей, что вносит существенный вклад в формирование максимальных значений КПД движения хариуса на оптимальных скоростях плавания.

Кроме того, значительная роль в повышении значений КПД принадлежит дыхательной мышце, относительная мощность которой при скорости 57 см/с снижается в 2 раза по отношению к ее уровню при минимальной активности хариуса благодаря опережающему приросту потребления кислорода по сравнению с ЭА дыхательной мышцы. Вероятно, в диапазоне средних скоростей плавания энергетические затраты на работу дыхательного аппарата по доставке кислорода снижа-

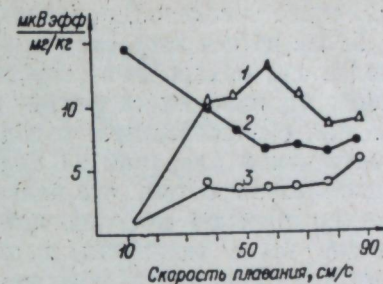


Рис. 2. Электромиографическая активность красной, белой и дыхательной мышц, отнесенная к общему потреблению кислорода хариусом (мкВ эфф./мг/кг) · 10³ при различных скоростях плавания.

1 — красная мышца; 2 — дыхательная мышца; 3 — белая мышца.

ются, что, естественно, приводит к увеличению КПД движения хариуса.

Более резкое возрастание электромиографической активности белой мышцы, чем красной, на скорости плавания 87 см/с, а также ЭА белой мышцы на высоких скоростях по сравнению со средними скоростями плавания свидетельствует о повышении степени участия белой мышцы в обеспечении плавания на больших скоростях. Этим подтверждается предположение о том, что белая мышца составляет резерв силы для коротких бросков высокой интенсивности [9, 10]. Видимо, дополнительный запас мощности, необходимый для плавания на больших скоростях, создается включением в работу белой мышцы. Это включение носит «взрывной» характер.

Метаболические потребности белой мышцы, масса которой составляет 57% от общего веса хариуса, в значительной степени удовлетворяются за счет используемого в анаэробном обмене гликогена [16, 17]. Поэтому на больших скоростях плавания начинает работать в полную мощность энергетическая система белых мышц с другим характером и уровнем обмена по сравнению с энергетической системой красных мышц. Возрастание степени участия белой мышцы в обеспечении движения хариуса на больших скоростях усиливает анаэробный гликолиз, что приводит к возникновению кислородного долга, который является одной из причин снижения КПД движения хариуса на больших скоростях [3].

Снижение КПД движения хариуса сопровождается максимальным потреблением кислорода, наибольшей ЭА скелетных и дыхательных мышц. Все это свидетельствует о развитии дыхательной и мышечной систем максимальных энергозатрат, которые служат важными показателями способности организма к перенесению максимально возможных физических нагрузок.

Авторы выражают искреннюю благодарность М. А. Якименко, Ю. С. Аликину за помощь при проведении исследований в экспедиционных условиях и В. В. Хаскину за ценные советы.

Институт физиологии
СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/IV 1975

*ЛИТЕРАТУРА

1. Жуков Е. К. и др. 1974. Развитие сократительной функции мышц двигательного аппарата. Л., «Наука», с. 254—262.
2. Webb R. W. 1971. The swimming energetics of trout. — J. Exp. Biol., 55, 521—540.
3. Матюхин В. А. и др. 1973. Экспериментальное исследование коэффициента полезного действия рыб. — Бионика, № 6. Киев, «Наукова думка».
4. Wittenberger C. 1968. Ray. roumaine biol. Ser. Zool., 13, № 2, 131—137.
5. Bone Q. 1966. On the function of the two types of myotomal muscle fibre in elasmobranch fish. — J. Marine Biol. Assoc. U. K., 46, № 2, 321—349.
6. Rosenfalck P. 1960. Evaluation of the electromyogram by mean voltage. — In: Proceeding Second Intern. Conf. Med. Electr. London, p. 9—12.
7. Персон Р. С., Кушнарев В. М. 1963. Вопросы трактовки электромиограммы. — Биофизика, 8, № 2, 238—241.
8. Bone Q. 1964. Patterns of muscular innervation in the lower Chordates. — Internat. Rev. Neurobiol., 6, 99—147.
9. Rayner M. D., Keenan M. J. 1967. Role of red and white muscle in the swimming of the skip jack tuna. — Nature (Engl.), 214, № 5086, 392—393.
10. Hudson C. L. 1973. On the function of the white muscles in teleosts at intermediate swimming speeds. — J. Exp. Biol., 58, 509—522.
11. Матюхин В. А. 1973. Биоэнергетика и физиология плавания рыб. Новосибирск, «Наука», с. 104—115.
12. Строганов Н. С. 1962. Методики определения дыхания у рыб. М., с. 35—42.
13. Матюхин В. А., Хаскин В. В., Столбов А. Я. 1970. Установка для комплексного изучения энергетики и физиологии плавания рыб. — Вопросы ихтиологии, 10, № 5, 925—928.

14. Bokdawa F. D. 1967. A Histochemical Study of the Fat in Red and White Fibres of Fish Ictal Muscle. — J. of animal Morph. and Physiol., 14, № 2, 231—241.
15. Хаскин В. В. 1962. Роль цитохромной системы в функционально-биохимическом взаимодействии красных и белых мышц рыб. — Реф. науч. сообщ. на IV конф. физиол. Средней Азии и Казахстана. Новосибирск, с. 79—80.
16. Иванова С. Ф. 1971. Опыт изучения кровеносных капилляров скелетных мышц позвоночных. — Автореф. канд. дис. Новосибирск.
17. Бельченко Л. А. 1972. Интенсивность гликолиза в мышцах рыб в покое и при различных режимах плавания. Автореф. канд. дис. Алма-Ата.

V. A. Matuhin, T. V. Neshumova, A. Y. Stolbov

THE CHARACTERISTICS OF ELECTROMYOGRAPHIC ACTIVITY OF VARIOUS MUSCLE SPECIES AND THE THYMALLUS CONSUMPTION OF OXYGEN AT VARIOUS SWIMMING SPEEDS (Thymallus articus baicalusis Dyb.)

The characteristics of Electromyographic Activity (EA) of red, white and respiratory muscles have been investigated synchronously with the thymallus total consumption of oxygen at one hour stepped swimming speeds, oxygen being determined by the detector of oxygen, type YU-PCO₂. Muscles EA has been recorded by means of bipolar electrode. The amplifier (type УБП203) has been applied in order to amplify a signal. The quantitative estimation of EA expressed by effective microvolts has been made with the help of electron integrator. It is indicated that the electromyographic activity of the thymallus red muscle exceeds the EA of the thymallus white muscle in the studied swimming speed range. The maximum differences in EA of red and white muscles are observed at cruising swimming speeds, these differences decreasing at higher speeds at the expense of sharp increase of white muscle EA. In the range of cruising swimming speeds the EA of a red muscle over the thymallus total consumption of oxygen has a maximum value and this given characteristic of a respiratory muscle decreasing by a factor of 2 in relation to its value with the thymallus minimum activity. EA characteristics of the examined muscles white estimating them in relation with total consumption of oxygen are assumed to demonstrate, the degree of the muscles participation in efficiency swimming supply of the thymallus.

УДК 616.12—003.331.1—056.707 : 616.453—008.6

А. Л. МАРКЕЛЬ, П. М. БОРОДИН, А. В. ОСАДЧУК,
Р. А. ХУСАИНОВ, В. В. ПЛОТНИКОВ

ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ГИПЕРТЕНЗИВНОЙ РЕАКЦИИ ПРИ ЭМОЦИОНАЛЬНОМ СТРЕССЕ

Изучалась реакция крыс трех инбредных линий и диких серых крыс на острую стрессорную стимуляцию. Дикие крысы и крысы линии Август характеризовались достоверно большей реакцией по изучаемым показателям (артериальное давление, кортикостероидная функция), чем крысы линии Вистар. В основе генетической обусловленности развивающегося гипертонического состояния лежит различная реактивность к стрессорным воздействиям, о чем свидетельствуют изменения кортикостероидной функции у экспериментальных животных.

В патогенезе гипертонической болезни большую роль могут играть гипертензивные реакции, возникающие при стрессовых воздействиях [1]. Величина и продолжительность этих реакций зависят от многих факторов, в том числе от генетических особенностей организма [2].

Влияние наследственности на возникновение гипертонической болезни изучалось в ряде работ [3—5]. Однако до сих пор неизвестно, каковы физиологические механизмы, обеспечивающие возникновение генетически обусловленных гипертонических реакций [6—9].

В задачу данной работы входило изучение роли генетических факторов в возникновении гипертонических реакций при эмоциональном стрессе, исследование возможной связи генетически обусловленной гипертонической реакции с уровнем реактивности к стрессирующим воздействиям, определяемой по состоянию кортикостероидной функции надпочечников.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводились на крысах трех инбредных линий: Вистар (27 животных), Спрэг-Дули (17 животных), Август (12 животных) и диких серых крысах, пасюках (16 животных), самцах и самках в возрасте 3—4 месяцев. Экспериментальные животные родились и выросли в стандартных условиях вивария Института цитологии и генетики СО АН СССР. Пищу и воду получали без ограничений.

Артериальное давление измерялось за несколько дней до стресса — контрольный уровень. Стресс создавался путем иммобилизации в тесной камере и воздействия яркого света (вспышки фотостимулятора с частотой 2 Гц) и громкого звука (генератор белого шума, 70 дБ). После окончания стимуляции, которая продолжалась 30 мин, повторно измерялось артериальное давление и бралась проба крови из хвостовой артерии для измерения концентрации 11-оксикортикостероидов (11-ОКС). Контрольный уровень кортикостероидов определялся в крови, полученной после мгновенной декапитации контрольных животных.

Артериальное давление измерялось сфигмографическим методом на хвостовой артерии крысы. Пульс и давление в манжетке записывались с помощью специальных датчиков на полиграфе «Биокомб-5». Концентрация кортикостероидов в плазме крови определялась флуорометрическим методом на флуорометре «Спекол».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Контрольные уровни артериального давления у крыс лабораторных линий достоверно не различались (см. таблицу). Однако у пасюков уже до стрессорной стимуляции отмечался подъем артериального давления до 140 мм рт. ст. Аналогичная картина наблюдалась у гормональных показателей. Контрольный уровень 11-ОКС в плазме периферической крови у лабораторных крыс был в среднем в 2,5 раза ниже, чем у диких,

Реакция артериального давления и кортикостероидной функции на стрессорную стимуляцию у крыс четырех групп, различающихся по генотипу

Группа животных		Артериальное давление, мм рт. ст.		Концентрация 11-ОКС в крови, г%	
		контроль	стресс	контроль	стресс
Самцы	Спрэг-Дули	110±11,1	152±5,7*	10,0±2,89	31,0±4,11*
	Август	118±9,3	170±10,0*	5,0±1,73	39,7±5,05*
	Вистар	126±3,0	131±8,5	7,2±1,11	29,8±2,62*
	Пасюки	143±8,0	162±6,6	36,0±26,00	36,1±5,48
Самки	Спрэг-Дули	105±4,6	127±7,3*	18,2±3,58	72,4±9,89*
	Август	104±4,5	164±8,1*	13,0±2,82	63,6±9,73*
	Вистар	109±4,7	105±6,7	13,7±2,12	57,1±5,60*
	Пасюки	140±12,7	159±9,3	40,0±30,00	79,2±15,10

* Различия с контролем достоверны.

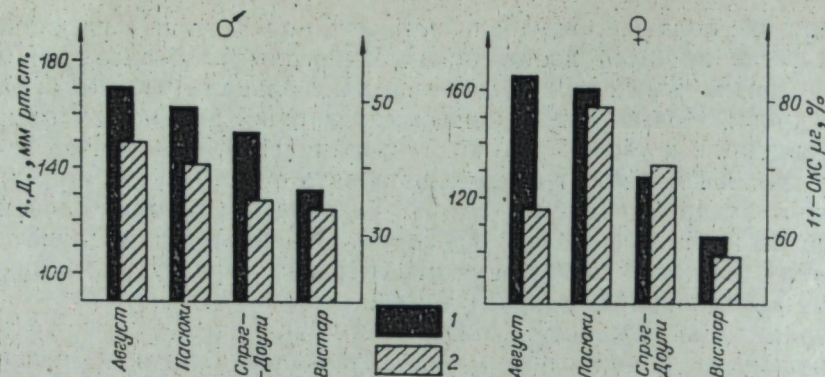
но вследствие большей вариабельности этого показателя у пасюков данное различие не было достоверным. Инбредные лабораторные линии также не различались между собой по контрольному уровню 11-ОКС в плазме крови. Повышение исходных показателей артериального давления и тенденция к увеличению концентрации 11-ОКС в периферической крови у диких крыс могут свидетельствовать о том, что для этих животных уже само пребывание в условиях вивария без дополнительной стимуляции было стрессирующим фактором. Лабораторные же линии крыс в условиях обычного содержания практически не различались по измеряемым функциональным показателям.

Выраженные межлинейные различия выявлялись лишь при стрессовой стимуляции. В наибольшей мере артериальное давление при стрессе повышалось у крыс линии Август. И у самцов, и у самок оно достигало 165—170 мм рт. ст. В линии Август и у пасюков при стрессе этот показатель практически был одинаков и достоверно выше, чем у крыс линии Вистар ($P<0,01$). У вистаровских крыс реакция артериального давления на эмоциональный стресс фактически отсутствовала. Линия Спрэг-Дули заняла промежуточную позицию: давление у самок при стрессе было достоверно выше, чем у самок линии Вистар, и достоверно ниже, чем в линии Август и у пасюков; у самцов Спрэг-Дули артериальное давление было также достоверно выше, чем у самцов линии Вистар, и ниже, хотя и недостоверно, чем в линии Август и у пасюков.

Значительно повышался при стрессе уровень 11-ОКС в плазме периферической крови. Наибольший прирост концентрации кортикостероидов отмечался в линиях Август и Спрэг-Дули. Хотя по абсолютной величине различия в уровне гормонов при стрессе между линиями недостоверны, мы считаем, что наибольшей реактивностью по этому показателю характеризуется линия Август. Если учесть контрольный уровень и рассчитать гормональную реакцию как разницу между концентрацией гормона при стрессе и в покое, то различие между линиями Август и Вистар будет достоверным ($P<0,05$). У пасюков абсолютный уровень гормонов при стрессе довольно высокий, хотя прирост относительно контроля небольшой. Это связано с тем, что уже в исходном состоянии уровень гормонов у этих животных повышен и функция надпочечников находится в состоянии напряжения.

Наиболее отчетливые межлинейные различия выявляются в условиях стрессовой стимуляции, т. е. в реакциях организма на чрезвычайное воздействие. У пасюков, в отличие от лабораторных линий, уже само пребывание в виварии сопровождается повышением артериального давления. Создается как бы своеобразная модель гипертонической болезни. При этом повышается и уровень 11-ОКС. Очевидно, такое состояние — следствие хронического эмоционального стресса, создаваемого условиями жизни животных. Таким образом, стресс выступает в качестве инструмента, вскрывающего генетические различия функций.

Каковы же генетико-физиологические механизмы, приводящие к столь выраженным различиям в реакциях на стрессорные воздействия? Ясно, что уровень артериального давления как один из важнейших параметров гемодинамики определяется большим количеством функциональных систем организма, которые грубо можно разделить на две части: регулируемую, с относящимися к ней нейроэндокринными регуляторными системами, и регулирующую, к которой относится сердечно-сосудистая система с особенностями ее реактивности и функционирования. В данной работе мы попытались проследить за реакцией одного из нейроэндокринных звеньев — гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы — и сопоставить ее с генетически детерминированными особенностями гипертонической реакции. Такое сопоставление выявляет наличие параллелизма между уровнем артериального давления и 11-ОКС при стрессе у сравниваемых линий. Из рисунка видно, что за единственным



Сопоставление уровня артериального давления с концентрацией 11-оксикортикостероидов в крови при стрессе в четырех группах крыс, различающихся по генотипу.

1 — артериальное давление, 2 — оксикортикостероиды.

исключением (самки линии Август) имеется соответствие между степенью повышения артериального давления и уровнем гормонов коры надпочечников при стрессовой стимуляции.

Таким образом, величина гипертензивной реакции соответствует уровню стрессированности животного, т. е. различные уровни изменений артериального давления при эмоциональном стрессе могут быть следствием различной генетически обусловленной реактивности к стрессирующим воздействиям. При этом в качестве физиологических механизмов гипертензии можно рассматривать прямую связь между уровнем кортикостероидных гормонов и сердечно-сосудистой реактивностью и взаимодействие процесса регуляции сосудистого тонуса со всем механизмом стресса, который включает и другие нейро-эндокринные звенья, прежде всего симпато-адреналовую систему. Основанием для этого послужили многочисленные литературные и наши данные о роли кортикостероидов и катехоламинов в регуляции кровообращения [10—14].

Таким образом, генетическая предрасположенность к артериальной гипертензии определенным образом связана с особенностями функционирования нейро-эндокринных регуляторных систем, участвующих в стрессорных реакциях.

