

11-164/2
Земля

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 1

1978

№ 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

11/164/2

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1967 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 номера в год	№ 5 (290) вып. 1	Апрель 1978
--	--	---------------------	----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Ш. Д. Хисматуллин. Горные бурые лесные почвы Западного Саяна	3
Б. И. Кочуров. Содержание и состав гумусовых веществ бурых лесных и буро-псевдоподзо- листых почв предгорий Западного Саяна	10
И. Л. Клевенская. Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами. Сооб- щение 5. Влияние на азотфиксацию концентрации солей в среде связанного азота	16
Н. М. Мозжерин. Влияние органических добавок на процесс биологической фиксации азота в почве и продуцирование физиологически активных веществ	23
В. Г. Кулебакин. О расходе O ₂ при бактериальном выщелачивании сверхтонких фракций сфалеритов	26
Т. И. Письман, Т. В. Елкина, М. И. Теремова, Н. С. Печуркин. Особенности непрерывной продуктообразующей культуры <i>Brevibacterium 22 L.</i>	32
А. М. Кузнецов, Э. К. Родичева, Л. П. Рожаева. Полусинтетическая среда для светящихся бактерий рода <i>Photobacterium</i>	37
Т. К. Кальвиш, Н. В. Кривцова. Взаимодействие мускардиновых грибов и <i>Bacillus thuringi- sis var. galleriae</i>	40
В. В. Гулий, С. Ю. Рыбина, Э. Н. Абдуллаев. Микроспоридиозы яблонной плодовой гнили в восточных районах СССР	47
Н. А. Аннстратова, Г. М. Терешкова, Н. С. Ерошин. Спектрофотометрическое изучение изме- нений после замораживания — оттаивания микроводорослей	50
А. И. Машанов, В. Ф. Кобзарь, А. И. Чуликов, Л. К. Туранова. Энтомоцидная активность бактериального препарата нисетина в борьбе с сибирским шелкопрядом в темно- хвойных лесах Восточной Сибири	55
В. Л. Кошарова. Семенные флоры голоценовых торфяников таежной зоны Приенисейской Сибири	58
Э. Х. Гинзбург, Е. Я. Мирошинченко. Изменчивость морфологических характеристик <i>Pop pratensis L.</i> Сообщение 2. Анализ причин корреляционных связей признаков ген- еративного побего	64
П. И. Степочкин, А. И. Щапова. Обнаружение хромосом ржи в кариотипе мягкой пшеницы Мионовская 10 методом дифференциальной окраски	71
В. Е. Киселев, Е. Г. Пеккер. Азотсодержащие вещества некоторых представителей рода копеечник	75
М. В. Азарова. Влияние фунгицида ТМТД на огурец в зависимости от температурных усло- вий роста	83
Д. В. Терновский, Ю. Г. Терновская. Потенциальная репродуктивная способность у кунице- образных	88
В. Н. Тихонов, Р. С. Митичавили. Иммуногенетическая дифференциация линий свиней при племенной работе	91
Д. В. Ключков. Влияние фотопериодических условий на гонадотропную функцию гипофиза свиней в репродуктивном цикле	106
Н. А. Виолович. Новые палеарктические виды рода <i>Chrysosyrphus</i> Sedman, 1965 (<i>Diptera</i> , <i>Syrphidae</i>)	111
Б. Ф. Бельшев, А. Ю. Харитонов. О широтных и долготных дизъюнкциях ареалов евразийских стрекоз (<i>Qdonata Insecta</i>) и их происхождении	114
Л. П. Кухарчук, В. В. Гулий. Микроструктура хориона яиц комаров рода <i>Aedes</i> Mg. (<i>Dip- tera Culicidae</i>)	118
Б. Я. Рябко, Б. И. Кудрин, Н. И. Завалишин, А. И. Кудрин. Модель формирования стати- стической структуры биоценозов	121
М. Л. Кобец. Химический состав слизистого вещества кожи некоторых видов рыб	127
Т. И. Меркулова, Т. Ж. Морозова. Рецепция эстрадиола и индукция ферментов в эстроген- зависимых и эстрогеннезависимых опухолях молочных желез крыс	133
Л. В. Девойно, О. Ф. Еремина, Г. В. Идова. IgM- и IgG-антитела и розеткообразование при разрушении ядер и шва среднего мозга	136

CONTENTS

Sh. D. Khismatullin. Mountain brown forest soils of Western Sayan	3
B. I. Kochurov.	10
I. L. Klevenskaya. Biological and ecological aspects of atmospheric nitrogen fixation by freely living microorganisms. Communication 5. Process of nitrogen fixation at influenced by concentration of fixed nitrogen in medium	16
N. M. Moszherin. Influence of organic suppliments on the process of biological fixation of nitrogen in soil and the producing of physiologically active substances	23
V. G. Kulebakin. Bacterial oxygen consumption at leaching of ZnS superthin fractions	26
T. I. Pis'man, T. V. Elkina, M. T. Teremova, N. S. Pechurkin. Peculiarities of continuous product-forming culture	32
A. M. Kusnetsov, A. K. Rodicheva, L. P. Rozhaeva. Semisynthetic media for luminous bacteria photobacterium species	37
T. K. Kalvish, N. V. Krivtsova. Interaction of muscardine fungi and <i>Bacillus thuringiensis</i> var. galleriae in vitro and in vivo	40
V. V. Gulij, S. Y. Ribina, A. H. Abdullaev. Microsporidian parasites of <i>Carpocapsa pomonella</i> L. in the USSR east regions	47
N. A. Anisratova, G. M. Tereshkova, N. S. Eroshin. The spectrophotometrical investigation of microalgae changes following freezing-thawing processes	50
A. I. Mashanov, V. F. Kobzar, A. I. Tchulikov, L. K. Turanova. The entomocidal activity of the bacterial preparation insectin against siberian silkworm	55
W. I. Koshkarova. Seed flora of holocene peatbogs in taiga zone of Nearenisey Sibiria	58
E. H. Ginzburg, H. Ju. Miroschnichenko. Variability of Morphobiological Characteristics of <i>Poa Pratensis</i>	64
P. I. Stepochkin, A. I. Shchapova. Identification of rye chromosomes in the karyotype of common wheat Mironovskaya 10 by the method of differential staining	71
W. E. Kyselew, E. G. Pekker. Nitrogen compounds of some representatives of genus <i>Hedysarum</i> L.	75
M. V. Azarova. The influence of fungicide TMTD on Cucumber <i>Cucumis sativus</i> L. depending on growth temperature conditions	83
D. V. Ternovsky, Ju. G. Ternovskaya. Potential Reproductive ability in mustelidae	88
V. N. Tikhonov, R. S. Mitchiashvili. Immunogenetic differentiation of strains of swine in breeding	91
D. V. Klotchkov. The influence of photoperiodic conditions upon gonadotropic functions of the pig pituitary in the reproductive cycle	106
N. A. Violovich. A new palaearctic species of the genus <i>chrysosyrphus</i> sedman, 1965 (Diptera. Syrphidae). 34 — TH contribution	111
B. F. Belyshev, A. Yu. Haritonov. On Latitude and Longitude Disjunctions in the Eurasian Dragonflies (Odonata, Insecta) and Their Origin	117
L. P. Kukharchuk, V. V. Gully. Chorion microstructure of eggs of mosquitoes from the genus <i>Aedes</i> Mg. (Diptera, Culicidae)	118
B. Ya. Ryabko, B. I. Kudrin, N. N. Zavallishin, A. I. Kudrin. A model of Forming of the statistical structure of ecosystems	121
M. L. Kobets. Studis on the chemical composition of the external mucous substance of some river fishes	127
T. I. Merkulova, T. M. Morozova. Studies on oestradiol reception and enzyme induction in oestrogen — dependent and non — dependent tumours of rat mammary glands	133
L. Devoino, O. Eremina, G. Idova. IgM- and IgG-antibodies and rosette formation in the destruction of nucleous raphe of the mid — brain	136

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 5, вып. 1

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1978

УДК 631.445.3(235.223)

Ш. Д. ХИСМАТУЛЛИН

ГОРНЫЕ БУРЫЕ ЛЕСНЫЕ ПОЧВЫ ЗАПАДНОГО САЯНА

О ГЕОГРАФИИ «БУРОЗЕМНЫХ» ПОЧВ

В начале нынешнего столетия представления о сущности буроземного процесса и условиях, благоприятствующих внутрипочвенному оглиниванию минералов, казались уже окончательно оформившимися. Бурые лесные почвы выделялись преимущественно под широколиственными лесами в умеренно-теплых и достаточно влажных горных районах Европы. Однако позднее исследователи начали выделять такие почвы в районах с различными биоклиматическими условиями: в Приморье и Белоруссии, на Сахалине и Урале, в горах Средней Азии и в Прибалтике. В последние десятилетия к буроземам стали относить и некоторые лесные почвы Алтае-Саянской горной области [1—5]. Представления о сущности буроземообразования начали терять свою былую определенность.

На основе анализа литературы о бурых лесных почвах Советского Союза С. В. Зонн [1] пришел к заключению, что к этому типу нередко причисляются все лесные почвы (с относительным гумусонакоплением и формированием иллювиального горизонта метаморфической или лессивированной природы), не имеющие резко выраженных признаков, свойственных подзолистым почвам. Признание широкого географического развития буроземообразования, по мнению С. В. Зонна, вполне правомерно. Однако при этом возникают некоторые противоречия между утвердившимися представлениями о ведущей роли биоклиматического фактора в буроземообразовании и широким распространением бурых лесных почв. Для устранения этого противоречия, как считает С. В. Зонн, целесообразно дифференцировать такие почвы не только по проявлению в них внутрипочвенного оглинивания (основного процесса), но и по сочетанию процессов сопутствующих (выщелачиванию, псевдоподзоливанню, поверхностному оглеению и т. д.), определяющих особенности почв в разных биоклиматических условиях. В соответствии с различиями С. В. Зонн предлагает разделить буроземные почвы на ряд географо-генетических групп.

1. Бурые лесные почвы областей с умеренно теплым климатом (Кавказ, Крым, Карпаты), имеющие наиболее типичное выражение буроземного процесса. Налагающиеся процессы — выщелачивание (лессивирование).

2. Бурые и буро-желтые лесные почвы областей с ярко выраженным переувлажнением в течение 1,5—3,0 мес (преимущественно летом) на фоне континентально-муссонного умеренно теплого и теплого термических режимов (Прикарпатье, Закарпатье, Западная Грузия, Дальний Восток). Климатические условия благоприятствуют наложению процессов псевдоподзоливания. На Дальнем Востоке консервация органических веществ в зимний период способствует гумусонакопленню.

3. Бурые лесные почвы умеренно теплых и влажных атлантических областей Северо-Запада, где буроземообразование имеет литогенную природу (на породах, богатых алюмосиликатами и карбонатных). Они эволюционируют через палевые псевдоподзолистые в зональные дерново-подзолистые.

4. Желтоземно-бурые почвы субтропической части Черноморского побережья и гор Западной Грузии.

Среднесибирские и среднеазиатские бурые лесные почвы еще остаются генетически неясными. С. В. Зонн высказывает предположение, что среднесибирские варианты, обладая многими самобытными чертами, образуют особую группу, а среднеазиатские близки к первой группе.

Р. В. Ковалев и С. С. Трофимов [4] считают, что горные бурые лесные почвы Алтае-Саянской провинции тождественны своим аналогам из районов классического буроземообразования. Климатические инверсии и литологическая пестрота обуславливают многообразие взаимопереходов и сочетаний процессов (лессивирование, оподзоливание), осложняющих буроземообразование. Бурые лесные и сопутствующие им псевдоподзолистые («отбеленные») почвы составляют парагенетический ряд, развитие которого в континентальных условиях приурочено к азональным теплым и влажным климатам [4, с. 60]. Бурые лесные почвы Алтае-Саянской провинции относительно молоды и их эволюция направлена в сторону наложения процессов лессивирования и оподзоливания.

ГОРНЫЕ БУРЫЕ ЛЕСНЫЕ ПОЧВЫ ЗАПАДНОГО САЯНА

Бурые лесные почвы Западного Саяна исследовались К. Г. Зуевой [2] и М. П. Смирновым [6, 7]. По мнению М. П. Смирнова, эти почвы являются зональной биоклиматической нормой циклонической провинции Западного Саяна и их целесообразно отнести к особому географо-генетическому ряду почвообразования (его северной холодной внутриконтинентальной ветви), отличному от бурых лесных почв влажных океанических провинций. Формирование этих почв на Западном Саяне сопряжено с условиями горно-черневого и горно-таежного подпооясов темнохвойного (кедрово-пихтового) пояса. В составе характеризуемых почв различаются два подтипа: оподзоленные и неоподзоленные (ненасыщенные).

На Западном Саяне бурые лесные почвы формируются на склонах различных экспозиций. Благодаря большой порозности лесной подстилки и перегнойно-аккумулятивного горизонта здесь не наблюдается поверхностного стока атмосферных вод даже во время интенсивных ливней, а следовательно, и не происходит сколько-нибудь заметного делювиального сноса почвенного мелкозема. Внутрипочвенный же сток, напротив, может быть существенным. После интенсивных ливней со стенок почвенных разрезов сочится вода. Сильно переувлажненный маломощный почвенный субстрат при значительных уклонах рельефа медленно сползает по горным склонам. Этим осуществляется введение в почвообразование менее преобразованных выветриванием минералов.

В результате сильной защемленности субстрата, глубокого залегания почвенно-грунтовых вод и наличия значительных уклонов почвы в горных условиях, как правило, не подвергаются длительному избыточному переувлажнению. Поэтому предпосылки для заметного проявления восстановительных процессов важнейших условий для развития подзолообразования — оказываются здесь крайне ограниченными. Литология почвообразующих пород (богатство или бедность их

основаниями) в буроземообразовании не играет существенной роли и сказывается лишь на скорости этого процесса. На Западном Саяне бурые лесные почвы формируются на элювио-делювии пород различного состава — хлоритовых и серицит-хлоритовых сланцев, базальтов, гранитов и т. д.

В данном сообщении излагаются результаты исследований бурых лесных почв северной краевой части хр. Борус (южнее поселений Субботино, Ленский, Белозеровка). Здесь распространены сильно нарушенные бессистемными рубками светлохвойные (преимущественно, сосновые), мелколиственные (с осинкой и березой) и смешанные разнотравные, крупнотравные и крупнотравно-папоротниковые леса.

Морфология бурых лесных почв. Бурый лесным почвам Западного Саяна, так же, как и их аналогам в районах классического буроземообразования, свойствен слабодифференцированный на генетические горизонты профиль. Лесная подстилка (3—5 см) состоит из опада хвон, листьев, иногда с примесью травяной ветоши. Мощность перегнойно-аккумулятивного горизонта в среднем около 10 см, с колебаниями от 7—8 до 15 см. Окраска его темно-серая, структура близка к комковато-зернистой, горизонт переплетен корнями. Переход может быть и резким, и постепенным. В последнем случае возможно выделить переходный горизонт (AB) мощностью 10—15 см. Вся нижележащая толща (включая горизонты B, BC и даже C) обычно однородного или светло-бурого цвета. Светло-бурая окраска этих горизонтов чаще наблюдается у почв, формирующихся на продуктах выветривания гранитов и других кислых пород. Бурые и коричнево-бурые тона характерны для почв, богатых основаниями и полуторными окислами (диабазов, хлоритовых, хлорит-серицитовых сланцев). Общая мощность профиля бурых лесных почв около 0,5—1,0 м. Характерна сильная щебнистость (от единичной в гумусовом горизонте до 50—60% на глубине 30—40 см и 70—80% и более в горизонте BC). Переход к коренной породе постепенный. Книзу, по мере нарастания степени защемленности, увеличиваются и размеры обломков породы. Иногда литология щебня в профиле почвы и состав коренных пород не идентичны. В таких случаях можно говорить о возможности перемещения покровных отложений с включениями щебня по склонам.

Для иллюстрации морфологии бурых лесных почв приведем описание разреза 48, заложенного на гребне невысокого хребта (абс. высота 700 м) около 2 км юго-западнее пос. Ленский. Лес березово-сосновый с примесью лиственницы и осины. В подросте — кедр, береза, осина. Травостой хорошо развитый орляково-костяниково-разнотравный (ирис, вейник, обтузата, подмаренник, коротконожка, костяника, атрагена, бор).

A₀. 0—7 см. Опад хвон, листьев, травяная ветошь.

A. 0—8 см. Серый тяжелый суглинок, порошистый, рыхлый, пронизан корнями. Переход ясный.

AB. 8—20 см. Светло-бурый с сероватым оттенком, слабогумусированный тяжелый суглинок, нечетко плоскозернистый, рыхлый. Переход ясный.

BC. 20—50 см. Белесовато-светло-бурый тяжелый суглинок, непечно ореховатый, сильнощебнистый (около 60%). Переход постепенный.

CD. 50—150 см. Светло-бурая коренная порода, сильновыветрелая, гранит, при легком ударе распадается на вертикально ориентированные плоские отдельности. В верхней части горизонта небольшая примесь мелкозема.

Почва горная бурая лесная ненасыщенная тяжелосуглинистая на элювии гранитов.