ВЫВОДЫ

1. У крыс разных генетических линий отмечаются выраженные различия в уровне реакции артериального давления при эмоциональном стрессе.
2. При сравнении изучаемых линий обнаружено соответствие между уровнем гипертензивной реакции и повышением кортикостероидной функции в условиях стресса.
3. На основании полученного материала можно сделать заключение о связи межлинейных различий в гипертензивной реакции с генетически обусловленными особенностями реактивности организма к стрессирующим воздействиям.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
30/V 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Судаков К. В. 1974. Эмоциональный стресс и его проявление в динамике электроэнцефалографических и сомато-вегетативных реакций. — В кн.: Эмоции и висцеральные функции. Баку, с. 36—41.
2. Levi L. 1974. Emotional stress and visceral function. — In: Emotions and visceral functions. Baku, p. 71—76.
3. Murphy E. A. 1973. Genetics in hypertension. A. perspectives. — Circulation Res., Suppl. to vol. 32—33.
4. Okamoto K., Aoki K. 1963. Development of a strain of spontaneously hypertensive rats. — Jap. Circulation J., 27, 282.
5. Dahl L. K., Heine M., Tassinari L. 1962. Effects of chronic excess salt ingestion: evidence that genetic factors play an important role in susceptibility to experimental hypertension. — J. Exper. Med., 115, 1173.
6. Christlieb &, Hickler R. B. 1972. Blood pressure response and antibody formation in spontaneously hypertensive rats and normal albino rats after immunization against angiotensin II. — Endocrinology, 91, 4, 1064.
7. Yamori Y., Ooshima A., Okamoto K. 1973. Deviation of central norepinephrine metabolism in hypertensive rats. — Jap. Circulation J., 37, 10, 235—246.
8. Iruchijma J. 1973. Role of splanchnic nerves in spontaneously hypertensive rats. — Jap. Circulat. J., 37, 10, 1231.
9. De Champlain J., van Ameringen M. R., Gauthier P., Nadeau R. 1973. Role of sympathetic fibers and of adrenal medulla in the maintenance of cardiovascular homeostasis in normotensive and hypertensive animals. — Life Sci., 13, 4, 15—17.
10. Колпаков М. Г., Маркель А. Л., Тарасевич В. П., Чудновский Г. С. 1968. Участие альдостерона в регуляции сердечного выброса. — В кн.: Физиология сердечного выброса. Киев, «Наукова думка», с. 39—41.
11. Маркель А. Л. 1967. Изменение гемодинамики при адреналовой недостаточности. — В кн.: Кортикостероидная регуляция водно-солевого гомеостаза. Новосибирск, «Наука», с. 37—60.
12. Fowler N. O., Nora H. F., Chou M. S. 1961. Potentiation of smooth muscle contraction by adrenal steroids. — Circulation Res., 9, 1, 153.
13. Besse J. C., Bass A. D. 1966. Potentiation by hydrocortisone of responses to catecholamines in vascular smooth muscle. — J. Pharmacol. & Exper. Therap., 154, 2, 224.
14. Tanz R. D. 1964. Inotropic actions of certain steroids upon cardiac tissue. — In: Hormon. Steroids: Biochem., Pharmacol. & Therap. N.-Y.—London, 1, 525.

A. L. Markel, P. M. Borodin, A. V. Osatchuk, R. A. Husainov,
V. V. Plotnikov

GENOTYPICAL DIFFERENCES IN HYPERTENSIVE RESPONSE TO EMOTIONAL STRESS

Rats of 3 inbred strains (WAG, August, Sprague-Dawley) and wild rats were tested in conditions of acute emotional stress: immobilization, white noise, and photostimulation. Wild and August rats were significantly more reactive than the rats from the WAG (Wistar) strain. Strain differences in reaction of arterial blood pressure in stressed rats were associated with proportional changes in blood level of 11-oxy corticosteroids.

М. Н. ЮРИСОВА

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ СУСЛИКОВ ВО ВРЕМЯ ГЛУБОКОЙ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

Во время глубокой зимней спячки у двух исследованных видов сусликов обнаружена низкая секреторная активность образования нейросекрета и выведения содержащихся в нем пептидных нейрогормонов в общий кровоток и в портальную систему. Данные о несколько большей активности гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы длиннохвостых сусликов в период гибернации, чем у краснощеких, сопоставленные с наблюдениями экологической физиологии о более поверхностной и неглубокой спячке первых по сравнению со вторыми, указывают на важную роль нейросекреторной системы в реализации такой видовой адаптации, как зимняя спячка.

Исследование влияния факторов внешней среды на системы и органы, проводимое на организмах с различной экологической специализацией, позволяет выявить их реакции и адаптивные особенности, связанные с условиями существования данного вида [1]. В таком плане изучение гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГГНС), участвующей во всевозможных адаптивных реакциях, проводилось главным образом на рыбах. Очень много сделано в этом отношении Н. Л. Гербильским и его учениками. В результате их работ выявлена роль ГГНС в регуляции процессов размножения, установлены изменения в структуре нейросекреторных элементов в различные периоды жизненного цикла рыб, в частности в процессе нерестовых и других миграций [2—5]. Кроме того, показаны отличия в состоянии преоптического нейросекреторного ядра некоторых видов рыб, связанные с их различной экологией [6, 7]. Подобных работ, выполненных на млекопитающих, единицы и результаты их не согласуются между собой. Так, морфологические исследования ГГНС у двух видов летучих мышей на протяжении года не выявили видовых различий [8]. Не обнаружено разницы и у двух видов сонь при гистохимическом изучении гипоталамуса в летний период [9].

Полученные нами ранее данные [10, 11] о различном функциональном состоянии ГГНС у двух видов сусликов осенью в связи с их различной экологией, а также известные эколого-гистофизиологические данные о различном характере зимней спячки этих животных [12—14] побудили к проведению данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования послужили два вида сусликов: краснощекий и длиннохвостый. Краснощекий (*Citellus erythrogenus* Br.) характеризуется глубокой зимней спячкой, корм на зиму в норах не запасает и зимой не питается [12, 14]; длиннохвостый (*Citellus undulatus* Pal.) имеет зашечные мешки и к зиме запасает различный корм, спячка его продолжается меньше и прерывается более частыми, чем у краснощекого суслика, пробуждениями, во время которых он питается [13, 14].

Осенью всех сусликов помещали в подвал с температурой воздуха 10—12°C. Зимой температура воздуха в подвале не опускалась ниже +1°C. Условия спячки исследованных животных были максимально приближены к природным. По нашим наблюдениям, во время спячки среди длиннохвостых сусликов постоянно встречались животные в активном состоянии, т. е. пробудившиеся. Они двигались по клетке, питались, грызли сено, зерно, морковь. Среди краснощеких сусликов подобного не отмечено ни разу, пробуждаясь, они лишь разогревали тело, но не двигались. Мы исследовали мозг лишь тех животных, ректальная температура которых равнялась $6,3 \pm 1,4^\circ\text{C}$, т. е. находящихся-

ся в декабре — январе в состоянии глубокой зимней спячки. Продолжительность спячки составляла два-три месяца.

Исследовано 10 краснощеких (7♂ и 3♀) и 8 длиннохвостых (6♂ и 2♀) сусликов. Мозг с гипофизом фиксировали в жидкости Буэна. Парафин-целлоидиновые срезы окрашивали паральдегид-фуксином по Гомори — Габу с докраской азаном по Гейденгайну. Функциональное состояние ГГНС характеризовали путем визуальной оценки количества нейросекреторного вещества (НСВ) в различных отделах ГГНС по 5-балльной системе, с помощью определения процентного соотношения условно выделенных типов клеток [10, 11, 15] в нейросекреторных ядрах гипоталамуса (считалось по 200 клеток у каждого животного в правой половине каждого ядра) и вычислением объемов ядер и ядрышек нейросекреторных клеток по формулам эллипсоида вращения и шара. Изображение клетки получали путем фотографирования препарата с иммерсией и увеличения негатива с помощью прибора «Микрофот».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У сусликов, находящихся в состоянии глубокой зимней спячки, наблюдается большое содержание нейросекрета в ГГНС. Поэтому у них очень полно выявляются гомори-положительные нейросекреторные элементы в гипоталамусе и гипофизе.

Нейросекреторные клетки сосредоточены в пределах трех парных гипоталамических ядер: супраоптического (СО), постоптического (ПО) и паравентрикулярного (ПВ). Кроме того, у сусликов обнаружены единичные нейросекреторные клетки или небольшие их скопления по ходу нейросекреторных волокон, соединяющих «мостиками» эти ядра друг с другом в единую гипоталамическую нейросекреторную систему [16].

Топография всех нейросекреторных ядер у обоих видов сусликов одинакова и в общих чертах сходна с расположением этих формаций у других грызунов. Половых различий в состоянии ГГНС не обнаружено.

У краснощеких сусликов в супраоптическом ядре преобладают (45,8%) бледноокрашивающиеся клетки, содержащие умеренное количество гомори-положительных гранул (ГПГ), сосредоточенных около клеточного ядра. Это клетки Ib типа, отражающие умеренное функциональное состояние клетки (табл. 1). Некрупные их ядра имеют правильную форму, хроматин равномерно распределяется по ядру, ядрышки мелкие, центрально расположенные.

Высок процент (31,5) клеток Ia типа, содержащих большое количество ГПГ. Местами ГПГ располагаются настолько компактно, что имеют вид пучков, интенсивно окрашенных глыбок или конгломератов НСВ. Иногда цитоплазма так перегружена нейросекретом, что вдавливаются в ядро. Ядра у этих клеток содержат значительное количество хроматина, равномерно и густо распределенного по ядру. Такое состояние клеток отражает фазу низкой секреторной активности. Прослеживается закономерность: чем больше нейросекрета в клетке и чем грубее его глыбки, тем меньше размеры клетки и соответственно размеры ее ядра и тем чаще ядро имеет неправильную форму.

Клетки, содержащие единичные ГПГ (Ia тип), составляет 16%. Они отличаются более крупным ядром, поэтому хроматин в нем рас-

Таблица 1

Процентное соотношение типов клеток в супраоптическом ядре у двух видов сусликов в декабре—январе

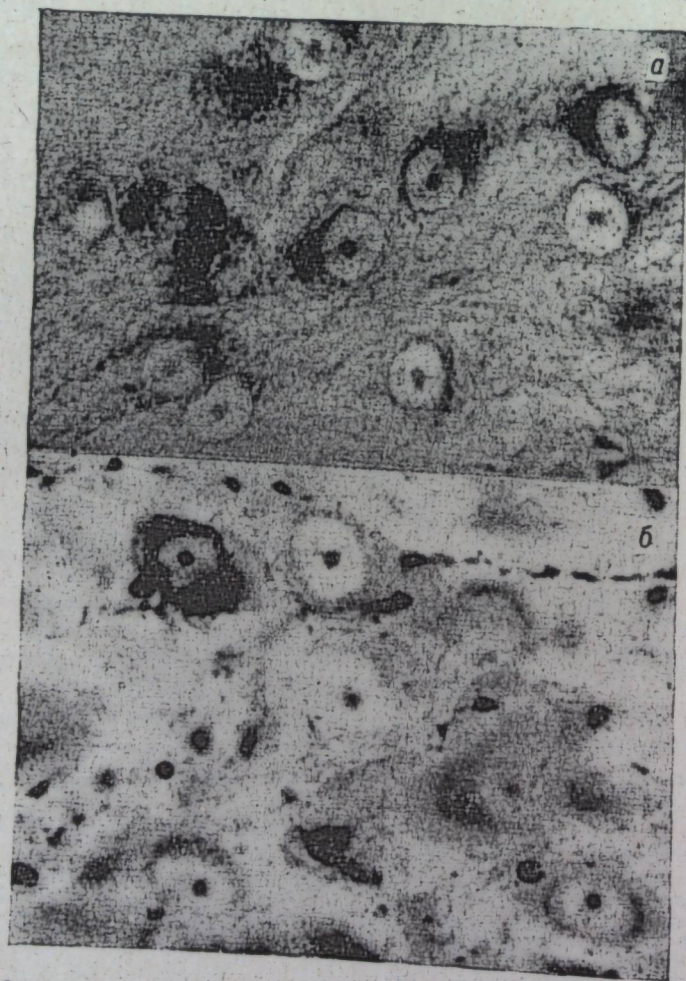
Вид суслика	Колич. животных	Колич. клеток в % (M+m) по типам		
		Ia	Ib	Ia
Краснощекий . . .	10	$16,1 \pm 1,2$	$45,8 \pm 2,5$	$31,5 \pm 2,7$
Длиннохвостый . . .	8	$25,9 \pm 2,6$	$47,9 \pm 2,2$	$18,1 \pm 1,6$
P		$<0,001$	$>0,05$	$<0,001$

Таблица 2
Сравнительные данные цитометрического анализ нейросекреторных клеток
(в условных единицах)

Вид суслика	Колич. животных	Колич. измеренных клеток	Супраоптическое ядро			
			объем ядра		объем ядрышка	
			M±m	P	M±m	P
Краснощекий	10	408	480,1±15,1	>0,05	5,6±0,4	<0,01
Длиннохвостый	8	381	515,4±22,8		6,9±0,2	

положен разреженно и неравномерно. Этот тип клеток отражает состояние повышенной активности. Темноокрашивающиеся клетки II типа с компактной цитоплазмой, с очень большим количеством ГПГ составляют 4,3%. Пикноморфные клетки III типа редки (2,3%), они содержат большое количество НСВ, чаще в виде грубых конгломератов (табл. 2).

Отростки нейросекреторных клеток выявляются очень редко в виде отдельных нежных фрагментов, где едва различимы пылевидные ГПГ (см. рисунок, а, табл. 3). Состояние ПО и ПВ существенно не от-



Супраоптическое ядро краснощекого (а) и длиннохвостого (б) сусликов.

Январь. Увеличение: ок. 10, об. 90.

Таблица 3
Содержание нейросекреторного материала в различных отделах ГГНС у двух видов сусликов (оценка по 5-балльной системе)

Вид суслика	Супраоптическое ядро		Постооптическое ядро		Паравентрикулярное ядро		Нейрогипофиз	
	клетки	отростки	клетки	отростки	клетки	отростки	срединное возвышение	задняя доля
Краснощекий	4,9	0,6	5,0	0,7	4,8	0,4	0,7	5,0
Длиннохвостый	3,9	3,1	4,6	2,4	3,7	2,7	2,8	4,1

личается от состояния СО (табл. 3). Капилляры находятся преимущественно в спавшемся состоянии, без форменных элементов крови. В срединном возвышении гипоталамуса в волокнах гипоталамо-гипофизарного тракта лишь очень редко встречаются единичные пылевидные ГПГ. Капилляры мантийного сплетения выражены плохо. В задней доле гипофиза, однако, наблюдается депонирование нейросекрета. Тогда он в виде грубых глыбок распределен по доле равномерно и настолько густо, что маскирует ядра питуицитов и капилляры, которые здесь плохо выражены.

У длиннохвостых сусликов в состоянии глубокой зимней спячки в нейросекреторных гипоталамических ядрах также отмечается обильное накопление НСВ (см. рисунок, б). В СО преобладают клетки Iб типа (47,9%). Однако клеток с большим количеством ГПГ достоверно меньше, а клеток Ia типа без ГПГ гораздо больше, чем у краснощеких сусликов (см. табл. 1). Строение клеток этих типов такое же, как и у краснощеких сусликов. Темноокрашенные и пикноморфные клетки в СО встречаются редко и составляют соответственно 5,2 и 2%.

Ядра и ядрышки нейросекреторных клеток небольшие, но крупнее, чем у краснощеких сусликов (см. табл. 2). У всех животных этой группы хорошо выявляются фрагменты нейросекреторных волокон, часто встречаются по их ходу расширения (см. рисунок, б, табл. 3). Клетки и их отростки в ПО и ПВ, как и в СО, содержат много НСВ. У отдельных животных в отростках нейросекреторных клеток много НСВ (до 5 баллов), так что волокна прослеживаются на далекое расстояние. Капилляры во всех ядрах в большей или меньшей степени заполнены форменными элементами крови и часто тесно контактируют с нейросекреторными клетками и их отростками. У всех длиннохвостых сусликов в срединном возвышении отмечается НСВ; в задней доле гипофиза его меньше, чем у краснощеких сусликов (см. табл. 3). Иногда здесь встречаются расширенные капилляры с преимущественной локализацией НСВ вокруг них, так что нейросекрет распределяется неравномерно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цитоморфологический анализ клеток нейросекреторных ядер гипоталамуса, их отростков, формирующих нейросекреторные пути, а также их окончаний, локализованных в задней доле гипофиза, позволил выявить существенные различия в состоянии ГГНС у двух видов исследованных сусликов. Так, для краснощеких сусликов характерно большое скопление, депонирование НСВ в нейросекреторных клетках и в задней доле гипофиза; отсутствие ГПГ в отростках в пределах нейросекреторных ядер и срединного возвышения, что служит морфологическим выражением низкой активности выведения НСВ как из самих перикарионов нейросекреторных клеток, так и за пределы нейро-

секреторной системы. У длиннохвостых же сусликов процент переполненных ГПГ, «застойных» клеток гораздо меньше, а процент активированных клеток без ГПГ гораздо больше (высокая степень достоверности разницы); количество НСВ в клетках и в нейрогипофизе значительно меньше. Эти различия, а также данные о содержании НСВ в отростках в пределах гипоталамо-гипофизарного пути и о его концентрации в области нейросекреторных терминалей, контактирующих с расширенными капиллярами задней доли гипофиза, прямо или косвенно свидетельствуют о некоторой активации ГГНС (в смысле транспорта нейрогормонов, содержащихся в НСВ, в сосуды) [15, 17].

Доказательством большей активности выработки НСВ нейросекреторными клетками у длиннохвостых сусликов служит больший (статистически достоверный) объем их ядрышек, а также несколько больший (хотя и недостоверный статистически) объем их ядер [15, 18].

Сопоставление данных морфологических исследований о большей активности ГГНС у длиннохвостых сусликов по сравнению с краснощеками с данными экологической физиологии о более поверхностной и неглубокой спячке первых по сравнению со вторыми позволяет предполагать, что степень активности нейросекреторной системы пропорциональна глубине спячки животных.

Следовательно, полученные факты свидетельствуют об участии ГГНС в реализации механизмов зимней спячки, а также о видовых особенностях адаптации сусликов к переживанию неблагоприятных зимних условий.

ВЫВОДЫ

1. Во время зимней спячки у сусликов исследованных видов отмечается обильное накопление НСВ в перикарионах нейросекреторных клеток гипоталамических центров и в задней доле гипофиза, а также мелкие размеры ядер и ядрышек нейросекреторных клеток.

2. Однако аккумуляция нейросекрета у длиннохвостых сусликов никогда не достигает такой высокой степени накопления, как у краснощеких.

3. У длиннохвостых сусликов процент переполненных ГПГ, «застойных» клеток гораздо меньше, чем у краснощеких, а процент активированных клеток без ГПГ гораздо больше (высокая степень достоверности той и другой разницы).

4. У длиннохвостых сусликов больший (статистически достоверный) объем ядрышек, а также больший (хотя и недостоверный статистически) объем ядер нейросекреторных клеток СО.

5. В спячке у длиннохвостых сусликов содержится значительное количество НСВ в нейросекреторных отростках в пределах всех трех гипоталамических центров и срединного возвышения, у краснощеких сусликов НСВ здесь нет.

6. У длиннохвостых сусликов в отличие от краснощеких по всей ГГНС капилляры в большей или меньшей степени заполнены форменными элементами крови.

7. Получены морфологические доказательства некоторой активности ГГНС длиннохвостых сусликов в период гибернации.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/VI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Слоним А. Д. 1968. Важные задачи экологической физиологии. — Вестн. АН СССР, 5, 67.
2. Баранникова И. А., Поленов А. Л. 1960. Эколого-гистофизиологический анализ преоптико-гипофизарной нейросекреторной системы у осетровых. — Докл. АН СССР, 133, 3, 719.
3. Гербицкий Н. Л. 1964. Общбиологическое значение проблемы нейросекреции. — В сб.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. М. — Л., «Наука», с. 3.
4. Поленов А. Л. 1957. Некоторые данные по морфологии и экологической гистофизиологии нейросекреторных элементов промежуточного мозга костистых рыб. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 34, 2, 72.
5. Поленов А. Л., Гарлов П. Е., Яковлева И. В., Трусов В. З. 1968. О функциональном состоянии нейрогипофиза у осетров на различных этапах жизненного цикла. — Матер. научн. сессии ВНИОРХ. Баку.
6. Баранникова И. А. 1964. Роль экологической гистофизиологии в изучении нейросекреции. — В сб.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме, с. 95.
7. Szabo Z., Molnar B. 1968. Das neurosekretorische präoptico-hypophysäre System bei Teleostieren verschiedener Lebens Weise. — Zool. Anzeiger, 480, 4, 279.
8. Шапиро Б. И., Иванян А. К., Номоконова Л. М. 1966. Сезонные изменения ядер переднего гипоталамуса, субкомиссурального органа и эпифиза у летучих мышей. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 51, 7, 42.
9. Wolff H. 1968. Histochemische und elektronenmikroskopische Beobachtungen über die Glikogenverteilung im Hypothalamus einiger Winterschafer. — Z. Zellforsch., 88, 2, 228.
10. Юрисова М. Н., Поленов А. Л. 1967. Сравнительный эколого-гистофизиологический анализ состояния ГГНС у двух видов сусликов. — В сб.: Морфолог. исследования адаптаций. — Матер. к III Всесоюз. совещ. эколог. физиол., биохим. и морфол. Новосибирск, «Наука», с. 176.
11. Юрисова М. Н., Поленов А. Л. 1970. Эколого-гистофизиологическое исследование гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у сусликов в конце активного периода. — В сб.: Физиологические механизмы адаптаций животных к условиям засушливых зон. Новосибирск, «Наука», с. 7.
12. Калабухов Н. И. 1956. Спячка животных. Изд. Харьковского гос. ун-та.
13. Снегиревская Е. М. 1966. О биологии длиннохвостого суслика Амуро-Зейского плато. — Зоол. ж. 45, 1, 125.
14. Телегин В. И. 1962. Особенности зимней спячки грызунов в Западной Сибири. Вопросы экологии, 6.
15. Поленов А. Л. 1968. Гипоталамическая нейросекреция. «Наука».
16. Юрисова М. И. 1973. Топография и микроскопическая анатомия гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы сусликов. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 93.
17. Поленов А. Л. 1963. Функциональная морфология и цитохимия гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы. — В сб.: Морфология и цитохимия клетки. 5, 121.
18. Бродский В. Я. 1966. Трофика клетки. «Наука».

M. N. Yuriso va

SPECIAL PECULIARITIES OF THE STATE OF THE HYPOTHALAMO-HYPOPHYSEAL NEUROSECRETORY SYSTEM IN GROUND SQUIRRELS DURING HIBERNATION

A low activity of production of neurosecretory substance and of evacuation neurohormones, containing in it, into common blood circulation and into hypophysial portal system, during hibernation in two investigated species ground squirrels was found. Discovered data about larger activity of the hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system of *Citellus undulatus* Pall. in period hibernating, in comparison of *Citellus erythrogenys* Br. compared with observations of ecological physiology about more superficial and non deep hibernation of first ones in comparison with second ones point to the participation of hypothalamo-hypophyseal neurosecretory system in regulation such important special adaptation in onthogenesis, as hibernation is.

Л. И. СЕРОВА

ВЛИЯНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ И БЛОКИРОВАНИЯ ДОФАМИНОВЫХ РЕЦЕПТОРОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА НА УРОВЕНЬ В КРОВИ ТЕСТОСТЕРОНА

Изучалось влияние возбуждения дофаминреактивных структур головного мозга на уровень тестостерона в крови белых крыс. Показано, что введение дофамина и апоморфина, возбуждающего дофаминовые рецепторы, в третий желудочек мозга вызывает повышение концентрации мужского полового гормона в крови. Блокада дофаминовых рецепторов пимозидом препятствует проявлению активирующего эффекта дофамина. Делается заключение о специфическом влиянии дофамина на эндокринную функцию гипоталамо-гипофизарно-семенниковой системы белых крыс.

Дофамин головного мозга привлекает все большее внимание исследователей в связи с его возможным участием в регуляции гипофизарно-полового комплекса. Введение дофамина в третий желудочек мозга оказывает активирующее влияние на секрецию лютеинизирующего [1, 2] и фолликулостимулирующего [3] гормонов гипофиза и соответствующих рилизинг-факторов [1, 3]. Внутрижелудочковое введение дофамина повышает уровень тестостерона в плазме периферической крови [4]. Это действие связано с возбуждением хеморецепторов, расположенных вне медиально-базального гипоталамуса [5]. Однако приведенные факты не исключают возможности того, что обнаруживаемые эффекты зависят от возбуждения не дофаминовых, а норадреналиновых хемореактивных структур. Как известно, дофамин — непосредственный предшественник в биологическом синтезе норадреналина, в который он легко превращается, в том числе и в головном мозге [6]. Норадреналин же, в свою очередь, способен активировать гипофизарно-половую систему [7]. Чтобы выяснить, насколько специфично влияние дофамина на гипофизарно-семенниковую систему, и было предпринято настоящее исследование.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В экспериментах использовали самцов белых крыс линии Вистар весом 200—300 г. Под нембуталовым наркозом (35 мг/кг веса) в стереотаксическом аппарате животным вживляли канюли в третий желудочек мозга. Опыты проводили через 3—4 дня после операции.

Дофамин в дозе 10 мкг и апоморфин, возбуждающий дофаминовые рецепторы [8], в дозе 20 мкг растворяли в физиологическом растворе и вводили в третий желудочек мозга в объеме 0,002 мл. Пимозид, блокирующий дофаминовые рецепторы [9], в дозе 0,25 мг/кг вводили внутривентрикулярно, за 3 ч до введения дофамина. Контрольным животным вводили физиологический раствор в тех же объемах. Точность попадания вещества в третий желудочек мозга определяли после опыта введением через канюлю метиленовой сини, которая обнаруживалась на дне третьего желудочка.

Через час после введения дофамина и апоморфина крыс забивали декапитацией. Кровь центрифугировали и из плазмы методом тонкослойной хроматографии выделяли тестостерон, который служил показателем состояния эндокринной функции гипоталамо-гипофизарно-семенниковой системы. Концентрацию тестостерона определяли флюориметрически в красной области спектра [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исходный уровень тестостерона в плазме периферической крови в разных сериях опытов колебался в среднем от 0,29 до 0,67 мкг%. Это связано с тем, что опыты проводили в различные сезоны года,

Т а б л и ц а 1

Влияние дофамина и апоморфина на уровень тестостерона в плазме периферической крови крыс

Вводимое вещество	Уровень тестостерона, мкг% ($M \pm m$)	P	Количество животных
Физиологический раствор	$0,29 \pm 0,061$	>	11
Дофамин	$0,63 \pm 0,077$		11
Физиологический раствор	$0,39 \pm 0,044$	<0,04	9
Апоморфин	$0,98 \pm 0,254$		6

а как ранее было показано [11], в весенне-летний период уровень в крови мужского полового гормона в 2 с лишним раза выше, чем осенью и зимой.

Через час после введения дофамина в третий желудочек мозга содержание в крови тестостерона значительно повышалось. Сходное активирующее влияние на гипоталамо-гипофизарно-семенниковую систему оказывал и апоморфин. После его внутривентрикулярного введения наблюдалась активация гипоталамо-гипофизарно-половой системы. Уровень тестостерона в плазме периферической крови увеличился более чем в 2,5 раза (табл. 1).

Таким образом, введение апоморфина — вещества, избирательно возбуждающего дофаминовые рецепторы и не влияющего на хемореактивные структуры, чувствительные к норадреналину [8], также сопровождалось отчетливой активацией эндокринной функции мужской половой железы. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в головном мозге содержатся дофаминовые рецепторы, возбуждение которых ведет к стимуляции гипофизарно-семенниковой системы.

Специфическая роль хемореактивных структур, чувствительных к дофамину, в активации эндокринной функции мужской половой железы подтверждается в опытах с применением пимозидов. Это вещество блокирует дофаминовые рецепторы, но не влияет на норадреналиновые [9]. Сам по себе пимозид через 3 ч после внутривентрикулярного введения, т. е. во время наиболее выраженного блокирующего действия на дофаминовые рецепторы [9], не оказывал какого-либо влияния на уровень в крови тестостерона (табл. 2). Вместе с тем, как и в предыдущих опытах, введение в третий желудочек мозга дофамина вызывало отчетливую активацию гормональной функции семенников. Предварительное блокирование дофаминовых рецепторов пимозидом препятствовало проявлению стимулирующего действия дофамина, вводимого в желудочек. Уровень тестостерона у таких животных не отличался от содержания мужского полового гормона в крови животных, кото-

Т а б л и ц а 2

Влияние пимозидов на уровень тестостерона в плазме периферической крови крыс

Вводимое вещество	Уровень тестостерона, мкг% ($M \pm m$)	P	Количество животных
Физиологический раствор	$0,67 \pm 0,031$	>0,5	8
Пимозид	$0,76 \pm 0,034$		7
Физиологический раствор	$0,66 \pm 0,038$	<0,001	5
Дофамин	$1,22 \pm 0,087$		6
Пимозид + дофамин	$0,64 \pm 0,037$	>0,5*	8

* По сравнению с физиологическим раствором.

рым в третий желудочек мозга вводили физиологический раствор. Таким образом, опыты с применением пимозиды свидетельствуют о том, что активирующее влияние дофамина, введенного внутрь желудка, на гипофизарно-семенниковую систему связано с возбуждением не норадреналиновых, а дофаминовых рецепторов мозга. Эти опыты, как и эксперименты с введением апоморфина, позволяют думать, что дофамин специфически действует на систему гипофиз — половые железы у самцов крыс.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Kamberi I. A., Mical R. S., Porter J. C. 1970. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines and indolamines on LH release. — *Endocrinology*, 87, 1—12.
2. Kamberi I. A., Mical R. S., Porter J. C. 1970. Follicle stimulating hormone releasing activity in hypophysial portal blood and elevation by dopamine. — *Nature*, 227, 714—715.
3. Kamberi I. A., Mical R. S., Porter J. C. 1971. Hypophysial portal vessel infusion: in vivo demonstration of LRF, FRF and PIF in pituitary stalk plasma, 89, 1042—1046.
4. Обут Т. А., Серова Л. И. 1973. Влияние возбуждения дофаминреактивных структур мозга на уровень тестостерона в периферической крови крыс. — *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 176—179.
5. Naumenko E. V., Serova L. I. 1974. Dopamine receptors and regulation of pituitary-testicular system. — *J. Steroid Biochem.*, 5, 396.
6. Glowinski J., Iversen L. L. Regional studies of catecholamines and (³H) DOPA in various regions of the brain. — *J. Neurochem.*, 13, 665—669.
7. Schneider H. P. I., McCann S. M. 1970. Mono- and Indolamines and control of LH secretion. — *Endocrinology*, 86, 1127—1133.
8. Anden N—E., Carlsson A., Haggendal I. 1969. Adrenergic mechanism. — *Ann. Rev.*, 9, 119—134.
9. Janssen P. A. I., Niemegeers C. I. E., Schellenkens K. H. D., Dresse A., Zemaerts P. M., Pinchart A., Schaper W. K. A., Nueten I. M., van Verbruggen P. I. 1968. Pimozide, a chemically novel highly potent and orally long-acting neuroleptic drugs. I. The comparative pharmacology of pimozide, haloperidol and chlorpromazine. — *Arzneimittelforsch.*, 18, 261—272.
10. Обут Т. А. 1974. Определение тестостерона в плазме периферической крови с применением тонкослойной хроматографии и флуориметрии в красной области спектра. — *Лаб. дело*, № 6, 351—353.
11. Серова Л. И. 1974. Роль медиально-базального гипоталамуса в сезонных изменениях уровня тестостерона в периферической крови самцов белых крыс. № 5. 45—47.

L. I. Serova

TESTOSTERONE LEVEL IN BLOOD AS INFLUENCED BY STIMULATION AND BLOCKADE OF DOPAMINE RECEPTORS OF THE BRAIN

One hour after the administration of 10 gamma of dopamine and apomorphin which stimulates brain dopamine receptors into the third ventricle of the brain to male albino rats the level of testosterone in the peripheral blood plasma (determined fluorimetrically) proved to double. Pimozide, blocking dopamine receptors, abolished the stimulating action of dopamine. A conclusion was made that this influence connect with specific stimulating by dopamine of central brain dopaminereactive structures.

О. Г. ПОКРОВСКАЯ, Т. А. КУЗНЕЦОВА, Л. В. КАТАЛОВА, Ю. А. СТАРИКИН

КИНЕТИКА КАТАЛАЗНОГО ПРОЦЕССА ИНТАКТНЫХ И ГЕМОЛИЗОВАННЫХ ЭРИТРОЦИТОВ КРОВИ ЧЕЛОВЕКА

Изучалась кинетическая активность интактных и гемоллизированных эритроцитов крови человека. С помощью данных, представленных в виде графиков в полулогарифмическом масштабе, охарактеризована активность поверхностной формы фермента и сопоставлена с активностью гемоллизированных эритроцитов. Введен коэффициент эффективности, определяющий относительную долю поверхностной каталазы.

Каталаза — железосодержащий фермент, разлагающий перекись водорода на кислород и воду и предохраняющий тем самым гемоглобин и другие вещества от губительного действия перекиси водорода [1—3]. Некоторые авторы указывают на то, что каталаза участвует и в других процессах: в пероксидазных реакциях, окислительном обмене тирозина и стероидов, в сопряженном окислительном фосфорилировании [4—7].

Фермент присутствует в больших количествах в клетках, в которых интенсивно протекают аэробные процессы — в печени, почках, эритроцитах [8—10].

С. И. Крайнев [11—14] изучал активность каталазы в эритроцитах человека и приводит данные о трех формах фермента: I, II, III. По его мнению, каталазы I и II находятся в тесной связи с гемоглобином и освобождаются при гемолизе эритроцитов. Каталаза III прочно связана со стромой и сосредоточена на поверхности клетки. Для определения изоформ каталазы эритроцитов автор использовал различные физико-химические методы, которые позволили выявить качественную характеристику разных форм.

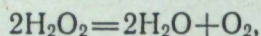
Нами предлагается методика количественного определения каталазы III, расположенной на поверхности эритроцита, суммы трех форм каталазы, проявляющих себя при гемолизе эритроцитов, а также процентного отношения поверхностной каталазы к общему содержанию фермента.

Сущность методики основана на измерении скорости разложения перекиси водорода гемоллизированными и интактными эритроцитами. В первом случае в разложении перекиси участвуют все три формы каталазы, а во втором — только каталаза III. Скорость каталазного процесса определяется манометрическим методом. Отсчет объема выделившегося кислорода в равные промежутки времени проводится каждые три минуты (Δt). Температура опыта 18—20°, длительность опыта 18 мин.

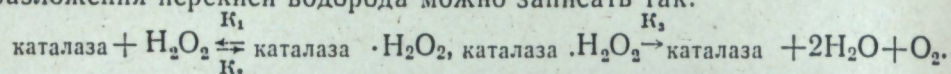
Кровь из пальца в количестве 0,1 мл отбирается пипеткой Сали и переносится в 1 мл физиологического раствора. Для проведения опыта в реакционную колбу, содержащую 20 мл 0,1 М раствора перекиси водорода, приготовленной на физиологическом растворе, вносится 0,2 мл полученной предварительно и хорошо перемешанной взвеси эритроцитов. Колбу с реакционной смесью, соединенную с градуированной бюреткой, заполненной водой до нулевого уровня, встряхивают на аппарате 5 с.