Физико-химические свойства. Исследования бурых лесных почв (табл. 1) показали, что потери при прокаливании в лесных подстилках составляют около 75—80%, в перегнойно-аккумулятивных горизонтах — 20—25%, а в нижележащих слоях резко снижа-

Таблица 1

Физико-химические свойства бурых лесных почв

Почва	Горизонт	Глубина, см	Потеря при прокаливании, %	Гигроскопическая влага, %	Гумус, %	рН суспензии		Обменные основания, мг-экв				Обменная кислотность		Гидролитическая кислотность, мг-экв	Насыщенность, %	Железо подвижное, мг/100 г почвы	Фракции, %		
						H ₂ O	KCl	Ca	Mg	Св	Мг	+	+				+	+	<0,001
Бурая лесная горная, ненасыщенная тяжелосуглинистая, на элювио-делювио гранитов (р. 35)	A ₀	0-2	82,4	8,1	—	5,7	5,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	A	0-5	16,9	2,5	9,3	5,1	4,6	—	—	—	—	—	—	—	—	350	—	—	—
	AB	15-25	5,6	1,2	2,1	5,5	4,2	—	—	—	—	—	—	—	—	690	—	—	—
	B	35-45	3,9	0,9	0,7	5,4	4,1	—	—	—	—	—	—	—	—	560	—	—	—
	BC	65-75	3,9	0,9	—	5,7	4,7	—	—	—	—	—	—	—	—	360	—	—	—
Бурая лесная горная, ненасыщенная тяжелосуглинистая, на делювио гранитов, подстилаемых глиной (р. 38)	A ₀	0-3	76,5	9,2	—	6,1	5,9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	A	0-5	21,2	4,0	12,7	5,4	4,9	—	—	—	—	—	—	—	—	640	—	—	—
	AB	10-20	6,9	1,4	2,5	5,5	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	920	—	—	—
	B ₁	50-55	2,6	1,1	0,3	4,6	4,2	—	—	—	—	—	—	—	—	690	—	—	—
	BC	65-75	5,2	2,3	—	4,4	4,2	—	—	—	—	—	—	—	—	990	—	—	—
Бурая лесная горная, ненасыщенная тяжелосуглинистая, на элювио гранитов (р. 48)	A ₀	0-1	85,4	7,3	—	6,2	5,4	—	—	—	—	—	—	—	—	He опр.	—	—	—
	A	0-5	23,4	4,8	18,1	5,8	5,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	AB	10-15	6,2	2,8	1,9	4,5	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	B	40-50	4,2	0,9	0,3	4,9	4,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ются до 4—5%. Содержание гумусовых (перегнойных) веществ в горизонте A в среднем около 10—15% (с колебаниями от 7—8 до 20% и более). С переходом в горизонт B количество их резко снижается до 2—4%. Перегнойные вещества в горизонте A в значительной мере представлены не полностью гумифицированными соединениями.

Для этих почв характерны низкие значения активной кислотности (от pH H₂O около 6,0 в горизонте A до 4,5—5,0 в горизонтах B и BC). В составе ионов, обуславливающих обменную кислотность, доминирует Al⁺⁺⁺, содержание которого в 10—20 раз превышает количество обменного H⁺. Наиболее высокие значения гидролитической кислотности отмечаются в горизонте A (15—20 мг·экв). В нижележащей толще этот показатель резко уменьшается до 5—10 мг·экв.

Содержание обменных Ca⁺⁺ и Mg⁺⁺ в перегнойно-аккумулятивном горизонте около 20 (с колебаниями от 10 до 30 и более) мг·экв. С переходом в горизонт B сумма их резко снижается (до 5 мг·экв и менее), а в переходном к почвообразующей породе слое содержание обменных оснований несколько увеличивается.

Для описываемых почв характерна слабая насыщенность основаниями (от 60—70% в перегнойно-аккумулятивном горизонте до 30—40% в нижележащих слоях), довольно высокая кислотность. Слабая насыщенность основаниями, отсутствие признаков оподзоленности позволяют отнести эти почвы к подтипу бурых лесных ненасыщенных.

По сравнению с другими типами почв этого региона бурые лесные почвы отличаются значительно более высоким содержанием подвижного железа. Так, в перегнойно-аккумулятивном горизонте бурых лесных почв вытяжкой по Тамму извлекается подвижного железа в среднем около 500 мг на 100 г почвы, а в горизонте B — до 700—1000 мг. В нижележащих слоях количество подвижного железа уменьшается. По величине этого показателя характеризуемые бурые лесные почвы также существенно не отличаются от классических буроземов.

Фракционно-групповой состав гумуса. Бурым лесным почвам Западного Саяна, как и их классическим аналогам, свойствен фульватный состав гумусовых веществ (табл. 2). Так, в перегнойно-аккумулятивном горизонте отношение ГК: ФК около 0,5—0,7, а в нижележащих горизонтах 0,3—0,4 и менее.

В составе гуминовых кислот доминирует фракция I (связанная с R₂O₃), или, как ее еще принято называть, «бурая» фракция. По В. В. Пономаревой [8], некоторые свойства этих кислот (устойчивость к осаждающему влиянию Са, повышенная способность к комплексообразованию с поливалентными металлами) сближают их с фульвокислотами. Поэтому можно считать, что гумусу бурых почв свойствен в значительной мере однокомпонентный (близкий к фульватному) состав.

Профильные изменения разных фракций фульвокислот различны. Содержание агрессивных фульвокислот (фракция I, связанная с R₂O₃) в перегнойно-аккумулятивном горизонте низкое (около 5% общего С). Книзу количество их нарастает, достигая в нижней части горизонта B 20—30%, что свидетельствует об их подвижности. Благодаря дисперсности и большой химической активности гумусовые вещества бурых почв, по мнению В. В. Пономаревой [6], энергично разлагают алюмосиликатные минералы, отщепляя от них R₂O₃ и связываясь с ними в комплексные соединения.

Согласно современным представлениям, гумусовые вещества — это комплекс многоосновных кислот, имеющий в своем составе как сравнительно сильные, так и слабые кислотные группы. В. В. Пономарева [6] высказывает предположение, что полторные окислы, будучи слабыми основаниями, способны реагировать с сильными кислотными группами. Оставшиеся свободными менее диссоциированные кислотные группы

Фракционно-групповой состав гумусовых

Почва	Горизонт	Глубина, см	С, %	N, %	C:N	Гуминовые кислоты		
						I	II	сумма
Буряя лесная горная, ненасыщенная, на элювио-делювии гранитов (р. 35)	A	0-5	5,32	0,50	10,8	10,0	7,0	17,0
	AB	15-25	1,20	0,11	10,9	13,7	Сле-	13,7
	B	35-45	0,40	0,04	10,0	24,0	ды	24,0
Буряя лесная горная, ненасыщенная, на элювио-делювии гранитов (р. 38)	A	0-5	7,34	0,60	12,3	14,3	7,0	18,1
	AB	10-20	1,43	0,13	11,0	11,7	Сле-	17,2
	B	50-55	0,17	0,03	5,8	25,0	ды	25,0
Буряя лесная горная, ненасыщенная, на элювии гранитов (р. 48)	A	0-5	10,12	0,62	16,3	12,7	3,8	16,5
	AB	10-25	1,08	0,08	13,5	12,0	5,5	17,5
	B	40-50	0,16	0,03	5,3	22,5	Сле-	22,5

гумусовых веществ непрочно связывают Са. Поэтому обменный Са⁺⁺ верхних горизонтов бурых лесных почв легко отщепляется и вновь легко присоединяется при поступлении его из разлагающихся растительных остатков. Нижележащие горизонты, сформированные исключительно фульвокислотными комплексами с R₂O₃, совсем не способны удерживать Са. По-видимому, в этих горизонтах Са связан с глинистыми минералами.

Максимум щелочноземельных элементов, извлекаемых сернокислотной вытяжкой (см. табл. 2) приурочен к дерновому горизонту (Са — 0,4—0,7%, Mg — 0,2—0,4%). Книзу количество их резко уменьшается (Са до 0,1—0,3%, Mg до 0,1—0,2%). Из полуторных окислов в вытяжке преобладает Al₂O₃.

Для дополнительной характеристики свойств гумусовых веществ были исследованы оптические плотности гуминовых кислот при разных длинах волн, профильные изменения коэффициентов оптической плотности гумусовых веществ (частное от деления величины оптической плотности при длине волны 434 мкм на концентрацию углерода), осаждаемость гуминовых кислот электролитами.

Определения оптической плотности гуматов при разных длинах волн показали, что бурые лесные почвы Западного Саяна близки к почвам подзолистого типа. Особенно пологие кривые характерны для гуматов, извлекаемых из перегнойно-аккумулятивных горизонтов (0,05 при длине волны 597 мкм, и 0,5—0,7 при 315 мкм). В нижних горизонтах крутизна кривых несколько возрастает (0,10 при 597 мкм и 1,20 при 315 мкм).

Исследования профильных изменений коэффициентов оптической плотности показали, что в перегнойно-аккумулятивном горизонте величина E_c мг/мл гуминовых кислот варьирует в интервале 10—20. Книзу отмечается некоторое увеличение этого коэффициента (до 17—23). Примерно такие же закономерности в профильном изменении оптических плотностей характерны и для серых лесных почв.

Значения E_c мг/мл фульвокислот невелики (около 1,5—2,5) и слабо изменяются по профилю. Абсолютные значения и характер профильного изменения E_c мг/мл раствора гумусовых веществ аналогичны изменениям оптических плотностей гуминовых кислот.

Исследования устойчивости гуматов к коагулирующему действию электролитов показали, что полное осаждение их во всех горизонтах бурых лесных почв происходит при приливании 10 мг · экв СаCl₂ на 1 л гуматов. Следовательно, по характеру данного показателя описываемые почвы занимают промежуточное положение между подзолистыми и серыми лесными.

Таблица 2.

веществ бурых лесных почв

Фульвокислоты				Общая сумма ГК+ФК	ГК/ФК	Растворимые в 0,1 н. H ₂ SO ₄			
I a	I	II	сумма			Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Ca	Mg
2,9	20,6	8,2	31,7	48,7	0,54	0,28	1,18	0,35	0,41
10,5	17,5	12,3	40,3	54,0	0,34	0,26	0,56	0,09	0,06
17,3	Следы	34,0	51,3	73,3	0,47	0,12	0,36	0,06	0,06
3,2	23,5	1,3	28,0	46,1	0,65	0,28	1,00	0,56	0,34
5,5	25,4	1,8	32,7	49,9	0,53	0,80	0,77	0,12	0,20
33,6	Следы	29,4	63,0	88,0	0,40	0,26	0,50	0,08	0,10
2,2	16,8	4,8	23,8	40,3	0,69	0,10	0,16	0,64	0,39
10,8	18,5	3,2	32,5	50,0	0,54	0,14	0,62	0,08	0,12
37,5	Следы	17,0	54,5	77,0	0,41	0,12	0,43	0,13	0,13

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Горные бурые лесные ненасыщенные почвы Западного Саяна, формирующиеся на элювио-делювии гранитов, по морфологии и химизму близки своим аналогам из районов классического буроземообразования.