По объему выделившегося кислорода за время Δt определяют концентрацию неразложившегося субстрата. Полученные данные используют для построения графиков зависимости концентрации этого субстрата от времени в полулогарифмическом масштабе.

Известно, что каталитическое разложение перекиси водорода, выражающееся общим уравнением



происходит ступенчато с образованием промежуточных комплексов. Химическое строение последних не установлено. В общем виде уравнение разложения перекиси водорода можно записать так:



Так как первый процесс — равновесный, то лимитирующей стадией служит реакция, скорость которой K_2 .

Дифференциальное уравнение изменения концентрации субстрата $[S]$ запишется в виде

$$d[S]/dt = -K_1[E] \cdot [S] + K_2[ES] - K_3[ES][S], \quad (1)$$

где $[E]$ — концентрация фермента; $[S]$ — концентрация субстрата в момент времени t ; $[ES]$ — концентрация фермент-субстратного комплекса.

В квазистатическом приближении при условии постоянства концентрации фермент-субстратного комплекса $d[ES]/dt = 0$ дифференциальное уравнение (1) принимает вид

$$d[S]/dt = -2K_3P_1[S], \quad (1a)$$

где K_3 — константа скорости разложения промежуточного комплекса; P_1 — максимальная концентрация фермент-субстратного комплекса,

$$P_1 = [E_0]/(1 + (K_3/K_1)); \quad (2)$$

$[E_0]$ — начальная концентрация фермента.

Решение этого уравнения дает

$$[S] = [S_0]e^{-2K_3P_1t}, \quad (3)$$

где $[S_0]$ — начальная концентрация субстрата.

Логарифмируя полученное выражение, имеем

$$\lg[S] = \lg[S_0] - (2K_3P_1/2,3)t. \quad (4)$$

Это выражение представляет уравнение прямой линии, тангенс угла наклона которого равен коэффициенту при t :

$$\lg \alpha = -2K_3P_1/2,3. \quad (5)$$

Принимая во внимание (2) и (5), получаем

$$[E_0] = -1,15(1/K_1 + 1/K_3)\lg \alpha. \quad (6)$$

$\lg \alpha$ определяем по графику, построенному по экспериментальным данным в полулогарифмическом масштабе.

Учитывая постоянство констант скоростей реакции, можно считать, что начальная концентрация фермента пропорциональна $\lg \alpha$, полученному по графику. Эти величины принимаем в качестве показателя активности каталазы: $\lg \alpha_1$ получаем в реакции с гемолизированными эритроцитами, определяя общую активность каталаз I, II, III; $\lg \alpha_2$ получаем в реакции с интактными эритроцитами, определяя активность каталазы III.

По нашему мнению, наиболее удобной характеристикой эффективности каталазы эритроцитов является коэффициент, определяющий от-

Вариационные характеристики распределений

Показатели	Общий уровень каталазы	Поверхностная каталаза	Коэффициент эффективности
Размах вариации	$R_x = 9,90 - 6,80 = 3,10$	$R_y = 4,38 - 1,57 = 2,81$	$R_i = 0,470 - 0,179 = 0,291$
Среднее значение выборки	$\bar{x} = 8,62$	$\bar{y} = 2,77$	$K_{эф} = 0,320$
Среднее квадратичное отклонение	$\sigma_x = 0,88$	$\sigma_y = 0,76$	$\sigma_i = 0,079$
Коэффициент вариации	$CV_x = 10,2 \%$	$CV_y = 25,4 \%$	$CV_i = 24,6 \%$
Доверительный интервал для генеральной средней	$M_x = 8,62 \pm 0,33$	$M_y = 2,77 \pm 0,27$	$M_i = 0,320 \pm 0,029$

ношение уровня поверхностной каталазы к общему уровню фермента (коэффициент эффективности каталазы):

$$K_{эф} = [E_0]_{III}/[E_0]_{I, II, III}.$$

Учитывая соотношение (6), получаем

$$K_{эф} = \lg \alpha_2 / \lg \alpha_1. \quad (7)$$

Предложенным методом были определены общий уровень каталазы, уровень поверхностной каталазы и коэффициент эффективности у 30 человек.

Проведен статистический анализ полученных данных [15]. Для выявления соответствия эмпирического распределения нормальному распределению применялся критерий Хи-квадрат. Вычисления показали, что все три эмпирических распределения соответствуют нормальному распределению. Вариационные характеристики распределений вариационных рядов даны в таблице.

Для выявления взаимосвязи общего уровня каталазы и уровня поверхностной каталазы были проведены корреляционный и регрессионный анализы. Вычисления дали следующие результаты: коэффициент корреляции $r = 0,46$, критическое значение коэффициента корреляции для $P = 0,05$ и $n = 30$, $r_{кр} = 0,36$. Следовательно, $r > r_{кр}$, что делает статистически достоверной корреляцию между уровнями каталазы.

Корреляционные соотношения оказались равными

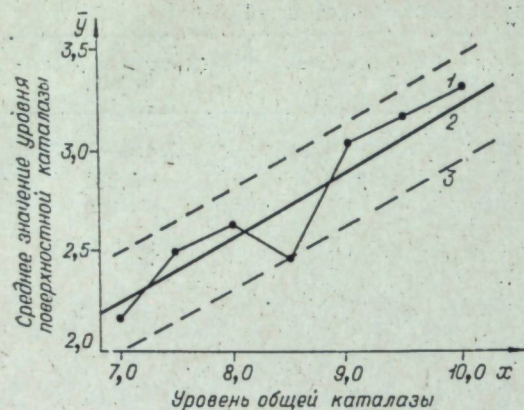
$$\eta_{y/x} = 0,50; \quad \eta_{x/y} = 0,48.$$

Близость их указывает на существование линейной связи между уровнем поверхностной каталазы и общим уровнем фермента.

Регрессионный анализ привел к уравнению регрессии вида

$$\bar{Y}_x = 0,32x \pm 0,25.$$

Эмпирическая и теоретическая кривые представлены на рисунке. Коэффициент регрессии $b_{y/x} = 0,32$ определяет эффективность каталазы эритроцитов; он показывает среднестатистическое отношение количества поверхностной каталазы, активно вступающей в каталитическую реакцию, к полному содержанию фермента в эритроците. С значением коэффициента эффективности каталазы совпало



Эмпирическая и теоретическая кривые регрессии.

1 — эмпирическая кривая регрессии; 2 — теоретическая кривая регрессии; 3 — линии, определяющие доверительную зону регрессии для $P=0,95$.

Новосибирский медицинский институт

Поступила в редакцию
3/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

- Бах А. Н. 1950. — В сб. тр. по химии и биохимии. М., Изд-во АН СССР, 85.
- Самнер Д. Б., Сомерс Г. Ф. 1948. Химия ферментов и методы их исследования. М., ИЛ, с. 248—250.
- Михлин Д. Н. 1960. Биохимия клеточного дыхания, т. 2. М., с. 246—264.
- Keilin D., Hartree E. G. 1945. Biochem. J., 39, 293.
- La Du B. N., Lannoni V. G. 1956. Nature, 177, 574.
- Апасьев П. Т. 1960. Каталаза крови у растущих кроликов после удаления половых желез. — Тр. Оренбургского отд. Всесоюз. об-ва физиологов им. И. П. Павлова, 2. Оренбург, с. 25—28.
- Манойлов С. Е., Вовси Б. А., Полосова Р. Г., Сидорова Н. Д. 1966. Влияние каталазы на процессы сопряженного окислительного фосфорилирования и на состояние адениловой системы в печени белых крыс. — Биохимия, 31, 3, 613—618.
- Дроздова Г. А., Давыдова С. Я., Шапот В. С. 1966. Распределение в клетках и некоторые свойства водорастворимой и липидсвязанной каталазы в нормальной и перививной гепатоме. — Вопросы медицинской химии, 12, 3, 227—230.
- Мильканович В. В. 1971. Активность каталазы в онтогенезе кролика. — Здравоохранение Казахстана, 1, 49—50.
- Назарова В. Г. 1965. Возрастные изменения количества эритроцитов и активности каталазы периферической крови. — В кн.: Вопросы нервной регуляции. Саратов, с. 145—148.
- Крайнев С. И. 1966. О спектральной характеристике каталазы и гемоглобина эритроцитов человека. — Биохимия, 31, вып. 1, 26—32.
- Крайнев С. И. 1966. О каталазе эритроцитов человека. Реф. дис.
- Крайнев С. И. 1966. К вопросу о роли каталазы в эритроцитах человека. — Краткое содержание докладов к Всерос. научно-практической конф. по службе крови и гематологии. Краснодар, с. 139—141.
- Крайнев С. И. 1970. О формах каталазы в эритроцитах человека. — Биохимия, 35, вып. 4, 662—669.
- Лакин Г. Ф. 1973. Биометрия. М., «Высшая школа».

O. G. Pokrovskaya, T. A. Kuznetsova, L. V. Katalova,
Yu. A. Starikin

KINETIC CHARACTERISTICS OF SPECIFIC CATALASES OF INTACT AND HEMOLYZED BLOOD ERYTHROCYTES OF MAN

Kinetic activity of intact and hemolyzed erythrocytes of man has been studied. The analysis of the data, processed and presented in the diagrams in semilogarithmical scale, makes it possible to characterize the activity of the superficial enzyme form, to compare it with the activity of hemolyzed erythrocytes. Coefficient of effectiveness determining the relative quota of superficial catalase has been introduced.

УДК 612.0:576.12+612.014.461+612.015.31+612.4.46

Л. Н. ИВАНОВА, В. А. ЛАВРИНЕНКО, Н. И. НАСЛЕДОВА, Н. И. ПЕЧУРКИНА

НЕКОТОРЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЧЕК У ГРЫЗУНОВ, АДАПТИРОВАННЫХ В ПРИРОДЕ К ПОВЫШЕННОЙ ГИДРАТАЦИИ

Исследовалась концентрирующая функция почек у водяных, хлопковых и белых крыс в условиях обычного водно-солевого режима и при трехдневном водном голодании. При дегидратации у всех зверьков обнаруживались типичные признаки дегидратации: уменьшение веса тела, сгущение крови, нарастание в плазме крови концентрации мочевины, натрия, увеличение концентрационных индексов мочевины, натрия, общей осмолярности. Наиболее высокая чувствительность к водному голоданию характерна для водяных крыс. Сделано заключение о том, что обитание в условиях гипергидратации приводит к усилению гидруретической функции, значительной редукции и структурно-функциональной перестройке концентрирующего механизма почки. Особенности концентрирующей функции почек у водяных и хлопковых крыс можно, по-видимому, рассматривать как результат адаптивной эволюции.

Обитание животных в природных условиях, различающихся водно-солевым режимом, приводит к изменению ряда функций организма. Наиболее ярко приспособительные реакции выражены на уровне основного эффектора осморегуляции — почки, причем в процессе адаптации существенные изменения происходят прежде всего в концентрирующем механизме. Особенности концентрирующей функции хорошо изучены у пустынных грызунов [1—5]. Сведения о функциональных перестройках почки у влаголюбивых животных крайне ограничены [6, 7].

Настоящая работа предпринята с целью изучения особенностей концентрирующей функции почек у двух видов грызунов, адаптированных в природе к условиям гипергидратации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнялась на 43 хлопковых крысах (*Sigmodon hispidus*, ♂ и ♀, 130—230 г), 12 водяных крысах (*Arvicola terrestris* L., ♂ и ♀, 100—160 г) и 44 белых крысах линии Вистар (*Rattus norvegicus* B., ♂ и ♀, 150—270 г). Хлопковые крысы — всеядные грызуны, обитают на юге США и распространяются по Мексике и Центральной Америке в тропические области севера Южной Америки; предпочитают травянистые и кустарниковые площади, влажные и сухие [8, 9]¹. Водяные крысы распространены по

всей Европе, Сибири, в Казахстане и Передней Азии; предпочитают поймы рек и заболоченные местности, летом питаются зелеными кормами, выбирая самые нежные и сочные части растений [10]².

Все подопытные животные были разделены на две группы: первая содержалась на нормальном водно-солевом режиме (для белых крыс это был стандартный рацион вивария, хлопковым и водяным крысам давали траву, морковь, овес, хлеб, творог и воду), вторая — в условиях трехдневного водного голодания.

Концентрирующая способность почки оценивалась по концентрационным индексам мочевины, натрия и осмотически активных веществ (по отношению концентраций вещества в отделяющейся моче и плазме крови). Концентрация мочевины определялась диацетилмоноксидным методом [11], натрия — методом фотометрии в пламени [12], а концентрации осмотически активных веществ судили на основании данных криоскопии [13]. Кроме того, у животных определялся относительный объем плазмы по гематокриту.

Полученные данные были обработаны методом вариационной статистики [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований контрольных животных показали, что у трех видов грызунов некоторые различия параметров концентрирующей функции почки отчетливо выявляются уже в условиях нормально-го водно-солевого режима (см. таблицу). Так, у влаголюбивых грызунов — хлопковых и водяных крыс, адаптированных в природе к избытку влаги, концентрация осмотически активных веществ в моче оказалась ниже, чем у белых крыс, и $(u/p)_{осм}$ не превышал 1,69—2,0. Кроме того, у диких грызунов значительно ниже концентрационные индексы мочевины и натрия ($p < 0,001$).

Наиболее существенные различия были выявлены у животных в условиях водного голодания. Через три дня после перевода на сухой корм у всех исследованных особей обнаруживались типичные признаки дегидратации: уменьшение веса тела, сгущение крови, нарастание в плазме крови концентрации мочевины, натрия, увеличение концентрационных индексов мочевины, натрия, общей осмолярности. Однако степень выраженности всех этих изменений у различных видов грызунов неодинакова. Наименьшая устойчивость к обезвоживанию обнаружена у водяной крысы, приспособленной к обитанию в условиях избытка влаги. Потеря веса у данных животных была почти в 2 раза больше, чем у белых крыс ($p < 0,001$). Состояние дегидратации у водяных крыс сопровождалось наиболее выраженным нарушением всех параметров водно-солевого гомеостаза: концентрация мочевины в плазме у водяных полевок возрастала в 3 раза, тогда как у лабораторных белых крыс это увеличение было незначительным; нарастание концентрации натрия в плазме у водяных крыс составило 59%, а у белых крыс — лишь 10,5%; концентрация осмотически активных веществ в плазме крови у водяных крыс достигла катастрофически высокого уровня, у лабораторных крыс сдвиг осмолярности не превышал 25 мосм/л; трехдневное водное голодание вызвало у белых крыс резкое увеличение индекса осмотического концентрирования (до $7,4 \pm 0,2$), у водяных же крыс способность к осмотическому концентрированию оказалась крайне низкой и $(u/p)_{осм}$ возрос только до $2,7 \pm 0,2$. Хлопковые крысы по функциональным показателям, характеризующим осморегуляцию, занимали промежуточное положение. У этих животных наблюдалось повышение концентрации мочевины и натрия в плазме крови, некоторое нарастание осмолярности плазмы, но величина этих показателей не столь существенно изменялась при дегидратации, как это от-

¹ Хлопковые крысы были любезно предоставлены для экспериментов В. К. Шелеповой (Лаборатория полевой экологии ИЦиГ СО АН СССР).

² Водяные крысы были отловлены в июле 1973 г. в Венгеровском районе Новосибирской области.

мечено у водяных крыс. Концентрация осмотически активных веществ в моче у хлопковых крыс в условиях водного голодания повышалась значительно больше, чем у водяных полевок, однако концентрационный индекс $(u/p)_{осм}$ не достиг уровня, свойственного дегидратированным лабораторным белым крысам.

Сопоставление полученных данных свидетельствует о том, что для таких видов грызунов, как хлопковая крыса и водяная полевка, обитающих большую часть года вблизи воды и питающихся кормом высокой влажности, характерна развитая гидруретическая функция почек. Концентрирующая функция почек у этих животных низка, а в связи с этим наблюдается крайняя неустойчивость осмотических констант крови при дегидратации. Аналогичные данные получены на других видах грызунов, занимающих сходные экологические ниши [5—7, 15]. Так, у ондатры через сутки после отлова $(u/p)_{осм}$ не превышало 2,5 [6]. У горного бобра (*Aplodontia rufa*), также обитающего в условиях гипергидратации, максимальная осмолярность мочи составляла лишь 600 мосм/л [7, 15].

Водяная полевка в ряду исследованных грызунов занимает крайнее положение. Низкая концентрирующая способность почек у этих животных обусловлена глубокими структурными перестройками почечной ткани. У водяной полевки в значительной степени редуцирован эффективный концентрирующий механизм петель Генле, сосочек почки укорочен и, кроме того, изменена локализация кислых мукополисахаридов, обеспечивающих регуляцию прони-

Некоторые показатели плазмы и концентрационные индексы натрия, мочевины и осмотически активных веществ у влаголюбивых грызунов и белой крысы в условиях нормального водно-солевого режима и трехсуточного водного голодания

Вид грызунов	Число жи- вотных	Уменьшение веса тела, %	Относит. объем плазмы, %	Концентрация в плазме			Концентрационные индексы u/p		
				натрия, ммоль/л	мочевина, ммоль/л	осмотически ак- тивных веществ, мосм/л	натрия	мочевина	осмотически активных веществ
Контроль									
Белая крыса	25		53,3±0,7	143,0±1,0	4,6±0,2	303±2	0,97±0,14	137,7±13,7	3,6±0,4
Хлопковая »	28		50,9±1,0	149,0±3,7	7,2±1,5	311±3	0,48±0,09	74,2±24,9	1,9±0,2
Водяная »	6		58,7±1,9	146,8±2,0	5,2±0,7	301±4	0,47±0,05	40,3±6,1	1,2±0,2
Водное голодание									
Белая крыса	19	13,1±1,9	51,0±0,9	151,4±2,0***	6,2±0,3***	328±2***	0,63±0,1	315,4±10,6***	7,4±0,2***
Хлопковая »	15	17,4±2,0	—	169,0±3,3***	13,5±1,3***	339±6***	0,31±0,1	61,0±6,0	4,8±0,3***
Водяная »	6	25,9±1,1	44,0±1,6***	234,0±20,0**	17,5±3,3**	473±25***	0,061±0,015***	24,4±3,0*	2,7±0,2***

Примечание. Достоверность различия между опытной и контрольной группами (p) отмечена звездочками: одна < 0,05, две < 0,01, три < 0,001.

цаемости структур мозгового вещества для воды [16]. Кислые мукополисахариды у водяных полевок выявляются не в интерстиции и межклеточных промежутках эпителия собирательных трубок, как у других видов грызунов [17—19], а в клетках эпителия собирательных трубок и в виде каймы, плотно прилегающей к апикальной поверхности клеток в просвете собирательных трубок [16]. Аналогичное расположение кислых мукополисахаридов в дистальном сегменте нефрона и собирательных трубок характерно для почки животных, ведущих водный или земноводный образ жизни, — пресноводных рыб и амфибий [20, 21]. Вероятно, такая локализация кислых мукополисахаридов, образующих водонепроницаемый барьер на апикальной поверхности эпителия собирательных трубок, свойственна тем животным, почка которых приспособлена к интенсивной экскреции осмотически свободной воды.

Таким образом, обитание хлопковых крыс и водяных полевок в условиях гипергидратации привело к существенной реорганизации основного эффектора осморегулирующей системы. Это нашло отражение в усилении гидруретической функции почки и в значительной редукции и структурно-функциональной перестройке концентрирующего механизма почки. Обнаруженные у хлопковых и водяных крыс особенности концентрирующей функции почек, по-видимому, можно рассматривать как результат адаптивной эволюции.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
25/II 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Шмидт-Нильсен К. 1972. Животные пустынь. Л., 308 с.
2. Mac Millen R. E. 1964. Water economy and salt balance in the western harvest mouse *Reithrodontomys megalotis*. — *Physiol. Zool.*, 37, 1, 45—56.
3. Schmidt-Nielsen K., Haines H. B. 1964. Water balance in a carnivorous desert rodent the grasshopper mouse. — *Physiol. Zool.*, 37, 3, 259—265.
4. Schmidt-Nielsen K., Schmidt-Nielsen B. 1952. Water metabolism in desert mammals. — *Physiol. Rev.*, 32, 135—160.
5. Schmidt-Nielsen B., O'Dell R. Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney. — *Amer. J. Physiol.*, 200, 6, 1119—1124.
6. Zahm T. J. 1968. The effect of protein intake on maximum urine and renal tissue water-solute concentrations in the muskrat (*Ondatra Zibethica osoyoosensis* Lord). — *Comp. Biochem. Physiol.*, 25, 1021—1023.
7. House E. W., Pfeiffer E. W., Braun H. A. 1963. Influence of diet on urine concentration in *Aplodontia rufa* and the rabbit. — *Nature*, 199, 181—182.
8. Walker E. P. 1968. Cotton rats. — *Mammals of the World*, 2, The John Hopkins Press Baltimore, 802.
9. Jones J. K., Jr., Genoways H. H., Lawlor T. E. 1974. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula Mexico. 2. Rodentia. — *Occasional papers the museum Texas Tech University*, 22, 17—19.
10. Пантелеев П. А. 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М., 255 с.
11. Ceriotti G., Spandrio L. 1963. *Clin. Chim. Acta*, 8, 2, 295—299.
12. Руммель А. Г., Баженова А. Ф. 1967. Методика определения натрия, калия и хлора в биологических жидкостях и тканях. — *Кортикостероидная регуляция водно-солевого гомеостаза*. Новосибирск, «Наука», 234—243.
13. Гинецинский А. Г., Васильева В. Ф., Наточин Ю. В., Соколова М. М. 1962. Методы исследования осморегулирующей системы рыб. — *Руководство по методике исследований по физиологии рыб*. М., 204—216.
14. Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск, 364 с.
15. Schmidt-Nielsen B., Pfeiffer E. 1970. Urea and concentrating ability in the mountain beaver *Aplodontia rufa*. — *Amer. J. Physiol.*, 218, 5, 1370—1375.
16. Иванова Л. Н., Лавриненко В. А. 1971. Морфо-физиологическая характеристика почек грызунов различной экологии при дегидратации. — *Эволюция вегетативных функций*. Л., «Наука», 95—100.
17. Закс М. Г., Титова Л. К. 1959. Гистологические и гистохимические изменения в почке крыс в условиях гидратации и антидиуреза. — *Архив. анат., гист. и эмбриол.*, 37, 7, 19—28.

18. Иванова Л. Н., Виноградов В. В. 1962. Гистохимические особенности интерстициальной ткани мозгового вещества почки. — *Архив анат., гист. и эмбриол.*, 43, 11, 18—23.
19. Виноградов В. В. 1970. Зависимость структуры почки грызунов от их экологической специализации. — *Матер. симпозиума*, Новосибирск, 43—51.
20. Крестинская Т. В. 1964. Особенности мукополисахаридов в почках животных различных классов позвоночных. *Архив анат., гист. и эмбриол.*, 47, 7, 77—81.
21. Jonas L., Putzke H.—P., Bienengraber A. 1973. Elektronenmikroskopische autoradiographie mit $\text{Na}_2^{35}\text{SO}_4$ zur darstellung der synthese und secretion von Sauren glykosaminoglykanen in den flaschenzellen der xenopus — niere. — *Acta histochem.*, 45, 1, 115—125.

L. N. Ivanova, V. A. Lavrinenko, N. I. Nasledova,
N. I. Petchurkina

SOME FUNCTIONAL PECULIARITIES OF KIDNEYS IN RODENTS NATURALLY ADAPTED TO HIGH WATER INTAKE

The concentrating ability of kidney have been studied in rats (*Arvicola terrestris* L., *Sigmodon hispidus*, *Rattus norvegicus* B.) under the condition of usual salt-water regimen and after 3 day's water deprivation. Under the water depletion all mentioned species showed characteristic indices of dehydration: decrease in body weight, blood clotting, increase in plasma urea, sodium concentration, raise of concentrating indices of urea, sodium, total osmolarity. The greatest sensitivity to water deprivation was characteristic for water rats. The conclusion have been made that the inhabiting under the condition of hyperhydration leads to reinforcement of hydrouretic function, a significant reduction and structural and functional reconstruction of renal concentrating mechanism. The peculiarities of renal concentrating function found in water and cotton rats one could, apparently, consider as a result of adaptive evolution.

УДК 591.443/599.323.4

Г. В. АЛЕКСЕЕВА, В. М. ЮНКЕР, Е. В. ГРУНТЕНКО

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ТИМИКО-ЛИМФАТИЧЕСКОГО АППАРАТА У НЕКОТОРЫХ ИНБРЕДНЫХ И БЕСПОРОДНЫХ МЫШЕЙ

СООБЩЕНИЕ I. ГИСТОСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТИМУСА МЫШЕЙ ЛИНИИ СЗН/He, СЗН/f, A/HeJ, C57BL/6 И БЕСПОРОДНЫХ МЫШЕЙ

Обнаружены линейные различия в морфологии тимуса некоторых инбредных и беспородных мышей. Инбредные мыши отличаются относительно большей площадью коркового слоя в тимусе. Генетически высокоразвитым мышам линий СЗН/He, СЗН/f и A/HeJ свойственны дельматизация коркового слоя, увеличение количества малодифференцированных клеток, гипертрофия эпителиальных элементов стромы, увеличение количества телец Гассала и макрофагов. У мышей линии A/HeJ обнаружено повышенное число тучных клеток в ткани тимуса по сравнению с другими высокоразвитыми (СЗН/He, СЗН/f) и низкоразвитыми (C57BL/6 и беспородные) мышами.

С позиций современных представлений о вилочковой железе как органе, регулирующем иммунологический гомеостаз, возникновение и развитие опухолей при патологии тимуса или экспериментальной тимэктомии рассматривается как следствие нарушения иммунного ответа

на чужеродные для организма антигены опухолевых клеток [1, 2]. На основе экспериментальных данных было высказано предположение [3, 4], что наследственная предрасположенность к развитию опухолей молочной железы у мышей высококорковых линий реализуется, в частности, через функциональные особенности тимуса. Обнаружена генетическая дифференциация веса тимуса у мышей разных линий в связи со злокачественным ростом [5]. У мышей высококорковых линий СЗН/Не и А/НеJ, среди которых частота спонтанных опухолей молочной железы равна 70—95%, вес тимуса во всех возрастных периодах значительно меньше, чем у мышей линии С57BL/6 и беспородных, у которых спонтанные опухоли молочной железы чрезвычайно редки.

В настоящем сообщении приводятся результаты морфологического изучения ткани тимуса. Исследовано по 7—8 самцов 40—50-дневного возраста высококорковых линий А/НеJ, СЗН/Не (факторные), сингенных мышей СЗН/ф, не содержащих вируса Биттнера, мышей низкоракковой линии С57BL/6 и беспородных животных.

Парафиновые срезы (5—7 мк) окрашивали гематоксилин-эозином, метиловым зеленым — пиронином в модификации Курника, ставилась PAS-реакция. Сравнивали следующие показатели: соотношение площадей, занимаемых корковой и медуллярной зонами железы, плотность расположения лимфоцитов в этих зонах, количество крупных пиронинофильных бластных клеток в коре и митотическую активность клеток, количество телец Гассалья и макрофагов. Количественную оценку содержания клеточных элементов производили методом «счетного квадрата» [6]. Сущность его состоит в том, что подсчет клеток ведется при иммерсионном увеличении по полям зрения, ограниченным сторонами квадрата, нанесенного на вкладыш в окуляр. Площадь квадрата составляет 1/10 площади поля зрения микроскопа (вычисляется по формуле $(\pi d^2/4): 10$, где d — диаметр диафрагмы окуляра рабочего микроскопа, ограничивающей поле зрения, а каждая из сторон квадрата равна $\sqrt{(\pi d^2/4): 10}$). На предметное стекло наклеивали по 10 срезов с каждого препарата. Подсчитывали количество клеточных элементов на площади квадрата в 4 участках кортикального слоя на каждом срезе, затем вычисляли среднее количество клеток, приходящихся на всю площадь поля зрения микроскопа. На поперечных срединных срезах через обе доли тимуса планиметрически определяли соотношение площадей, занимаемых корковой и мозговой зонами. Проводили статистическую обработку полученных результатов.

По данным планиметрического анализа, у мышей всех исследованных инбредных линий С57BL/6, СЗН/Не, СЗН/ф и А/НеJ, независимо от их предрасположенности к возникновению опухолей, доля мозгового вещества в тимусе снижена по сравнению с беспородными мышами с 29 до 23, 15, 17 и 19% соответственно (табл. 1).

Различия по доле мозгового вещества между животными высококорковых линий статистически не достоверны.

Сравнение тимусов инбредных и беспородных мышей обнаруживает четкие различия по плотности лимфоцитов в корковом и мозговом веществе (табл. 2). Различия в коре тимуса существенны не только между этими двумя группами животных, но и среди линейных мышей.

Таблица 1
Площадь коркового и мозгового слоев в тимусе мышей разных линий в усл. ед.

Линия	Общая площадь срединного среза	Площадь коркового слоя	Площадь мозгового слоя	Доля мозгового слоя, %
Беспородные	1036±8,9	809±11,7	329±6,1	29
С57BL/6	1082±16,2	834±9,2	248±6,7	23
СЗН/ф	780±11,0	647±8,7	132±8,5	17
СЗН/Не	668±12,3	563±8,3	103±4,8	15
А/НеJ	883±14,0	755±13,2	178±2,4	19

Наибольшая плотность лимфоцитов наблюдается у низкоракковых беспородных мышей и мышей линии С57BL/6 ($975 \pm 12,0$ и $940 \pm 11,1$ соответственно), самая низкая — у факторных мышей высококорковых линий СЗН/Не и А/НеJ ($805 \pm 13,4$ и $822 \pm 13,0$). Различия высокодостоверны.

Если учесть различия в весе и величине тимуса между мышами низкоракковой линии С57BL/6 и беспородными, с одной стороны, и мышами, наследственно расположенными к раку молочной железы, — с другой

[5], то станет очевидно, что у последних относительное число лимфоидных элементов тимуса снижено. Мышам генетически высококорковых линий (СЗН/Не, А/НеJ, СЗН/ф) присуще более диффузное расположение лимфоидных клеток в ткани тимуса. Мозговое вещество у этих животных при относительной разреженности коркового слоя сильнее инфильтрировано лимфоцитами, чем у беспородных мышей и мышей линии С57BL/6. На поле зрения микроскопа в мозговом веществе тимуса у мышей линии СЗН/Не, СЗН/ф и А/НеJ приходится $390 \pm 8,6$, $372 \pm 7,0$ и $357 \pm 4,1$ лимфоцитов, а у С57BL/6 и беспородных — лишь $319 \pm 3,7$ и $307 \pm 18,3$ соответственно (см. табл. 2).

Прослеживается четкая обратная корреляция между количеством зрелых лимфоцитов в коре тимуса и количеством гемоцитобластов и пиронинофильных лимфоцитов (табл. 2 и 3). Беспородные мыши и мыши линии С57BL/6 имеют наименьшее количество бластных клеток, у мышей высококорковых линий количество бластов повышено. При сравнении числа бластов и величины митотического индекса в коре (см. табл. 3) достоверные различия обнаружены между факторными и бесфакторными животными линии СЗН. При отсутствии в организме генетически высококорковых мышей вируса Биттнера эти показатели приближаются к аналогичным показателям у животных низкоракковых линий.

Количество телец Гассалья на препаратах тимуса мышей всех исследованных групп подвержено значительным индивидуальным колебаниям. Тем не менее закономерно выявляется повышенное число этих образований у животных высококорковых линий по сравнению с низкоракковыми (см. табл. 3). У мышей всех высококорковых линий в значительной части телец Гассалья обнаруживаются повышенная дегенерация и распад образующих их клеток. В результате этого тельца принимают вид кист (не более 80 мк в диаметре) или фолликулов с PAS-позитивным содержимым. В группе мышей сублинии СЗН/Не некоторые тельца

Таблица 3
Митотический индекс, количество бластов и телец Гассалья в тимусе мышей разных линий

Линия	Колич. бластов на поле зр. в коре при х 900	Митотический индекс в коре	Колич. телец Гассалья на тотальный срез
Беспородные	49,0±2,0	27,7±1,6	2,4±0,6
С57BL/6	41,0±1,4	29,7±1,4	3,9±0,8
СЗН/ф	58,0±4,0	35,2±2,0	6,9±0,6
СЗН/Не	72,0±3,4	60,0±2,8	5,1±0,4
А/НеJ	69,0±3,0	32,5±0,4	14,2±2,1

Таблица 2
Плотность лимфоцитов в корковом и мозговом слоях тимуса

Линия	Общая плотность лимфоцитов в слое	
	корковом	мозговом
Беспородные	975±12,0	307±18,3
С57BL/6	940±11,1	319±3,7
СЗН/ф	910±10,6	372±7,0
СЗН/Не	805±13,4	390±8,6
А/НеJ	822±13,0	357±4,1

выглядят как большие скопления клеточного детрита, окруженные уплотненными эпителиальными клетками. Среди клеток эпителиального остова железы часто встречаются фигуры митозов и гипертрофированные эпителиальные клетки. В этих клетках изменяется структура ядра, они принимают округлую форму и увеличиваются в размерах,

в цитоплазме появляется интенсивно окрашенная PAS-положительная субстанция, имеющая вид гранул различной величины. При окраске метиловым зеленым — пиронином клетки обнаруживают яркую пиронинофильную. У мышей линий C57BL/6 и беспородных животных тельца Гассалья некротического вида немногочисленны. Количество молодых, формирующихся телец Гассалья относительно повышено у высокоракковых линий. В мозговом веществе тимуса мышей всех групп встречаются крупные фагоцитирующие клетки, содержащие в цитоплазме остатки разрушенных клеток и пикнотичные ядра. Но наибольшее количество таких макрофагов, в том числе и в корковом слое, выявляется в тимусе мышей линии A/HeJ. У этих же животных отмечается выраженная тучноклеточная реакция в паренхиме железы. У инбредных мышей других линий и у беспородных мышей тучные клетки в ткани тимуса единичны, а содержание их в соединительнотканной капсуле и септальной ткани не отличается от содержания у мышей линии A/HeJ.

Таким образом, несмотря на изменчивость морфологии тимуса, связанную с его высокой реактивностью, в гистоструктуре этой железы выявляются закономерные отличия, свойственные всем группам исследованных мышей. Для тимуса мышей высокоракковых линий характерны делимфатизация коркового слоя, гипертрофия эпителиальных элементов стромы с появлением в клетках большого количества гликопротеидных включений, усиленные некробиотические процессы в тельцах Гассалья и образование кистозных полостей, повышение количества малодифференцированных клеток и активности макрофагов.

Какова же связь особенностей строения тимуса с его функциональными свойствами?

По мнению Э. З. Юсфиной [7], важную роль в регуляции функции тимуса играет соотношение лимфоидных и эпителиальных элементов, в его ткани. Считается, что при делимфатизации железы ее эндокринная часть активируется. На этом основании, учитывая меньшую плотность тимоцитов в коре тимуса 40—50-дневных высокоракковых мышей, следует считать, что им свойственна более высокая функциональная активность железы, чем беспородным животным и мышам низкоракковой линии C57BL/6. Такой вывод подтверждается и наличием гипертрофических процессов в ретикуло-эпителиальных клетках тимуса, увеличением количества телец Гассалья и макрофагов у мышей линий C3H/He, C3H/f и A/HeJ.