Горные бурые лесные почвы Западного Саяна имеют следующие свойства: простое строение почвенного профиля (A₀+A+B+C); высокое содержание гумуса в горизонте A (около 10%) и довольно резкое уменьшение его книзу; значительную щебнистость почвенной толщи; несколько более интенсивную окраску горизонтов B почв, формирующихся на гранитоидах, по сравнению с почвами на богатых основаниями породах; кислую реакцию водной (рН 5,0—5,5) и солевой (рН 4,0—4,5) суспензий по всему профилю; высокую гидролитическую кислотность, определяемую в основном обменным алюминием; значительное содержание подвижного железа (500—800 мг на 100 г почвы); высокое содержание глинистой фракции (около 60—70%); стабильность по профилю содержания ила; резко выраженный фульватный состав гумуса (отношение ГК:ФК около 0,5).

Институт географии Сибири
и Дальнего Востока СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
7/VI 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Зони С. В. 1966. О бурых лесных и бурых псевдоподзолистых почвах Советского Союза.— В кн.: Генезис и география почв. М., «Наука», с. 17—42.
2. Зуева К. Г. 1967. Характеристика бурых горно-лесных почв Западного Саяна.— В кн.: Особенности почвообразования в зоне бурых лесных почв. Владивосток, с. 74.
3. Ковалев Р. В. 1966. О горно-лесных бурых почвах Алтая.— Тезисы докл. на III Всес. делегат. съезде почвоведов. Тарту, с. 112.
4. Ковалев Р. В., Трофимов С. С. 1967. Применение теории парагенезиса к познанию природы горных лесных и глубокоподзоленных почв Алтае-Саянской провинции.— В кн.: Особенности почвообразования в зоне бурых лесных почв. Владивосток, с. 58—60.
5. Пономарева В. В. 1962. О роли гумусовых веществ в образовании бурых лесных почв.— Почвоведение, 12, с. 15—30.
6. Смирнов М. П. 1967. Горно-таежные бурые почвы Западного Саяна.— В кн.: Особенности почвообразования в зоне бурых лесных почв. Владивосток, с. 75—76.
7. Смирнов М. П. 1970. Почвы Западного Саяна. М., «Наука», 236 с.
8. Пономарева В. В. 1964. Теория подзолообразовательного процесса. М.—Л., «Наука», 380 с.

MOUNTAIN BROWN FOREST SOILS OF WESTERN SAYAN

Comparison of morphology, basic physico-chemical indices, profile differentiation of mechanic composition and also properties of humus substances of the mountain brown forest soils of Western Sayan with properties of classical brown earth exposes their considerable resemblance.

УДК 631.417.2

Б. И. КОЧУРОВ

СОДЕРЖАНИЕ И СОСТАВ ГУМУСОВЫХ ВЕЩЕСТВ
БУРЫХ ЛЕСНЫХ И БУРО-ПСЕВДОПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ
ПРЕДГОРИЙ ЗАПАДНОГО САЯНА

Органическому веществу бурых лесных почв Западного Саяна посвящено небольшое число работ [1—3]. Органическое вещество бурых лесных и близких к ним почв изучалось и в других горных системах Южной Сибири: на Салаире, в Горной Шории и на Алтае [4—6]. Из этих работ следует, что бурые лесные почвы гор Южной Сибири по содержанию и составу органического вещества близки друг другу и вместе с тем имеют отличительные черты.

Данное сообщение посвящено изучению гумусовых веществ бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв Ленского стационара Института географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР в предгорьях Западного Саяна. Участок стационара имеет абсолютные высоты 600—700 м. Среди коренных пород распространены преимущественно гранодиориты и сланцы.

Климатические особенности стационара определяются его положением на границе Минусинской котловины и гор Западного Саяна. Среднемесячная температура января здесь составляет $-19,3^\circ$, июля $18,4^\circ$. Среднегодовое количество осадков достигает 750 мм, большая часть их приходится на летние и осенние месяцы. Мощность снежного покрова колеблется от 40 до 75 см. Растительность стационара относится к переходному поясу от светлохвойной к темнохвойной тайге. Вырубка сильно изменяет соотношение хвойных и мелколиственных пород. В основном распространены березово-сосновые леса, иногда с кедром, лиственницей, пихтой с орляково-аконитовым разнотравьем. В ложбинах и на других аккумулятивных элементах рельефа наибольшую роль в древостое играет осина.

На вершинах и склонах распространены бурые лесные оподзоленные, бурые лесные лессивированные и буро-псевдоподзолистые почвы [7]. Бурые лесные почвы в зависимости от выраженности процессов оподзоливания и лессивирования могут иметь слабо- и сильно-дифференцированный профиль. Буро-псевдоподзолистые почвы, как правило, характеризуются дифференцированным профилем.

Изменение факторов гумусообразования и гумусонакопления хорошо прослеживается на профиле стационара (полигоне-трансекте), который начинается на узкой вершине гряды широтного пространства и спускается по северному склону (крутизной $12-15^\circ$) в долину р. Бахлахы. На профиле был описан и изучен ряд почвенных профилей.

Разрез 60 заложен на вершинной поверхности гряды. Поверхность неровная. Березово-сосновый лес с лиственницей, единично с осинной и рябиной, орляково-костяничниковый. В подросте карагана, спирея. Почва бурая лесная оподзоленная сильнощелочистая на элювии грано-

Таблица 1

Физико-химические свойства бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв Ленского стационара

Горизонт	Глубина, см	pH водный	Гумус, %	Водно-раствор. гумус, %	Обменный Al по Соколову, мг-экв/100г	Обменные основания, мг-экв/100 г		
						Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	сумма

Разрез 60. Бурая лесная оподзоленная сильнощелочистая

A ₁	3—9	5,1	11,8	0,031	1,0	16,9	11,3	28,2
A ₁ A ₂ f(q)	9—28	4,6	1,51	0,020	0,7	9,3	6,2	15,5
B _t	28—70	4,9	0,31	0,014	1,2	3,4	3,4	6,8
C	70—100	5,4	0,14	0,015	2,8	4,2	2,6	6,8

Разрез 64. Буро-псевдоподзолистая

A ₁	3—13	5,7	13,27	0,056	0,3	16,9	10,1	27,0
A ₂ f(q)	13—38	5,7	1,44	0,020	1,1	9,3	6,2	15,5
B _t	38—58	5,9	0,72	0,022	1,3	16,9	8,5	25,4
BC	58—107	6,1	0,23	0,012	1,3	14,1	12,4	26,5

диоритов. Строение профиля: A₀ 0—3, A₁ 3—9, A₁A₂f(q) 9—28, B_t 28—70, C 70—100.

Разрез 61 — на денудационной поверхности склона. Лиственнично-березово-сосновый лес орляково-аконитово-осочковый с подростом из черемухи, рябины и ивы. В подросте кедр, сосна, лиственница, береза, пихта. Почва бурая лесная оподзоленная щелочистая на элювиоделювии гранодиоритов. Строение профиля: A₀ 0—3, A₁ 3—11, A₁A₂f(q) 11—36; B_t 36—50, BC 60—92, C 92—107.

Разрез 64 — на аккумулятивной поверхности склона. Пихтово-сосново-березовый лес с лиственницей, папоротниково-аконитово-разнотравный. В подросте черемуха, малина. Почва буро-псевдоподзолистая на переотложенной коре выветривания. Строение профиля: A₀ 0—3, A₁ 3—13, A₂f(q) 13—38, B_tf(q) 38—58, BC 58—107.

Разрез 62 — на аккумулятивной поверхности долинного педимента. Березово-сосновый лес с кедром, лиственницей, ивой, пихтой орляково-злаково-разнотравный с подростом из черемухи. Почва бурая лесная оподзоленная на делювиальных щелочистых отложениях. Строение профиля: A₀ 0—2, A₁ 2—11, A₁A₂f(q) 11—31, B_t 31—52, BC 52—90. Физико-химические свойства почв приведены в табл 1.

Отношение C : N в подстилке и в гумусовом горизонте бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв изменяется от 10,3 (разрез 60) до 14,6 (разрез 64), что свидетельствует о преобладании муллевого типа гумуса. С глубиной величина C:N уменьшается до 6—5.

Важнейшим условием образования органического вещества бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв Западного Саяна является распространение хвойных лесов с развитым травянистым покровом из папоротника и высокотравья. Запасы надземной травянистой массы составляют 9—13 ц/га. Для этих лесов характерна высокая скорость биологического круговорота. Значительная скорость разложения растительных остатков связана с большим участием в этом процессе травянистого покрова и благоприятными гидротермическими условиями летнего периода. Зольные элементы, заключенные в опаде, освобождаются через 1—2 года, а образование подстилки как аккумулятора зольных элементов по-прежнему ограничено. Это согласуется с данными

Е. Г. Чагиной [8], полученными в коренных кедровых лесах Западного Саяна на тех же абсолютных высотах. При высокой степени минерализации органического вещества большая часть его разрушается до CO_2 , и лишь незначительная часть продуцирует кислые соединения специфической и неспецифической природы. Высокое содержание золы и обменных оснований способствует усреднению кислот. По-видимому, это одна из причин слабого оподзоливания почв.