Еще в 1949 г. Ш. Д. Галустян [8] показал, что расположение лимфоцитов в дольках железы подчиняется определенной закономерности, по уровню своей дифференцировки лимфоциты неравноценны. В мозговом слое они представлены дифференцированными или стареющими элементами, подвергающимися физиологической дегенерации.

По последним данным, в мозговой зоне тимуса располагаются зрелые иммунокомпетентные клетки, способные реагировать на антигены и ФГА. Показано, что реактивность этих клеток резко повышается при истощении пула клеток кортикального слоя, и, наоборот, подавляется при восстановлении тимоцитов коры [9]. В связи с этим считают, что ранее обнаруженная в тимусе С-фракция [10], оказывающая иммунодепрессивное действие, находится в корковом слое и является одним из факторов, препятствующих возникновению аутоиммунных реакций в организме. Истощение и атрофия корковой зоны тимуса могут нарушать депрессорную функцию тимуса, создавая условия, способствующие стимуляции тимоцитов собственными антигенами, находящимися в тимусе. Учитывая сказанное, интенсивную инфильтрацию мозгового вещества лимфоцитами у высокоракковых мышей исследованных линий можно расценивать как следствие нарушения динамического равновесия между разнонаправленными по своему действию факторами: фактором, стимулирующим созревание лимфоидных клеток и оказывающим влияние

на тимусзависимый иммунитет, и фактором, обладающим свойствами иммунодепрессанта. Морфологические данные говорят о дефиците последнего, однако для выяснения этого вопроса необходимы специальные исследования.

Наиболее заметна ускоренная дифференцировка лимфоцитов в тимусе мышей линии C3H/He, так как при очень интенсивной активности лимфоцитопоеза в коре (см. табл. 3 и 2) плотность лимфоцитов в данной зоне у этих животных самая низкая по сравнению с другими группами животных.

Для мышей линии A/HeJ характерно большое число макрофагов и тучных клеток в паренхиме тимуса. Показано, что увеличение количества тучных клеток в тимусе сопровождается реакцией клеточного иммунитета [11, 12]. Антитела, сенсибилизирующие тучные клетки, относятся к 19S-макроглобулинам [13]. 19S- и 7S-глобулины синтезируются преимущественно метаболически активными крупными пиронинофильными клетками, которых много в тимусе исследованных мышей высокоракковых линий (см. табл. 3). Не исключено, что это одно из звеньев аутоенсибилизации у мышей линии A/HeJ, некоторые подвержены аутоиммунным заболеваниям [14].

Приведенные данные свидетельствуют о значительной вариабельности в морфологии тимуса у мышей различных линий и подтверждают общее положение о том, что особенности морфофункционального состояния иммунокомпетентной системы наряду с нервной и эндокринной системами определяют резистентность или предрасположенность организма к образованию спонтанных и индуцированных опухолей [15].

ВЫВОДЫ

1. Условия инбридинга изменяют соотношение функциональных зон в вилочковой железе животных в сторону преобладания кортикального слоя.

2. Тимусу мышей высокоракковых линий присущи морфологические особенности: делимфатизация коркового слоя, гипертрофия эпителиальных элементов стромы с появлением в клетках большого количества гликопротеидных включений, усиленные некробиотические процессы в тельцах Гассалья и образование кистозных полостей, повышение количества малодифференцированных клеток и увеличение числа макрофагов.

3. У мышей линии C3H/He, по-видимому, фактора, регулирующего созревание лимфоцитов, по сравнению с другими группами животных, в том числе с сингенными мышами линии C3H/f, не содержащими вируса Биттнера, и мышами линии A/HeJ. У них отмечается самая высокая митотическая активность в корковом слое и обильная инфильтрация мозгового слоя лимфоцитами.

4. Для тимуса мышей линии A/HeJ характерно большое число макрофагов и тучных клеток, что может быть связано с тем, что эти животные подвержены аутоиммунным заболеваниям.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/III 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Миллер Дж., Дукор П. 1967. Биология тимуса. М., «Мир».
2. Metcalf D. 1966. The thymus. Its role in immune responses, leukaemia, development and carcinogenesis. N. Y.

3. Груntenко Е. В. 1971. Генетическая дифференциация тимуса у мышей в связи с предрасположенностью к опухолям молочной железы. Канд. дис. Новосибирск.
4. Беляев Д. К., Груntenко Е. В., Виделец И. Ю. 1970. Генетическая дифференциация тимуса у мышей разных линий в связи со злокачественным ростом. Сообщение II. Различия в весе тимуса у мышей разных линий. Генетика, 6, 1, 64—69.
5. Беляев Д. К., Груntenко Е. В., Виделец И. Ю. 1970. Генетическая дифференциация тимуса у мышей разных линий в связи со злокачественным ростом. Сообщение III. Различное действие трансплантатов тимуса высоко- и низкоракковых линий на развитие опухоли молочной железы. — Генетика, 6, 2, 64—67.
6. Флоренсов В. А. 1964. Фитогенез и онтогенез кроветворной функции лимфоузлов позвоночных животных. Докт. дис. Иркутск.
7. Юсфина Э. З. 1964. Совместное участие вилочковой железы и коры надпочечников в некоторых реакциях гомеостаза. Автореф. докт. дис. Донецк.
8. Галустян Ш. Д. 1949. Строение зобной железы в свете экспериментального анализа. Мед., Н.
9. Jacobson H., Blomgren H. 1972. Change of PHA-responding pool of cells in the thymus after cortisone or X-ray treatment on mice. Evidence for an inverse relation between production of cortical and medullary thymocytes. — Cell Immunol., 4, 94—97.
10. Carpenter C. B., Boyeston A. W., Merrie J. P. 1971. Immunosuppressive α -globulin from bovine thymus. I. Preparation and assay. — Cell Immunol., 2, 425—427.
11. Csaba G., Törö I., Bodoky M. 1965. Hormonal relationships of mastocytogenesis in lymphatic organs. I. Effect of steroids on mastocytogenesis. — Acta anat., 61, N 1, 127—138.
12. Ковалевский Г. В. 1958. О роли тучных клеток в иммунологических процессах. — В кн.: Тучные клетки соединительной ткани. Новосибирск, «Наука», с. 132—142.
13. Mota I. 1963. Biological characterization of "mastcell sensitizing" antibodies. — Life Sci., N 7, 465—474.
14. Медведев Н. Н. 1968. Практическая генетика. М., «Наука».
15. Терещенко Н. П. 1974. Контролирующие системы организма и антиканцерогенез. — В кн.: Факторы антиканцерогенеза. Киев. «Наукова думка», с. 73—74.

G. V. Alexeeva, V. M. Yunker, E. V. Gruntenko

COMPARATIVE MORPHOLOGY
OF THE THYMO-LYMPHATIC APPARATUS
IN SOME INBRED AND RANDOM-BRED MICE
COMMUNICATION I. HISTOSTRUCTURAL FEATURES
OF THE THYMUS IN C3H/He, A/HeJ, C57BL/6
AND RANDOM-BRED MICE

Strain differences were established in thymus morphology of some inbred and random-bred mice. Inbred mice differ in the relative larger surface area of the cortical layer of the thymus. The high cancer C3H/He, C3H/f and A/HeJ strains are characterised by the delymphatisation of the cortical layer, increase of the number of weakly differentiated cells, hypertrophy of the epithelial elements of the stroma, increase of Hassall's bodies and macrophages number. In A/HeJ mice the number of mast cells in thymic tissues was increased as compared with the other high cancer (C3H/He, C3H/f) and low cancer (C57BL/6 and random-bred) mouse strains.

Я. И. ПУХОВА, И. И. ГИТЕЛЬЗОН, И. А. ТЕРСКОВ,
А. Я. АНИКИНА, Л. Д. ПОНОМАРЕНКО

КИСЛОРОДНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ КИНЕТИКИ ФОРМИРОВАНИЯ
ПОПУЛЯЦИИ АУТОИММУННЫХ БЛЯШКООБРАЗУЮЩИХ
КЛЕТОК В КРОВИ,
КОСТНОМ МОЗГЕ И СЕЛЕЗЕНКЕ

(аутоиммунные бляшкообразующие клетки и эритропоэз)

Описана кинетика формирования популяции аутоиммунных бляшкообразующих клеток (БОК) в крови, костном мозге и селезенке при различных уровнях гипоксии. Показана зависимость кинетики от степени гипоксии и возможность пополнения пула антиелообразующих клеток за счет рекрутмента из предшественников, а также деления, что связано, по мнению авторов, с дозой антигенного стимула, определяемой степенью функциональной нагрузки на эритроциты (уровнем гипоксии), а следовательно, со скоростью включения компенсаторных механизмов. Показана коррелятивная связь между кинетикой аутоиммунных БОК и активацией эритропоэза и рассматривается гипотеза об иммунологических механизмах регуляции эритропоэза.

Ранее нами была описана стереотипная физиологическая реакция гемолиза при эритропоэзе, реализующаяся популяцией аутоиммунных бляшкообразующих клеток (БОК). Эта реакция усиливается в условиях возмущающих воздействий, но имеет место и при стационарном состоянии системы крови [1—3]. Результаты исследований позволили высказать предположение о физиологической роли БОК в инициации эритропоэза. Для выявления механизма связи между аутоиммунными БОК и эритропоэзом важное значение имеет исследование кинетики этих двух процессов в зависимости от воздействия на организм гипоксии различных уровней — универсального регулятора эритропоэза. Решение этого вопроса существенно и для расшифровки механизмов изменения иммунобиологической реактивности организма при адаптации к гипоксии [4, 5], поскольку при дефиците кислорода могут возникнуть конкурентные взаимоотношения между способностью к формированию иммунологического ответа к чужеродным антигенам и аутоантигенам.

Настоящая работа предпринята с целью изучения зависимости между кинетикой формирования популяции аутоиммунных БОК и эритропоэзом при действии гипоксии различных уровней.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперимент проведен на 70 мышах линии СБА, самках. Животных подвергали действию непрерывной гипоксии в барокамере, пониженное атмосферное давление в которой поддерживали постоянным откачиванием воздуха. Камеру открывали в течение суток один раз на 10—15 мин для ухода за животными. Проведено две серии экспериментов. В первой серии в камере непрерывно поддерживали атмосферное давление 0,75 атм. Кровь, клетки селезенки и костный мозг для исследований брали при декапитации животных в фонов, через 3, 10, 24 ч действия гипоксии, на 3, 6, 10, 13-е сутки. В каждой группе было по 5 мышей. Во второй серии экспериментов животных подвергали непрерывной гипоксии в 0,5 атм. Исследования проводили через 3, 10, 24 ч, на 3-, 6-е сутки гипоксического воздействия.

БОК в крови определяли по методу Cuningham и Srenberg в модификации Клемпарской [6]. При определении БОК в органах была сделана некоторая модификация: на предметное стекло слева вносили определенные объемы цитратной крови и среды 199 (1:2), справа в таких же объемах цитратную кровь и 5%-ный раствор уксусной кислоты. На второй препарат добавляли слева цитратную кровь, среду 199 и клеточную взвесь селезенки или костного мозга (1:1:1), справа такой же объем клеточной взвеси, уксусную кислоту и среду 199 (1:1:1). Препараты закрывали смазанными вазели-

ном покровными стеклами. Затем подсчитывали количество бляшек в 5 полях зрения в первом препарате в пересчете на одно поле зрения и количество бляшек во втором препарате в пересчете на одно поле зрения. Из количества бляшек, приходящихся в среднем на одно поле зрения второго препарата, вычитали количество бляшек, приходящихся в среднем на одно поле зрения первого препарата, и затем считали количество лейкоцитов в первом и втором препаратах. Далее производили расчет процентного содержания бляшкообразующих клеток относительно ядросодержащих клеток, приходящихся на одно поле зрения первого и второго препаратов, вычисляя процент БОК в периферической крови и костном мозге или селезенке. Взвесь клеток, полученную путем гомогенизирования на льду в стеклянном гомогенизаторе кусочков органов с последующей их фильтрацией через капроновую сеточку, необходимо вносить в препарат с цитратной кровью в количестве, обеспечивающем не менее 50—70 лейкоцитарных клеток на одно поле зрения, стараясь по мере возможности, чтобы в каждый исследуемый препарат поступало постоянное количество клеток. Посев меньшего количества клеток при небольшом проценте среди них БОК не всегда может обеспечить попадание достаточного их количества в поле зрения, что дает неверное представление о суммарном количестве БОК в периферической крови и селезенке.

Количество ретикулоцитов определяли с помощью окраски бриллиант крезил бланк и подсчитывали относительное их содержание на 2000 клеток. Подсчет эритроцитов и лейкоцитов проводили в камере Горяева.

КИНЕТИКА БОК В КРОВИ, КОСТНОМ МОЗГЕ И СЕЛЕЗЕНКЕ ПРИ ГИПОКСИИ В 0,75 АТМ

После 3 ч пребывания животных в условиях гипоксии в крови отмечается достоверное увеличение количества БОК ($p < 0,05$). Через 10 ч гипоксии уровень БОК снижается, оставаясь достоверно выше фоновых величин ($p < 0,01$), через 24 ч возвращается к фоновому значению. На 3-и сутки непрерывного действия гипоксии вновь наблюдается тенденция к увеличению числа БОК ($p < 0,01$) и на 6-е сутки отмечается второй пик увеличения числа БОК до 36,5% ($p < 0,001$) относительно фона. На 10-е и 13-е сутки количество БОК снижается, но остается выше фоновых величин ($p < 0,001$, $< 0,01$ соответственно). На 6-е сутки уровень БОК достоверно выше, чем на 3-и и 13-е сутки ($p < 0,01$). Таким образом, на протяжении 13 суток непрерывного пребывания животных в условиях барической гипоксии наблюдалось достоверное повышение уровня БОК по отношению к фону с двумя волнами резкого подъема: через 3 ч и на 6-е сутки (рис. 1, а). Изменение абсолютного количества БОК на 1 мм³ с учетом численности лейкоцитов повторяло кинетику относительного количества БОК на одно поле зрения.

В костном мозге до гипоксии уровень БОК составлял 16,2% от общего количества ядросодержащих клеток. Через 3 ч уровень БОК снижался ($p < 0,05$). К 10 ч количество БОК имело тенденцию к нормализации и к 24 ч уровень БОК достигал фоновых величин. Наибольшее

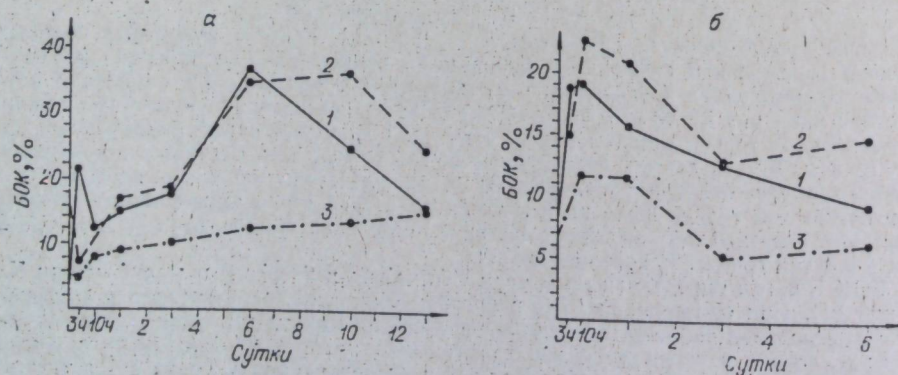


Рис. 1. Кинетика аутоиммунных БОК в крови, костном мозге и селезенке при гипоксии в 0,75 (а) и 0,5 (б) атм.

количество БОК отмечено на 6-е и 10-е сутки (34,1 и 35,9% соответственно, увеличение в сравнении с фоном в 2,2 раза, $p > 0,05$). Аналогичная кинетика количества БОК отмечалась и в селезенке (рис. 1, а).

КИНЕТИКА БОК В КРОВИ, КОСТНОМ МОЗГЕ И СЕЛЕЗЕНКЕ ПРИ ГИПОКСИИ В 0,5 АТМ

Действие гипоксии в 0,5 атм вызывало достоверное увеличение числа БОК в крови уже через 3 ч ($p < 0,01$), этот же уровень отмечен через 10 и 24 ч ($p < 0,05$). На 3-и сутки наметилась тенденция к нормализации количества БОК и на 6-е сутки достигнут исходный уровень (рис. 2). Отмечаемая кинетика БОК в зимний период повторяет ранее описанную кинетику БОК в периферической крови в летний период при аналогичных условиях эксперимента [2]. Изменение абсолютного количества БОК повторяет кинетику относительного количества с некоторым смещением максимума на 10 ч при абсолютном подсчете по сравнению с максимумом при относительном подсчете.

В костном мозге через 3 ч гипоксического воздействия уровень БОК не изменился. Незначительная тенденция к увеличению количества БОК наблюдалась к 10 и 24 ч ($p > 0,2$), на 3-и и 6-е сутки восстанавливался исходный уровень (рис. 1, б).

В селезенке уровень БОК к 3 ч повысился с 6,5% в фоне до 9%. К 10 и 24 ч количество БОК составляло соответственно 11,7 и 11,6% ($p < 0,05$). На 3-и и 6-е сутки уровень БОК снижался до фоновых величин (рис. 1, б).

Таким образом, при гипоксическом воздействии в 0,5 атм кинетика БОК в кро-

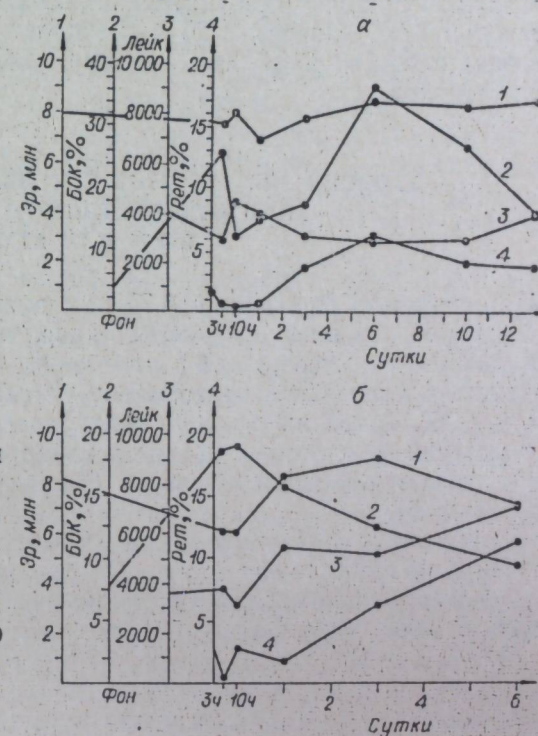


Рис. 2. Кинетика аутоиммунных БОК, ретикулоцитов и эритроцитов в периферической крови при гипоксии в 0,75 (а) и 0,5 (б) атм.

ви, костном мозге и селезенке была однотипной. Однако сравнительная оценка показала, что максимумы накопления БОК при гипоксии в 0,5 и 0,75 атм приходились на разное время. Большая степень гипоксического воздействия на организм способствовала более раннему формированию аутоиммунного ответа. Вместе с тем максимальный клеточный аутоиммунный ответ и продолжительность повышенного уровня БОК после пика были более выражены при действии гипоксии в 0,75 атм.

КИНЕТИКА ФОРМИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ БОК И ЭРИТРОПОЭЗ

Об активации эритропоэза судили по кинетике ретикулоцитов, анализ которой показал достоверное уменьшение процента ретикулоцитов через 3, 10 и 24 ч гипоксического воздействия в 0,75 атм ($p < 0,05$, $< 0,01$, $< 0,05$ соответственно). На 3-и сутки достоверных изменений

сравнительно с фоновым количеством не обнаружено. На 6-е сутки уровень ретикулоцитов достигал максимальных величин ($p < 0,01$), а к 10-м и 13-м суткам эксперимента снизился, оставаясь достоверно выше фоновых величин ($p < 0,02$, $< 0,01$ соответственно) (рис. 2, а).

Анализ кинетики ретикулоцитов у мышей при действии гипоксии в 0,5 атм показал достоверное снижение их количества через 3 ч ($p < 0,001$). Через 10 и 24 ч достоверных изменений в уровне ретикулоцитов не обнаружено. На 3-и сутки достоверно увеличилось число ретикулоцитов ($p < 0,05$), на 6-е сутки оно достигло максимума ($p < 0,01$) (рис. 2, б). Кинетика ретикулоцитов у мышей в данном эксперименте в зимний период при непрерывном воздействии гипоксии полностью повторяет ранее описанную кинетику ретикулоцитов у мышей-самок этой же линии в аналогичных условиях эксперимента в летний период [2].

Сопоставляя кинетику ретикулоцитов и БОК в крови, можно прийти к заключению, что при гипоксическом воздействии в 0,75 атм кривая изменений БОК начиная с 24 ч повторяет кривую ретикулоцитов. При действии гипоксии в 0,5 атм максимум БОК предшествует максимуму ретикулоцитов.

УРОВЕНЬ ЭРИТРОЦИТОВ И ЛЕЙКОЦИТОВ В КРОВИ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ГИПОКСИИ В 0,75 И 0,5 АТМ

При действии гипоксии в 0,75 атм достоверных изменений количества эритроцитов в периферической крови не обнаружено (см. рис. 2, а). При действии гипоксии в 0,5 атм через 3 ч отмечается достоверное уменьшение количества эритроцитов ($p < 0,01$), совпадающее с максимумом БОК. Такой же уровень эритроцитов отмечался и через 10 ч, к 24 ч уровень эритроцитов достиг исходного. На 3-и и 6-е сутки достоверных изменений эритроцитов по сравнению с фоном не обнаружено (см. рис. 2, б).

В динамике лейкоцитов при гипоксии в 0,75 атм достоверных изменений не обнаружено. При действии гипоксии в 0,5 атм отмечалось достоверное увеличение количества лейкоцитов на 1-е и 6-е сутки ($p < 0,05$, $< 0,001$ соответственно) (рис. 2, б).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для установления возможных причин изменения кинетики аутоиммунных БОК в зависимости от уровня гипоксии следует рассмотреть механизм индукции реакции аутоиммунного гемолиза при регенераторном эритропоэзе и возможные пути пополнения пула антителообразующих клеток при формировании клеточного звена аутоиммунного ответа. Как показали ранее выполненные исследования [2], циркулирующие эритроциты по антигенной структуре представляют собой гетерогенную популяцию. Причем наиболее авидной к аутоантителам, продуцируемым БОК, является стареющая группа клеток, физиологическое состояние которой определяется временем их жизни и интенсивностью функциональной нагрузки, обуславливающей, по-видимому, изменение поверхностно расположенных белков мембраны эритроцита. Следовательно, количество эритроцитов, имеющих на поверхности измененные антигенные детерминанты (аутодетерминанты), находится в прямой зависимости от уровня функциональной нагрузки, т. е. доза антигенного стимула определяется продолжительностью пребывания в русле и интенсивностью функциональной активности эритроцитов.

Анализ кинетики формирования клеточного иммунного ответа [7—9] показал, что точки зрения о возможности пополнения пула клеток-антителопродуцентов за счет деления с последующей трансформацией и за счет непосредственного рекрутмента из предшественников можно считать не взаимоисключающими. Сопоставляя кинетику формирования клеточного аутоиммунного ответа при действии различных уровней гипоксии, видим, что при гипоксии в 0,5 атм (острая) максимум антителообразующих клеток в периферической крови (месте, где локализуется антигенный стимул — старые эритроциты — и реализуется аутоиммунная гемолитическая реакция) приходится на 3 ч и держится в течение 24 ч (см. рис. 1, б). При этом время удвоения числа клеток-антителопродуцентов даже несколько меньше 3 ч. Очень короткий период монотонного нарастания антителообразующих клеток в периферической крови, поддержание в этот период (3, 10, 24 ч) относительно постоянного количества их в органах может свидетельствовать о наличии механизма, обеспечивающего быструю реализацию аутоиммунной гемолитической реакции, направленной на элиминацию эритроцитов с измененной антигенной структурой. Этот механизм, по-видимому, связан с процессом рекрутмента из предшественников в иммунокомпетентных органах и миграцией аутоантителообразующих клеток в кровь. Такой способ пополнения пула аутоантителообразующих клеток можно расценивать как «аварийный», стрессовый путь реализации аутоиммунной гемолитической реакции.

При действии гипоксии в два раза меньшего уровня (0,75 атм), обуславливающего соответственно и меньший уровень функциональной нагрузки на популяцию эритроцитов, изменяется и кинетика формирования популяции аутоантителообразующих клеток. При незначительном пике, приходящемся на 3 ч и свидетельствующем о включении «аварийного» механизма (преимущественно миграции, о чем может свидетельствовать и достоверное снижение количества аутоантителообразующих клеток в костном мозге и селезенке), нарастание аутоантителообразующих клеток в крови и органах идет односторонне в течение 6 суток, начиная с первых. Максимум БОК приходится на 6-е сутки, и время удвоения числа клеток в крови и органах также приближается к 6 суткам. Такая кинетика формирования популяции БОК может свидетельствовать о том, что незначительная доза антигенного стимула обеспечивает формирование популяции аутоиммунных БОК за счет более медленных процессов — деления и трансформации. Таким образом, доза гипоксии значительно влияет на кинетику формирования популяции аутоиммунных БОК.

В кинетике ретикулоцитов отмечаются две постоянные особенности независимо от уровня гипоксии. Во-первых, в ранние сроки гипоксического воздействия (3—10 ч) наблюдается достоверное снижение в крови количества ретикулоцитов. Это может свидетельствовать о снижении уровня эритропоэза, что маловероятно в условиях гипоксии, или о более быстром переходе ретикулоцитов в состояние зрелых эритроцитов при повышении их функциональной активности. Во-вторых, максимум ретикулоцитов в обоих вариантах приходится на 6-е сутки. Такая кинетика поступления ретикулоцитов в русло свидетельствует о постоянстве временных характеристик процессов пролиферации и трансформации эритроидных клеток. Гуморальные факторы эритропоэза, по-видимому, влияют только на число комитированных клеток, пролиферирующих и дифференцирующихся в направлении эритроидного ряда.

Сопоставление кинетики БОК в крови с кинетикой ретикулоцитов показало, что максимум БОК предшествовал максимуму ретикулоцитов или кинетика их повторялась с некоторым более длительно повышенным уровнем ретикулоцитов, что было отмечено и в ранее проведенных исследованиях [1—3].

Анализ экспериментальных данных позволяет констатировать наличие коррелятивной связи между кинетикой аутоиммунных БОК и ретикулоцитов, а также сделать предположение о существовании цепи причинно связанных явлений, образующих такую последовательность: на внешней стороне мембраны эритроцита образуются аутоантигенные детерминанты, накопление которых пропорционально времени циркуляции эритроцита и степени функциональной нагрузки. Эритроциты с аутоантигенными детерминантами индуцируют реакцию аутоиммунного гемолиза, реализуемую популяцией аутоиммунных БОК. В русло поступают молекулярные комплексы гемолизинов с эритроцитарными антигенами. Каждое звено этой части цепи имеет экспериментальное подтверждение [2]. Существование последующих звеньев, замыкающих связь между гемолитической реакцией, развивающейся в периферической крови, и активацией костного мозга, не имеет экспериментального подтверждения и предлагается как гипотеза. Предполагается, что комплексы гемолизинов с эритроцитарными антигенами обладают эритропоэтинактивными свойствами благодаря наличию на их молекулах тканеспецифических детерминантов. Это предположение находится в соответствии с физиологической концепцией Я. Г. Ужанского [10] о роли продуктов распада эритроцитов в регенерации крови. Специфическое воздействие тканеспецифических детерминантов с соответствующими рецепторами клеток костного мозга, по-видимому, комитированными клетками, обеспечивает их пролиферацию и дифференцировку в направлении эритроидного ряда.

Институт физики им. Л. В. Киренского
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
12/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Пухова Я. И., Гительзон И. И., Терсков И. А. 1974. Аутоиммунный гемолиз при регенераторном эритропоэзе. — Докл. АН СССР, 217, № 4, 946—948.
2. Терсков И. А., Гительзон И. И., Пухова Я. И., Шашкин А. В., Аникина А. Я. 1975. Антигенная разнокачественность циркулирующих эритроцитов. Докл. АН СССР, 220, № 6, 1435—1437.
3. Пухова Я. И., Гительзон И. И., Терсков И. А. 1975. Аутоиммунный гемолиз в механизме действия кобальта на эритропоэз. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук (в печати).
4. Капланский А. С., Дурнова Г. Н., Рощина Н. А. 1967. Влияние гипоксии на клеточный и гуморальный иммунитет у мышей. — Ж. косм. биол. и мед., № 2, 31—35.
5. Бернет Ф. 1971. Клеточная иммунология. М.
6. Клемпарская Н. Н. 1969. Исследование динамики аутоиммунных процессов путем выявления бляшкообразующих клеток. — ЖМЭИ, № 8, 18—21.
7. Tannenberg W. J. K. 1967. Induction of 19 S antibody Synthesis without Stimulation of Cellular Proliferation. — Nature, 214, № 5085, 293—295.
8. Szenberg A., Cunningham A. J. 1968. DNA Synthesis in the Development of Antibody-forming Cell during the Early Stages of the Immune Response. — Nature, 217, № 5130, 747—748.
9. Бабичев В. А., Утешев Б. С., Пинегин Б. В. 1974. Кинетика формирования популяции антителообразующих клеток при иммунологическом ответе. — Усп. совр. биол., 78, вып. 1 (4), 122—138.
10. Ужанский Я. Г. 1968. Физиологические механизмы регенерации крови. М.

Ya. I. Pukhova, I. I. Gitelson, I. A. Terskov,
A. Ya. Anikina, L. D. Ponomarenko

THE OXYGEN-DEPENDENT BEHAVIOUR OF THE KINETICS OF FORMATION OF AUTOIMMUNE PLAQUE-FORMING CELL POPULATION IN BLOOD, BONE-MARROW AND SPLEEN (AUTOIMMUNE PLAQUE-FORMING CELLS AND ERYTHROPOIESIS)

The kinetics of formation of a population of autoimmune plaque-forming cells (PFC) has been studied in blood, bonemarrow and spleen at different degrees of hypoxia. This is found to depend on a degree of hypoxia, and it seems probable that the pull of PFC is continuously replenished by precursors that enter the pull and also at the expense of their division. The amount of recruitment, in our opinion, depends on a dose of antigenic stimulus which is defined by a degree of erythrocytic functioning, i. e. by a degree of hypoxia. The work shows the correlation between the kinetics of autoimmune PFC and erythropoiesis activation. A hypothesis of immunological mechanisms of erythropoiesis regulation is proposed.

УДК 577.155.2+616—00.6

В. П. ТОМСОНС, К. Н. ВЕРЕВКИНА, В. М. ТОМИЛОВА

ТОРМОЖЕНИЕ СИНТЕЗА РНК В ЯДРАХ ОПУХОЛЕВЫХ КЛЕТОК ПРИ ВВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫМ ОЛИГОРИБОНУКЛЕОТИДОВ

В работе представлены данные об ингибирующем влиянии олигорибонуклеотидов на синтез ядерной РНК в клетках асцитной карциномы Эрлиха и аденокарциномы молочной железы, а также данные о предпочтительном связывании клетками асцитной карциномы Эрлиха олигорибонуклеотидов, обогащенных гуанином.

Ранее нами было установлено, что введение олигорибонуклеотидов мышам с асцитной карциномой Эрлиха или с первично перевитой аденокарциномой молочной железы тормозит рост опухолей у подопытных животных [1, 2].

В настоящей работе представлены данные о способности олигорибонуклеотидов тормозить синтез ядерной РНК в клетках асцитной карциномы Эрлиха и аденокарциномы молочной железы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Олигорибонуклеотиды получали в результате гидролиза панкреатической рибонуклеазой (КФ 2.7.7.16) суммарной РНК из печени крупного рогатого скота (производства СКТБ биологически активных веществ, г. Новосибирск) и диализа полученного продукта против дистиллированной воды в течение 16—18 ч [1].
Монорибонуклеотиды получали после гидролиза РНК 0,5М КОН в течение 15—18 ч при 37°C. Раствор нейтрализовали HClO₄ и выпавший осадок KClO₄ отделяли центрифугированием. Работали с монорибонуклеотидами, находящимися в супернатанте.

В опытах использовали мышей линии CC57BR и мышей линии СЗН/Не. Мышам линии CC57BR перевивали примерно по 10 млн. клеток асцитной карциномы Эрлиха. Олигорибонуклеотиды (по 70 оптических единиц [ОЕ] на 10 г веса тела, E₂₆₀) вводили внутрибрюшинно на четвертый, пятый, шестой и седьмой дни или только на седьмой день после перевивки опухоли.

Мышам линии СЗН/Не перевивали по 0,2 мл 20%-ной суспензии клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы и после этого каждые двое суток животным внутривенно вводили олигорибонуклеотиды (по 12 ОЕ/10 г веса тела) в течение 34 дней.

В конце опыта мышей забивали, выделяли ядра из клеток опухолей и исследовали синтез РНК в них по включению $^{14}\text{O}_4$ -АМФ (в течение 30 мин) при наличии в инкубационной среде всех четырех рибонуклеозидтрифосфатов [3]. Инкубационная смесь объемом 0,45 мл содержала (мкмоль): трис-НСI буфер, pH 7,9—0,45; ЦТФ, ГТФ и УТФ — по 0,36; АТФ — 0,16 ^{14}C -АТФ — 0,03 мк Ки; β -меркаптоэтанол — 9; MnCl_2 — 0,9 или 2,25 в сочетании с 90 мкмоль $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; MgCl_2 — 3,6; креатинфосфат — 45; креатинфосфокиназу — 14,4 мкг; ядерную суспензию в пересчете на ДНК — 150—250 мкг ДНК. Реакцию останавливали путем охлаждения инкубационной смеси и добавления трихлоруксусной кислоты или HClO_4 до 5%.

Для изучения влияния олигорибонуклеотидов на синтез РНК в ядрах клеток асцитной карциномы Эрлиха (опыты in vitro) ядра, выделенные из клеток 7-дневной опухоли, инкубировали в течение 40 мин в стандартных условиях в присутствии четырех рибонуклеозидтрифосфатов: ^{14}C -АТФ, ГТФ, УТФ, ЦТФ и олигорибонуклеотидов различных концентраций (0—6 ОЕ/мл). В части опытов ядра опухолевых клеток инкубировали в среде, содержащей ^{32}P -олигорибонуклеотиды, полученные в результате гидролиза ^{32}P -РНК из *E. coli* панкреатической РНКазой, как описано выше, и намеченные четыре рибонуклеозидтрифосфата.

Радиоактивность ^{14}C -проб определяли в диоксановом или толуольном сцинтилято-ре, радиоактивность ^{32}P -проб — в водных растворах [4] на сцинтилляционном счетчике типа Mark II (Nuclear Chicago, США). Количество ДНК в пробах определяли по Бартону [5].