Содержание гумуса в верхнем горизонте A_1 почв изменяется от 9 до 13%, достигая максимальной величины в буро-псевдоподзолистой почве. Высокое содержание гумуса в буро-псевдоподзолистых почвах связано с поверхностным переувлажнением [9]. Из литературы [10] известно, что усиление степени увлажнения сопровождается накоплением гумуса в перегнойно-аккумулятивном горизонте. В бурых оподзоленных почвах с промывным водным режимом существуют благоприятные условия не только для гумификации, но и для минерализации. В осветленных горизонтах A_2 и A_1A_2 исследованных почв содержание гумуса составляет всего 1,2—1,5%. Резкое падение гумуса объясняется высокой скоростью минерализации растительных остатков и гумуса. Дальнейшее уменьшение содержания гумуса в профиле почв идет постепенно.

Содержание водно-растворимого гумуса (по Кубелю-Тиманну) для всех исследованных почв (см. табл. 1) невысокое и составляет 0,056—0,036% в верхнем горизонте A_1 (0,42—0,21% от общего гумуса). С глубиной содержание водно-растворимого гумуса уменьшается, и только в буро-псевдоподзолистой почве наблюдается некоторое увеличение содержания водно-растворимого гумуса в иллювиальном горизонте. Передвигаясь с током почвенного раствора и взаимодействуя с минеральной частью почвы, часть водно-растворимых органических веществ закрепляется в верхних горизонтах, а другая часть передвигается в нижележащие горизонты. По мере развития избыточного увлажнения почв гумус приобретает большую подвижность.

Определение состава гумуса почв проведено по ускоренному методу Кононовой — Бельчиковой [11]. Аналитические данные показывают (табл. 2), что в гумусе верхних горизонтов бурых лесных оподзоленных и буро-псевдоподзолистых почв верхних горизонтов группы гуминовых кислот преобладают над фульвокислотами. Относительное содержание углерода гуминовых кислот бурых лесных оподзоленных почв в горизонте A_1 составляет 17,38—26,46% от общего содержания углерода. Буря лесная оподзоленная сильнощелочная почва на вершинной поверхности содержит меньше гуминовых кислот (17,38%), чем бурые лесные почвы на денудационной и аккумулятивной части склона, где содержание гуминовых кислот составляет 24,60 и 26,46% соответственно. Наблюдаемые отличия в составе гумуса можно, по-видимому, объяснить менее длительным формированием почв вершинной поверхности по сравнению с почвами склона.

Благодаря высокому содержанию гуминовых кислот в бурой лесной оподзоленной почве в нижней части склона отмечается самое высокое отношение $C_{\text{гк}}:C_{\text{фк}}$, равное 1,6.

На долю углерода фульвокислот в гумусовом горизонте бурых лесных оподзоленных почв приходится 14,92—15,44% от общего содержания углерода. Содержание гуминовых кислот с глубиной по почвенному профилю уменьшается, возрастает удельный вес фульвокислот. В осветленных горизонтах A_1A_2 и A_2 гумус представлен в основном соединениями типа фульвокислот, имеющих высокую подвижность. Отношение углерода гуминовых кислот к углероду фульвокислот колеблется от 0,5 до 0,9.

Большая часть гуминовых кислот бурых лесных почв приходится на долю первой фракции, т. е. бурых гуминовых кислот, связанных с

Таблица 2

Состав гумуса бурых лесных оподзоленных и буро-псевдоподзолистых почв (в числителе % к весу почвы, в знаменателе % к общему органическому углероду)

Номер разреза	Горизонт	Глубина, см	$C_{\text{орг}}$ в исходной почве	$C_{\text{орг}}$, извлекаемый смесью $\text{Na}_2\text{P}_2\text{O}_7 + \text{NaOH}$	$C_{\text{гуминов. кислот}}$	$C_{\text{фульвокислот}}$	$\frac{C_{\text{г}}}{C_{\text{ф}}}$	Из общего количества гуминовых кислот		$C_{\text{остатка почвы}}$
								свободные и связанные с R_2O_3	связанные с Са	
60	A_1	3—9	6,50	$\frac{2,10}{33,30}$	$\frac{1,13}{17,38}$	$\frac{0,97}{15,92}$	1,09	$\frac{0,84}{12,92}$	$\frac{0,32}{4,46}$	4,40
	$A_1A_2f(q)$	9—28	0,88	$\frac{0,37}{52,00}$	$\frac{0,17}{19,30}$	$\frac{0,20}{22,70}$	0,85	$\frac{0,14}{15,88}$	$\frac{0,03}{3,42}$	0,51 48,00
61	A_1	3—11	5,78	$\frac{2,29}{39,62}$	$\frac{1,42}{24,60}$	$\frac{0,87}{15,02}$	1,63	$\frac{1,05}{18,90}$	$\frac{0,37}{5,70}$	3,49 60,38
	$A_1A_2f(q)$	11—36	0,69	$\frac{0,36}{52,17}$	$\frac{0,13}{18,84}$	$\frac{0,23}{33,33}$	0,59	$\frac{0,12}{17,39}$	$\frac{0,01}{1,45}$	0,23 47,83
64	A_1	3—13	7,71	$\frac{2,60}{33,72}$	$\frac{1,50}{19,45}$	$\frac{1,00}{14,27}$	1,50	$\frac{0,78}{10,11}$	$\frac{0,72}{9,32}$	5,11 66,28
	$A_2f(q)$	13—38	0,84	$\frac{0,36}{41,67}$	$\frac{0,10}{11,90}$	$\frac{0,26}{29,77}$	0,38	$\frac{0,05}{5,95}$	$\frac{0,05}{5,95}$	0,48 58,33
62	A_1	2—11	6,80	$\frac{2,85}{41,90}$	$\frac{1,80}{26,46}$	$\frac{1,10}{15,44}$	1,64	$\frac{1,10}{16,17}$	$\frac{0,70}{10,29}$	3,95 58,10
	$A_1A_2f(q)$	11—31	0,84	$\frac{0,43}{51,19}$	$\frac{0,15}{15,48}$	$\frac{0,28}{35,71}$	0,46	$\frac{0,13}{15,48}$	$\frac{0,02}{2,38}$	0,41 48,81

алюминием и железом. В. В. Пономарева [12] считает, что для бурых лесных почв характерен комплекс бурых и желто-бурых конденсированных гумусовых веществ. Они энергично взаимодействуют с минеральной частью почвы, разлагают силикатные минералы, отщепляя от них полуторные окислы, и образуют комплексные соединения с железом и алюминием. В гумусовом горизонте бурых лесных оподзоленных почв количество гуминовых кислот, связанных с полуторными окислами, составляет 12,92—18,90% от общего содержания углерода. Вниз по почвенному профилю количество их, как правило, увеличивается.

Вторая фракция гуминовых кислот, связанных с кальцием, занимает подчиненное положение. Наибольшее количество гуминовых кислот, содержащих кальций, отмечается в профиле бурой лесной оподзоленной почвы на вершинной поверхности.

Значительную часть органического углерода в бурых лесных оподзоленных почвах составляет нерастворимый остаток. Его содержание в верхних горизонтах почв достигает 67,7%. Незначительное уменьшение нерастворимого остатка отмечается в профиле почв с глубиной.

Для буро-псевдоподзолистой почвы характерно также преобладание гуминовых кислот над фульвокислотами в гумусовом горизонте A_1 (см. табл. 2). Отношение $C_{\text{гк}}:C_{\text{фк}}$ в этом горизонте больше 1. Но уже в осветленном горизонте A_2 буро-псевдоподзолистой почвы фульвокислоты доминируют над гуминовыми кислотами. В составе гуминовых кислот отмечается относительно высокое содержание бурых гуминовых кислот, свободных и связанных с подвижными полуторными окислами. Увеличение количества гуминовых кислот, содержащих алюминий и железо, указывает на то, что миграция их в почвенном профиле идет при активном участии гумусовых веществ. Отмечается довольно высокий процент гуминовых кислот, связанных с кальцием. Это обусловлено в первую очередь возрастанием в буро-псевдоподзолистой почве с глугу-

биной количества обменного кальция. К. Г. Зуева [3] объясняет глубокое проникновение гуминовых кислот бурых лесных почв Западного Саяна и их фракции, связанной с кальцием, большой подвижностью образующихся в почве комплексов органо-минеральных веществ. В осветленном горизонте A_2 содержание данной фракции гуминовых кислот и гуминовых кислот, свободных и связанных с полуторными окислами, одинаковое. Количество негидролизующего остатка в буро-псевдоподзолистой почве высокое, в гумусовом горизонте оно достигает 66,3%. Такое большое количество неизвлекаемого остатка свидетельствует прежде всего о прочном закреплении гумуса почвой.