Для изучения связывания опухолевыми клетками олигорибонуклеотидов суспензию клеток асцитной карциномы Эрлиха, отмытых от асцитической жидкости, инкубировали в физиологическом растворе (~100 млн. клеток/мл) с олигорибонуклеотидами (30 ОЕ/мл) при 37°C в течение 30 мин. Затем клетки осаждали центрифугированием при 600 g и изучали нуклеотидный состав олигорибонуклеотидов в инкубационной среде до и после инкубации с клетками. Для этого исследуемые смеси олигорибонуклеотидов гидролизуют 0,5 M NaOH в течение 16—18 ч при 37°. Нейтрализованные растворы фракционировали на колонке (1X16 см) с Дауэкс 1X2 в Cl⁻-форме в линейном градиенте концентраций NaCl и pH от 0 M NaCl, pH 4,0 до 0,2 M NaCl, pH 3,0. Полученные фракции идентифицировали по спектрам поглощения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что наблюдаемое нами торможение роста аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не под влиянием олигорибонуклеотидов [2] сопровождается существенным снижением синтеза РНК в изолированных ядрах опухолевых клеток (табл. 1). Введение олигорибонуклеотидов мышам с асцитной карциномой Эрлиха также тормозит синтез ядерной РНК в опухолевых клетках. Действие олигорибонуклеотидов было наиболее значительным через 30—60 мин после введения препарата (50—80%), но и через сутки способность к синтезу РНК таких ядер все еще была снижена на 20%.

Нельзя исключить того, что эффект действия олигорибонуклеотидов — результат не торможения синтеза РНК, а разведения ^{14}C -АТФ немечеными нуклеотидами, которые возникают вследствие гидролиза вводимых животным олигорибонуклеотидов. Однако, как видно из табл. 1, введение мышам мононуклеотидов на 30 мин (это период максимального торможения олигорибонуклеотидами включения ^{14}C -АМФ во вновь синтезируемую ядерную РНК) не влияет на синтез ядерной РНК.

Об этом же свидетельствуют данные опытов, в которых исследовали влияние олигорибонуклеотидов на синтез РНК в изолированных ядрах клеток асцитной карциномы Эрлиха при введении их в инкубационную среду. Как видно из табл. 2, олигорибонуклеотиды тормозят синтез РНК в таких ядрах. Однако мононуклеотиды, которые могут образоваться из олигомеров, не включаются в РНК; не используются для синтеза РНК и целые блоки таких олигорибонуклеотидов. Так, если в среду вводили ^{32}P -олигорибонуклеотиды, то включение ^{32}P в РНК ядер было очень низким.

Таблица 1

Влияние введения олигорибонуклеотидов и монорибонуклеотидов животным на синтез РНК в ядрах опухолевых клеток

Источник ядер	Исследуемое вещество	Время после инъекции, ч	Колич. инъекций	Доза в ОЕ на 10 г веса	Контроль	Опыт	Торможение, %	
					¹⁴ МКМКМоль С-АМФ/мгДНК			
Первично перевитая сингенная аденокарцинома молочной железы	Олигорибонуклеотиды	24	15	12	1230	510	59	
		24	15	12	1930	760	61	
Асцитная карцинома Эрлиха	Олигорибонуклеотиды	0,5	1	25*	3125	530	83	
		0,5	1	70	2000	540	73	
		1	1	70	2200	1130	49	
		1	4	70	4980	2050	59	
						1650	67	
						2390	52	
		24	4	70	1680	1380	17	
		24	4	70	3100	2130	31	
		Монорибонуклеотиды	0,5	1	70	1050	1085	0
			0,5	1	70	865	885	0
0,5	1		70	743	738	0		

* Животные получали пентарибонуклеотиды.

Можно было допустить, что тормозящее действие гидролизата РНК на рост опухолей и синтез РНК в ядрах опухолевых клеток является функцией не всех олигорибонуклеотидов, а определенной фракции их. Например, в исследованиях, выполненных в лаборатории ранее, было показано, что олигорибонуклеотиды определенной длины (≥ 5 , обогащенные остатками гуанина и цитозина) избирательно связываются

Таблица 2

Влияние олигорибонуклеотидов, добавленных в инкубационную среду, на синтез РНК в ядрах клеток асцитной карциномы Эрлиха и их включение в ядерную РНК

Условия опыта	Концентрация олигорибонуклеотидов в инкубационной среде, ОЕ/мл	Включение меченого нуклеотида в РНК, мкмоль/мг ДНК
Ядра клеток+олигонуклеотиды+ ^{14}C -АТФ, ГТФ, УТФ, ЦТФ	0	264
	0,2	232
	0,4	190
	0,8	179
	0	520
	2	207
	4	170
	6	115
Ядра клеток+ ^{32}P -олигонуклеотиды*+АТФ, ГТФ, УТФ, ЦТФ	0,3	7
	0,6	12
	0,9	7
	1,2	4

* Радиоактивность рассчитана по ^{32}P -АМФ, содержащейся в олигорибонуклеотидах. 1 ОЕ ^{32}P -олигорибонуклеотидов $1 \cdot 10^6$ имп/мин; молекулярный вес олигонуклеотидов принимали равным 1200.

Таблица 3

Изменение нуклеотидного состава олигорибонуклеотидов после инкубации с клетками асцитной карциномы Эрлиха

Нуклеотиды	Нуклеотидный состав олигорибонуклеотидов в инкубационной среде, %		Δ , %
	до инкубации с клетками (контроль)	после инкубации (опыт)	
ЦМФ	13,3 $\pm$ 1,4	17,8 $\pm$ 1,5	+4,5
АМФ	24,4 $\pm$ 0,8	27,6 $\pm$ 1,2	+3,2
УМФ	16,9 $\pm$ 0,6	15,3 $\pm$ 1,2	-1,6
ГМФ	45,4 $\pm$ 1,3	39,3 $\pm$ 0,5	-6,1

ролизата РНК связано со способностью определенных олигорибонуклеотидов избирательно тормозить ДНК-зависимую РНК-полимеразу опухолевых клеток. Возможно, такие олигорибонуклеотиды являются аналогами иницирующих участков ДНК и избирательно конкурируют с матрицей за РНК-полимеразу опухолевых клеток. Не исключено, что РНК-полимераза опухолевых клеток отличается по характеру узнаваемых ею участков инициации от РНК-полимераз нормальных клеток.

ВЫВОДЫ

1. Показано, что при инъекции олигорибонуклеотидов животным с первично перевитой сингенной аденокарциномой молочной железы или с асцитной карциномой Эрлиха ингибируется синтез РНК в ядрах опухолевых клеток.
2. Клетки асцитной карциномы Эрлиха предпочтительнее связывают олигорибонуклеотиды, обогащенные гуанином.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
СКТБ биологически активных веществ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Вережкина К. Н., Салганик Р. И., Томсон В. П. 1973. Влияние препаратов РНК и их гидролизатов на рост асцитной карциномы Эрлиха. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, 97—100.
2. Томсон В. П., Вережкина К. Н., Закабунни А. И., Томилова В. М. 1975. Противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК и отдельных фракций олигорибонуклеотидов. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук (в печати).
3. Мицкевич Л. Г., Розет Е. Г., Кукушкина Г. В., Горбачева Л. Б. 1972. Исследование РНК-полимеразной активности ядер асцитной карциномы Эрлиха в связи с изучением механизма действия N-аллил-N-нитрозомочевины. — Биохимия, 37, 851—856.
4. Haviland R. T., Bieber L. L. 1970. Scintillation counting of P^{32} without added scintillator in aqueous solution and organic solvents and on dry chromatographic media. — Analyt. Biochem, 33, 323—334.
5. Burton K. 1956. A study of the conditions and mechanisms of the diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of DNA. — Biochem., 62, 315—323.

6. Knorre V. L., Vasilenko S. V., Salganik R. I. 1973. Specific binding of oligoribonucleotide fractions to *E. coli* RNA polymerase. — Febs Letters, 30, 229—230.
7. Кнорре В. Л., Ефимова Л. Ю., Салганик Р. И. 1975. Влияние олигорибонуклеотидов, избирательно связываемых РНК-полимеразой *E. coli* на ДНК-зависимый синтез РНК. — Молекулярная биология (в печати).

V. P. Tomsons, K. N. Verevkina, V. M. Tomilova

RNA SYNTHESIS INHIBITION OF TUMOUR CELL NUCLEI IN ANIMAL UNDER THE EFFECT OF ADMINISTERED OLIGORIBONUCLEOTIDES

The study presents data on the inhibitory effect of oligoribonucleotides on the synthesis of nuclear RNA in the cells of Ehrlich's ascite carcinoma and mammary adenocarcinoma. Some evidence concerning the selective binding of guanine-enriched oligoribonucleotides by Ehrlich's ascite carcinoma is also presented.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Буроземообразование и псевдоподзоливание в почвах Русской равнины. Под ред. С. В. Зонна. 1974, М., «Наука», 247 с.

Монография посвящена проблемам буроземообразования, псевдоподзоливания и сравнительному анализу этих процессов и оподзоливания. Решение этих теоретических вопросов почвоведения чрезвычайно актуально. С конца 50-х — начала 60-х годов в советском почвоведении начался пересмотр генезиса выделенных в ряде регионов страны подзолистых и близких к ним почв. Это связано с накоплением большого количества материалов, в том числе и теоретических, нередко имеющих противоречивый характер.

В монографии дается подробный обзор взглядов на генезис, диагностику и эволюцию лесных почв в Советском Союзе и в зарубежной Европе. Отмечается, что в русском и советском почвоведении на протяжении многих десятилетий господствовало представление о широком распространении под лесной растительностью подзолистых почв. «Факторная концепция» в почвоведении исключала генетико-эволюционный подход к изучению развития и распределения почв. Это и явилось основной причиной возникновения разногласий среди почвоведов по вопросам буроземообразования, псевдоподзоливания и оподзоливания.

В начале нынешнего столетия в Западной Европе среди подзолистых почв Е. Раманн выделил бурые лесные, генетическое обоснование которых в советском почвоведении впервые дал Л. И. Прасолов. Благодаря трудам В. Кубнева, Ф. Дюшафур и др. было признано самостоятельное существование псевдоподзолистых почв. В нашей стране общие представления о процессах лессивирования и псевдооглеения высказывали Н. М. Сибирцев и К. Д. Глинка. С 50-х годов И. П. Гегасимов, С. В. Зонн, В. М. Фридланд начали активные исследования процессов лессивирования и псевдоподзоливания почв на европейской территории. С 60-х годов вопросы географии и генезиса почв исследуются С. В. Зонном и в восточных регионах страны.

Рассматривая генетические свойства бурых лесных почв при повышенном увлажнении, С. В. Зонн пришел к выводу, что в их эволюционном развитии лессивирование и оподзоливание являются элементарными процессами. В монографии это убедительно обосновано. Уделяя серьезное внимание макро- и микроморфологическим описаниям лессивированных и псевдоподзолистых почв, С. В. Зонн и Л. К. Целищева дают их детальную диагностику. При этом достаточно четко выявляются процессы миграции и перераспределения вещества.

На основе важного показателя генезиса почв — дифференциации минеральной части, главным образом окислов кремния, железа и алюминия, С. В. Зонн и Л. К. Целищева характеризуют основные процессы буроземообразования, псевдоподзоливания, подчеркивая отличия последнего от подзолообразования. В первом разделе монографии изложены некоторые представления о формировании почв в процессе подзолообразования, при этом дается критический анализ многочисленных работ, посвященных этому процессу. По мнению С. В. Зонна, правильная диагностика и классификация подзо-

листых почв возможны только при эволюционном подходе. В пользу такого подхода к решению вопросов почвообразования свидетельствует глубокий анализ его характерных сторон на примере генетико-эволюционного ряда почв: бурые лесные — бурые лессивированные — буро-псевдоподзолистые — бурые контактно-оглеенные. Сравнительный анализ экспериментальных материалов по генезису этих почв позволил установить критерии и выяснить механизм процессов их формирования.

Значительная часть книги посвящена изложению региональных особенностей буроземообразования и псевдоподзоливания в европейской части СССР. С. В. Зонну принадлежит большая заслуга в объединении этих несколько разрозненных работ.

Монография нацеливает на дальнейшее углубленное изучение почв, которое должно проводиться не только на европейской территории, но и в других регионах страны. Обсуждаемые вопросы имеют непосредственное отношение к географии и генезису почв Сибири и Дальнего Востока, где в настоящее время ведутся интенсивные исследования. Монография может служить теоретическим и практическим руководством к анализу и обобщению как уже имеющихся сведений о почвах, так и к проведению дальнейших почвенных исследований во вновь осваиваемых регионах страны.

Б. И. Кочуров, Е. Г. Нечаева, В. А. Снытко

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-корр. М. Ф. Жуков

Заместитель главного редактора д-р физ.-мат. наук В. Г. Дулов

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-корр. Н. А. Терсков

Д-р биол. наук В. Ф. Альтергот, д-р биол. наук А. С. Исаев, акад. Д. К. Беляев, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук Н. Ю. Коропачинский (ответственный секретарь), чл.-корр. Ф. Э. Реймерс, д-р биол. наук Р. И. Салганик, д-р биол. наук В. В. Хвостова (зам. ответственного редактора), канд. биол. наук Б. С. Юдин

Адрес редакции: 630099, Новосибирск, 99, ул. Советская, 18, комн. 331, тел. 22-00-44

Редактор Т. Б. Мелкозерова
Художественный редактор Э. С. Филонычева
Технический редактор А. В. Семкова
Корректоры Н. Г. Примогенова, А. М. Картавин

Сдано в набор 16 января 1976 г. Подписано к печати 13 апреля 1976 г. МН 01534. Формат 70×108^{1/16}. Бумага типографская № 2. 10 печ. л., 14 усл.-печ. л., 14 уч.-изд. л. Тираж 1520 экз. Заказ № 22. Цена 70 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18, 4-я типография издательства «Наука», 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

журнала «Известия СО АН СССР,
серия биологических наук»

Журнал публикует оригинальные сообщения по следующим разделам биологии: ботаника, зоология, микробиология и вирусология, цитология и генетика, биохимия, физиология, почвоведение; кроме того, публикуются рецензии на монографии, информация о проходящих в Сибирском отделении АН СССР симпозиумах и конференциях по проблемам биологии, хроника о деятельности Объединенного Ученого Совета по биологическим наукам. Материалы, имеющие характер принципиальной новизны, могут быть срочно опубликованы в разделе «Краткие сообщения».

Представляемые в журнал статьи должны в сжатой форме давать полное представление о полученных автором результатах работы и содержать данные, характеризующие достоверность и воспроизводимость излагаемых фактов.

Статьи по вопросам систематики растений и животных, посвященные новым таксонам и другим вопросам, должны быть оформлены с учетом правил, принятых в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» и «Международном кодексе по систематике животных».

Рукопись должна иметь направление от учреждения, в котором выполнялась работа. К тексту статьи, прилагается краткая аннотация на английском языке, размером не более полстраницы машинописного текста и реферат. Необходимо привести транскрипцию фамилии автора на английском языке.

В статье должен соблюдаться следующий порядок изложения: введение методика, результаты исследования, обсуждение их, выводы, список литературы, резюме на английском языке. Английское резюме, список литературы и подписи к рисункам даются на отдельных листах.

Рукописи статей, включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, не должны превышать 12 машинописных страниц, кратких сообщений и отчетов о конференциях — 5 страниц, рецензий на книги — 3 страницы. На обороте рисунков следует обозначить карандашом фамилии авторов и название статьи. В подписях к рисункам должны быть приведены: название каждого рисунка, объяснение значений всех кривых, букв, цифр и прочих условных обозначений. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки. Как рукопись статьи, так и все рисунки и фотографии представляются в двух экземплярах. Фотографии должны быть четкими и напечатанными на белой глянцевой бумаге.

Список литературы включает лишь упомянутых в тексте авторов. При ссылке в тексте на авторов в прямых скобках указывается номер работы по порядку цитирования. В этом же порядке ссылки на статьи располагаются в списке литературы. Список составляется по следующей схеме: автор (фамилия, инициалы), год, название, статьи, название журнала, том (арабская цифра, подчеркнута), страницы (от — до). Для книг указывается город, издательство.

В конце статьи необходимо указать полностью имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адреса и телефоны. Рукописи следует отправлять по адресу: Новосибирск, 99, Советская, 18 к. 331.

**СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»**

готовит к выпуску следующие книги:

- Пятицкая Л. И. Горошек душистый.
Пленник Р. Я. Морфологическая эволюция бобовых юго-восточного Алтая.
Гусева В. Н. Новые силосные растения для Западной Сибири.
Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Валуцкая А. Г. Зонтичные Южной Сибири.
Хавкин Э. Е. Формирование метаболических систем в растущих клетках растений.
Гамбург К. З. Биохимия ауксина и его действие на клетки растений.
Биология кормовых растений в зоне вечной мерзлоты.
Климатические ресурсы Байкала и его бассейна.
Новое о фауне Байкала, ч. II.
Флора Путораны.
Ландшафтный метод лесного дешифрирования аэроснимков.
Давыдова М. С. Гамазовые клещи семейства Parasitidae фауны Западной Сибири.
Данилов О. Н. Хищные птицы и совы Барабы и Северной Кулунды.
Фауна гельминтов и членистоногих Сибири.
Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока.
Равкин Ю. С., Лукьянова И. В. География населения позвоночных животных южной тайги Западной Сибири.
Дзизинский А. А., Гамазков О. А. Кинины в физиологии и патологии сердечно-сосудистой системы.
Антипчук Ю. П., Соболева А. Д. Эволюция респираторных систем.

Книги высылаются наложенным платежом. Заказы направляйте по адресу: 630090, Новосибирск, 90, Морской проспект, 22. Магазин «Наука».