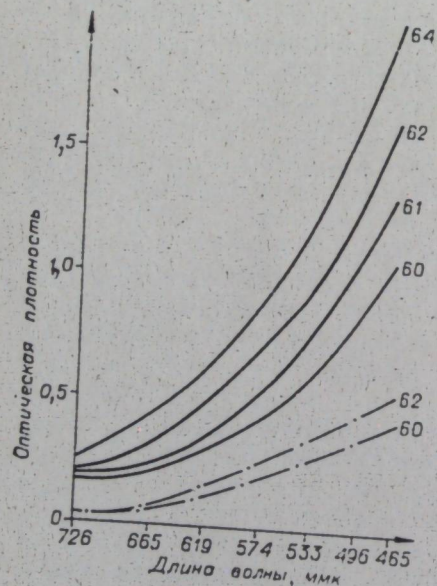
Таким образом, как в бурых лесных оподзоленных, так и в буро-псевдоподзолистых почвах Ленского стационара в Западном Саяне основная часть гумуса в элювиально-аккумулятивном горизонте A_1 представлена гуминовыми кислотами. Этим определяется отношение $C_{гк} : C_{фк} > 1$. Фульвокислоты, содержание которых в гумусовом горизонте небольшое, имеют одинаковую тенденцию к увеличению по почвенному профилю, при этом отношение $C_{гк} : C_{фк}$ становится меньше 1.

Отношение $C_{гк} : C_{фк}$ в буро-подзолистых почвах Приморья в гумусовом горизонте составляет 1,1—1,3 [13], в бурых лесных почвах Среднего Урала — 0,7—0,9 [14], в бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почвах Горного Алтая — 0,7, в таежных бурых почвах Горной Шории — 0,4—0,5 [5]. Исследуемые почвы Западного Саяна по составу гумуса близки к буро-подзолистым почвам Приморья.

Для выявления природы гуминовых кислот в почвах была определена их оптическая плотность (по методу Т. А. Плотниковой и В. В. Пономаревой [15]), которая служит показателем степени конденсированности ароматического ядра кислот. Эта характеристика дает возможность получить представление о физико-химических свойствах кислот [10]

Оптическая плотность растворов гумата натрия в гумусовом горизонте почв плавно возрастает от красной части спектра к синей (см. рисунок). По характеру изменения кривых величин оптической плотности исследуемые бурые лесные оподзоленные почвы близки между собой. Эти почвы отличаются по величине оптической плотности. Она возрастает от почв на вершинной поверхности к почвам аккумулятивной части склона. Таким образом, наименьшим коэффициентом ослабления света характеризуется почва на вершинной поверхности, что свидетельствует об упрощенности структуры молекул гуминовой кислоты этой почвы. Этот вывод согласуется с данными М. М. Кононовой [16], установившей, что «более молодые» в химическом отношении гуминовые кислоты имеют меньшую оптическую плотность, чем «более зрелые» их представители. Для всех бурых лесных оподзоленных почв характерно уменьшение показаний оптической плотности в горизонте A_1A_2 . Возможно, в этот горизонт передвигаются слабоконденсированные формы гуминовых кислот, менее склонные к лептизации и менее устойчивые к действию коагуляторов, чем гуминовые кислоты верхних горизонтов.

Определение оптической плотности гуминовых кислот буро-псевдоподзолистой почвы показало, что по характеру



Оптические плотности гуминовых кислот.
— горизонт A_1 ; - - - горизонт A_1A_2 .
60—64 — номера почвенных разрезов.

изменения кривой оптической плотности эта почва близка к бурым лесным оподзоленным почвам, но отличается от них большим коэффициентом ослабления света. Это можно объяснить увеличением количества колец в ароматическом ядре в связи с ростом конденсированных форм органических кислот, окраска конденсированных соединений при этом становится более темной, соответственно возрастает и степень поглощения.

ВЫВОДЫ

Бурые лесные оподзоленные и буро-псевдоподзолистые почвы предгорий Западного Саяна формируются в благоприятных гидротермических условиях и при высокой скорости биологического круговорота.

Быстрое разложение опада способствует гумусонакоплению в самой верхней части почв (до глубины 10—13 см). В осветленных горизонтах A_1A_2 и A_2 и ниже содержание гумуса резко падает, что свидетельствует о значительной минерализации гумусовых веществ.

В гумусовом горизонте почв гуминовые кислоты доминируют над фульвокислотами, отношение $C_{гк} : C_{фк}$ составляет 1,2—1,6. Ниже по почвенному профилю роль фульвокислот возрастает и отношение $C_{гк} : C_{фк}$ понижается до 0,8—0,3.

Гуминовые кислоты связаны в основном с полуторными окислами и значительно меньше с кальцием. Роль последних возрастает в буро-псевдоподзолистых почвах.

По характеру изменения оптической плотности гуминовых кислот исследуемые почвы близки между собой, но различаются по величине оптической плотности. Причина этого в различной «зрелости» гуминовых кислот. Самые высокие оптические плотности и наиболее сложная структура гумусовых веществ отмечаются у буро-псевдоподзолистых почв.

Институт географии Сибири
и Дальнего Востока СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
5/IV 1976

ЛИТЕРАТУРА

- Вишнякова З. В., Зуева К. Г., Кузнецова Т. С., Чагина Е. Р. 1968. О взаимодействии леса и почвы.— В кн.: Лес и почва. Красноярск, с. 494—602.
- Смирнов М. П. 1970. Почвы Западного Саяна. М., «Наука». 236 с.
- Зуева К. Г. 1973. Бурые горно-лесные почвы на граносенитах (Западный Саян).— Почвоведение, № 1, 43—56.
- Корсунов В. М. 1970. Генетические особенности глубокооподзоленных почв черневой тайги Салаира и некоторые элементы современного почвообразования в них. Автореф. канд. дис. Новосибирск.
- Ковалева С. Р., Корсунов В. М., Таранов С. А. 1974. Лесные почвы горного окаймления юго-востока Западной Сибири (Восточный Алтай, Горная Шория, Салаир). Новосибирск, «Наука». 206 с.
- Трофимов С. С. 1975. Экология почв и почвенные ресурсы Кемеровской области. Новосибирск, «Наука». 300 с.
- Кочуров Б. И. 1975. Условия формирования и свойства бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв предгорий Западного Саяна.— В кн.: Почвы Сибири и их рациональное использование (Генезис, классификация и современные процессы). Красноярск, с. 34—37.
- Чагина Е. Г. 1968. Характеристика биологического круговорота в кедровниках Западного Саяна и его роль в почвообразовании.— В кн.: Доклады сибирских почвоведов к IX Международному конгрессу почвоведов. Новосибирск, «Наука», с. 71—81.
- Снытко В. А., Кочуров Б. И., Гречушкина Л. И., Грудникова Н. А. 1975. Режимные почвенно-геохимические исследования в лесных геосистемах предгорий Западного Саяна.— Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, № 46. Новосибирск, с. 44—54.

10. Кононова М. М. 1963. Органическое вещество почвы. М., Изд-во АН СССР. 314 с.
11. Кононова М. М., Бельчикова Н. П. 1961. Ускоренный метод определения состава гумуса минеральных почв.— Почвоведение, № 10.
12. Пономарева В. В. 1964. Теория подзолообразовательного процесса. М., «Наука». 379 с.
13. Сунгуров Ю. И. 1968. Генетические особенности буро-подзолистых почв Сайфуно-Ханкайской равнины. Автореф. канд. дис. Владивосток. 26 с.
14. Дергачева М. И. 1969. Состав гумуса и свойства почв некоторых типов леса Восточного склона Среднего Урала и равнинного Зауралья. Автореф. канд. дис. Свердловск.
15. Плотникова Т. А., Пономарева В. В. 1967. Упрощенный вариант метода определения оптической плотности гумусовых веществ.— Почвоведение, № 7, с. 73—84.
16. Кононова М. М. 1951. Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. М., Изд-во АН СССР. 391 с.

V. I. Kochurov

Brown forest podzol and brown-pseudo-podzol soils are spread in the foothills of the West Sayan under the small leaf-bearing coniferous forests. Favourable hydrothermal conditions and the high speed of biological turnover promote the rapid mineralization of defoliation and humus accumulation in the upper layer of soils. Humus acids connected here with R_2O_3 predominate in the humus composition. The humus content decreases sharply below the humus accumulative horizon and its composition becomes fulvous. Some peculiarities of composition and properties of humus acids of the studied soils depending on the natural factors have been established.

УДК 631.46.51

И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ

ФИКСАЦИЯ АЗОТА АТМОСФЕРЫ СВОБОДНОЖИВУЩИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Сообщение 5

ВЛИЯНИЕ НА АЗОТФИКСАЦИЮ КОНЦЕНТРАЦИИ В СРЕДЕ СВЯЗАННОГО АЗОТА

Исследования процесса биологической фиксации азота [1,2] показали, что его содержание в среде — один из важнейших факторов, регулирующих напряженность этого процесса. Однако данный вопрос остается спорным. Большое количество накопленных экспериментальных данных, нередко противоречивых, что способствует возникновению самых различных мнений по этому поводу. Не касаясь подробно всех исследований, проведенных в этом направлении, можно только отметить, что одни авторы [3—5] считают, что ингибирование процесса азотфиксации происходит при очень малых концентрациях азота в среде, другие [6—8] полагают, что возможно осуществление этого процесса при значительно более высоких концентрациях. Основное противоречие возникло в результате того, что во-первых, разные авторы изучали различные физиологические типы азотфиксаторов и, во-вторых, применяли различные соединения азота. И то и другое имеет существенное значение для эффективности азотфиксации. Более точное представление о роли

связанного азота можно выработать только при сравнении данных, полученных в одинаковых условиях эксперимента.

Попытка получить такое представление была предпринята нами при изучении различных видов азотфиксирующих микроорганизмов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Из разных почв Западной Сибири было выделено 68 видов азотфиксирующих микроорганизмов, не принадлежащих к родам *Azotobacter* и *Beijerinckia*.

У 32 из них изучалась способность роста и фиксации азота (химическим методом) при добавлении в среду различных его источников: азотнокислого калия, сернокислого аммония, двузамещенного фосфорнокислого аммония (в концентрации от 10 мкг/л до 20 г), глутаминовой кислоты (от 10 мкг до 1 г/л), лизина, тирозина, аспарагиновой кислоты (от 10 мкг до 5 мг/л). Концентрации рассчитывались на содержание в соединениях азота.

Опыты были проведены на среде Федорова — Калининской [9], приготовленной на бидистилляте, с химически чистыми реактивами, без дрожжевого автолизата, с добавлением витаминов на 1 л среды: инозита (B_6) — 5 мг, биотина (B_7) — 0,1 мкг, пантотеновой кислоты (B_3) — 0,25 мг, тиамина (B_1) — 1 мг, пиридоксина (B_6) — 0,25 мг, никотиновой кислоты (B_3) — 0,5 мг, микроэлементов в мг/л: H_3BO_3 — 5, $(NH_4)_2MoO_4$ — 5, KI — 0,5, NaBr — 0,5, $ZnSO_4$ — 0,2, $Al_2(SO_4)_3$ — 0,3.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Уже первые опыты со сравнительно небольшим набором культур и химических соединений показали, что концентрация в среде азота определяет и накопление биомассы и интенсивность азотфиксации (см. таблицу). Более детальные исследования подтвердили, что кардинальные значения уровня связанного азота в среде для роста микроорганизмов и азотфиксации в значительной мере обуславливаются таксономическим положением микроорганизмов, точнее их физиологическими свойствами.

На рис. 1. на примере 4 культур — *Bacillus oligonitrophilus* (шт. 614), *Pseudomonas fluorescens* (шт. 703), *Bacterium aliphaticum* (шт. 85), *Pseudobacterium subluteum* (шт. 611) — приводятся наиболее типичные кривые, отражающие накопление биомассы и интенсивность азотфиксации в зависимости от концентрации в среде двузамещенного фосфорнокислого аммония.

Для получения представления о физиологических особенностях азотфиксаторов, в частности о способности к азотфиксации, в первую очередь имеет значение выяснение потребности у микроорганизмов в «стартовых» дозах связанного азота.

Большинство исследованных нами культур хорошо росли и фиксировали азот на средах, в которые азот не добавлялся (даже в виде дрожжевого автолизата). Это свидетельствует о том, что для роста этих культур, если и требуется некоторое количество азота, то очень небольшое, что лежит за пределами возможностей существующих методов определения. Значительно меньшее число культур (в наших опытах 2 из 32) нуждалось в определенных концентрациях соединений азота в среде (см. рис. 1). Эти концентрации у различных культур различались (от 10 до 75 мкг/л).

При небольшом увеличении содержания азота в среде (не выше 5 мг/л) у многих культур наблюдалось стимулирование азотфиксации (на рис. 1 подобные культуры представлены штаммами 611 и 85). В некоторых случаях уже при добавлении очень малых доз азота (до 10 мкг/л) происходила инактивация процесса азотфиксации. Как правило, более заметно азотфиксация стимулировалась при увеличении количества азота в среде у культур, нуждавшихся в более высоких дозах «стартового» азота (но при этом были и исключения).

При дальнейшем увеличении доз азота в среде наблюдался спад интенсивности азотфиксации у всех изученных нами микроорганизмов.

Влияние концентраций азота в среде на рост и азотфиксирующую способность культур

Культура	Концентрация, мг/л	Биомасса, млрд/мл среды	Фиксация, мг/30 мл среды	
			4-е сутки	10-е сутки
<i>Pseudobacterium</i> , шт. 110	0	0	0	0
	1,3	6,7	0,25±0,01	2,6
	5,0	9,2	0,36±0,02	5,2
	7,0	11,0	0,26±0,02	11,8
	10,0	14,5	0,12±0,04	13,8
	13,0	20,3	0,06±0,02	21,1
<i>Bacillus oligonitrophilus</i> , шт. 320	0	0	0	0
	1,3	0,7	0,38±0,02	0,6
	5,0	1,4	0,22±0,02	8,7
	7,0	11,3	0,22±0,03	10,4
	10,0	18,2	0,18±0,02	12,6
	13,0	28,9	0,03±0,03	13,3
<i>Pseudomonas fluorescens</i> , шт. 444	0	0	0	0
	1,3	0,8	0,07±0,03	4,2
	5,0	1,4	0,16±0,02	7,0
	7,0	2,8	0,12±0,02	9,0
	10,0	11,3	0,04±0,02	11,3
	13,0	11,3	0,04±0,02	18,5
<i>Bacillus mucilaginosus</i> , шт. 923	0	0	0	0
	1,3	2,4	0,27±0,04	1,2
	5,0	5,6	0,24±0,02	2,4
	7,0	12,5	0,10±0,04	5,6
	10,0	13,6	0,06±0,01	9,7
	13,0	17,2	0,01±0,01	13,7
<i>Bacterium</i> , шт. 925.	0	0	0	0
	1,3	2,8	0,78±0,04	1,4
	5,0	6,2	0,68±0,04	2,6
	7,0	14,0	0,42±0,03	9,7
	10,0	15,2	0,08±0,02	10,4
	13,0	18,4	0,04±0,02	13,3
	23,0	22,0	-0,09±0,03	18,6

Примечание. Знак минус означает убыль азота.

При этом величина, при которой происходила инактивация или полное ингибирование процесса, сильно различалась у отдельных видов (в случае двузамещенного фосфорнокислого аммония она колебалась от 30 до 500 мкг/л).

Для эффективности процесса азотфиксации в естественных условиях большое значение имеют не только «стартовые» дозы связанного азота (они всегда имеются в почвах) и не только ингибирующие (они

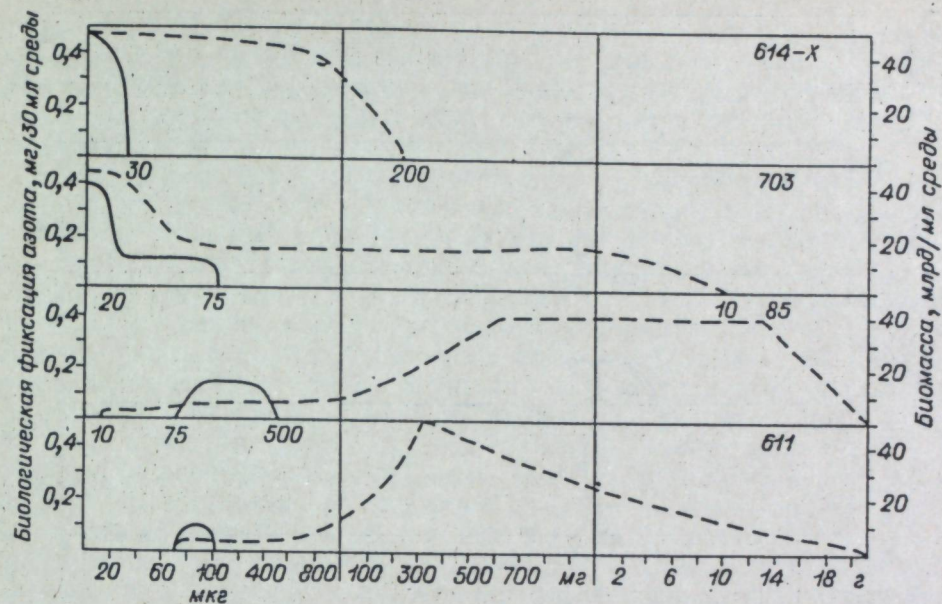


Рис. 1. Влияние концентрации азота на рост и азотфиксирующую способность микроорганизмов (источник азота $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$).
— Фиксация, N; - - - - - биомасса.

встречаются редко), но и пределы концентраций, в которых происходит наиболее интенсивная азотфиксация. Уже на примере 4 культур, данные об азотфиксации которых приведены на рис. 1, видно, что и по этому признаку разные культуры очень сильно различаются. Однако величина «плато», как правило, невелика, и это свидетельствует о том, что эффективная азотфиксация у отдельных культур возможна только в узких пределах, концентрации азота в среде (по нашим данным, от 0 до 1 мг/л).

Отдельные культуры различаются не только кардинальными значениями доз связанного азота для проявления способности к азотфиксации, но и кардинальными концентрациями соединений этого элемента для накопления биомассы. В целом пределы концентраций, в которых могут развиваться изученные нами формы азотфиксаторов, неизмеримо шире, чем для азотфиксаторов. Отметим, что оптимальные дозы для этих двух процессов не всегда одинаковы. Чаще всего они совпадают в тех случаях, когда культуры не нуждаются в «стартовом» азоте.

У некоторых культур (например у штаммов 611 и 85) наиболее активная азотфиксация происходит при сравнительно плохом росте культуры. Это свидетельствует о том, что процесс усвоения азота для некоторых культур является альтернативным путем, на который они вступают лишь в экстремных ситуациях. К тому же в этих условиях они, по-видимому, не могут активно развиваться.

Как показали проведенные нами исследования, наряду с физиологическими свойствами микроорганизмов, для роста культуры и азотфиксации большое значение имеет химический состав соединений азота, вносимых в среду.

На рис. 2 в качестве примера приводятся данные для штамма 611, полученные при использовании сред (минеральных и органических) с различными источниками азота. Как было показано выше, для роста и азотфиксации этому микроорганизму требуются довольно высокие дозы «стартового» азота. Однако доза связанных соединений азота в значительной мере зависит от химического состава соединений, вносимых в среду (в опытах с этими культурами она составляла от 10 мкг/л

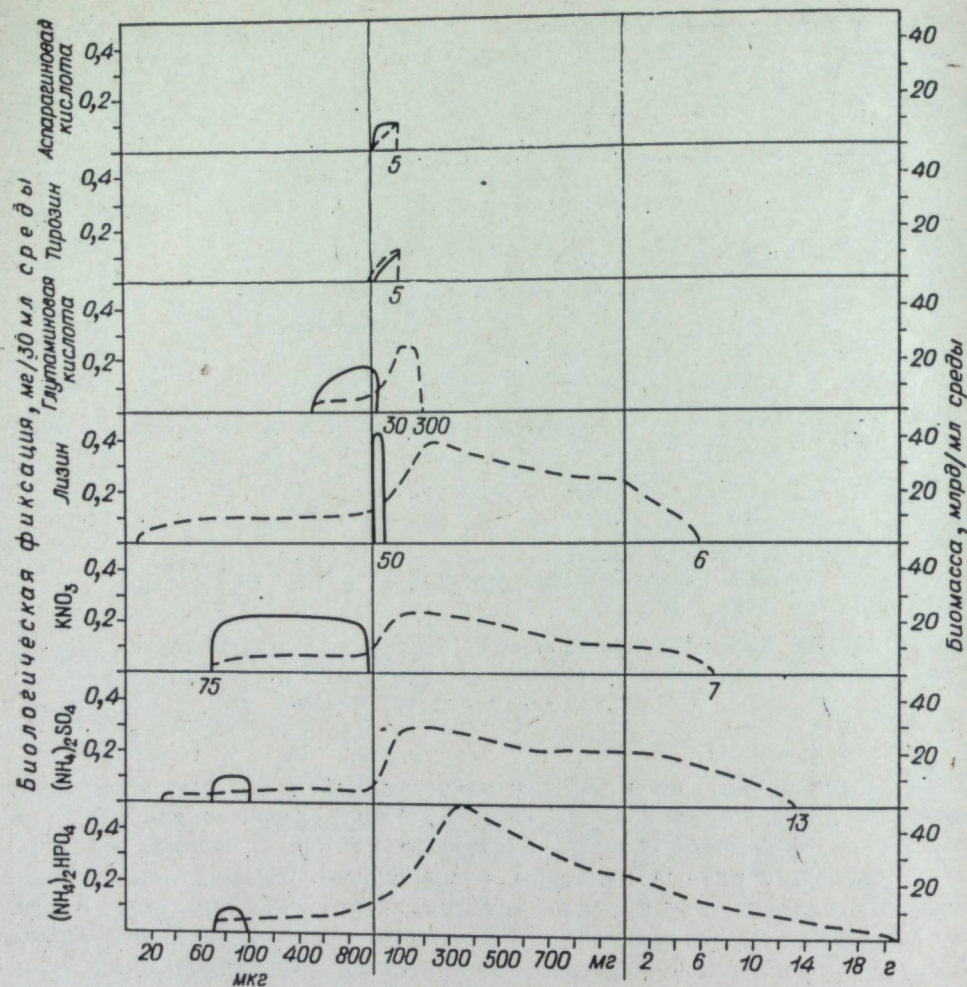


Рис. 2. Влияние различных источников азота на рост и азотфиксирующую способность штамма 611.

в случае $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ до 1000 мкг в случае аспарагиновой кислоты).

К сожалению, оптимальные и ингибирующие дозы удается определить не всегда вследствие низкой растворимости некоторых соединений (например, тирозина и аспарагиновой кислоты). Однако данные, полученные для других соединений (фосфорнокислого и сернокислого аммония, азотнокислого калия, лизина и глутаминовой кислоты), свидетельствуют о том, что ингибирующие дозы различаются еще в большей степени, чем «стартовые». Особенно велика разница между аммиачными и нитратными соединениями (см. рис. 2).

Вследствие различий в начальных и ингибирующих концентрациях азота, входящего в различные соединения, наблюдаются и очень большие различия в величине «плато», отражающие пределы оптимальных концентраций для роста и азотфиксации.

Общий характер кривых, выражающих накопление биомассы на различных источниках азота, соответствует «типу», свойственному данной культуре. В целом концентрации азота, при которых возможен рост культуры, всегда значительно более высоки, чем азотфиксация. Однако эти пределы гораздо шире для минеральных соединений азота, чем для органических (исключение составляет только лизин).

Следует также отметить, что соединения азота по-разному влияют на процесс азотфиксации и рост культуры. Например, на аммиачных

солях наблюдается хороший рост, но низкая азотфиксация, а на нитратных солях сравнительно плохой рост, но довольно эффективная азотфиксация (см. рис. 2). Оптимальные концентрации для накопления биомассы и азотфиксации, так же как «стартовые» и «ингибирующие», не совпадают.

При малых концентрациях азота в среде микроорганизмы сначала потребляют имеющиеся в среде соединения азота; таким образом, наблюдается заметный рост культуры без увеличения в среде содержания азота за счет азотфиксации. Затем следует период, в течение которого происходит синтез нитрогеназы, фермента, ответственного за процесс азотфиксации, после прохождения которого культура становится способной активно фиксировать азот. Различия в количестве стартового азота, необходимого для азотфиксации и представленного различными соединениями, свидетельствуют о том, что синтез этого фермента на различных соединениях протекает с разной интенсивностью. При повышении концентрации соединений азота у многих микроорганизмов наблюдается стимуляция фиксации азота, что, вероятно, связано со стимуляцией синтеза белков и, в частности, нитрогеназы.

Ингибирование процесса азотфиксации повышенными дозами связанного азота вызвано тем, что некоторые соединения репрессируют синтез нитрогеназы. Наиболее полно такие исследования проведены с аммиаком [5, 10, 11]. Репрессию синтеза нитрогеназы вызывают кроме аммиака и другие соединения, в частности нитраты [5].

Таким образом, сравнительно узкие пределы концентрации в среде азота, в которых возможна азотфиксация, обуславливаются репрессией синтеза нитрогеназы, которая происходит уже при невысоком уровне азота в среде. Это имеет большое экологическое значение для развивающихся в естественных условиях микроорганизмов, так как позволяет клетке переключиться с питания атмосферным азотом на питание связанным азотом — путь, гораздо более экономный энергетически, чем азотфиксация.

Суммируя полученные нами данные, можно высказать следующие соображения.

Различные культуры значительно различаются по использованию источников азота, что обуславливается их физиологическими свойствами. Это подтверждает существование функциональных различий среди азотфиксирующих микроорганизмов, обнаруженных С. Н. Виноградским в 1926 г. [1]. Все свободноживущие азотфиксирующие микроорганизмы были разделены на две резко различающиеся физиологические группы: специализированные азотфиксаторы и обычные неспециализированные — «сапрофиты». Специализированные азотфиксаторы обильно размножаются на средах, лишенных малейших следов азота, их способность к азотфиксации относительно постоянна, а интенсивность азотфиксации держится на одном уровне. Наконец, присутствие связанного азота подавляет процесс фиксации, начиная с очень слабой концентрации.

Неспециализированные сапрофиты без связанного азота не развиваются, азотфиксация очень слабая, энергия азотоусвоения непостоянна. Это «безразличное» отношение к присутствию связанного азота в среде даже в относительно высоких концентрациях. Последнее не оказывает тормозящего действия на процесс азотфиксации.

Однако наши исследования показали, что такую резкую границу между «специализированными» и «неспециализированными» формами провести нельзя, среди азотфиксаторов имеются формы, занимающие промежуточное положение между этими группами. Имеются виды, которые обильно размножаются на средах, содержащих либо следы азота, либо довольно высокие его концентрации. Присутствие азота подавляет процесс азотфиксации у некоторых форм в очень слабой концентрации,

у некоторых эта концентрация довольно высока. К тому же все эти различия в зависимости от химического состава соединений азота, потребляемых микроорганизмами, либо еще более увеличиваются, либо почти сглаживаются.

И, наконец, что очень важно для получения представления о процессе биологической фиксации азота в естественных условиях, нами не обнаружены микроорганизмы, которые бы «безразлично» относились к высоким концентрациям азота. При повышении уровня азота в среде во всех случаях происходила инактивация и ингибирование процесса биологической фиксации азота, хотя, как уже неоднократно отмечалось, это зависело как от таксономического положения микроорганизмов, так и от химической природы источников азота.

Следует все же оговориться, что полученные нами данные, хотя и можно с некоторой долей осторожности экстраполировать на условия, в которых развиваются микроорганизмы в природе. Все же более точное представление о роли уровня азота в естественных субстратах в эффективности азотфиксации можно получить, лишь изучая процесс, протекающий непосредственно в почвах.

Результаты таких исследований будут обсуждены в следующем сообщении.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/VI 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почвы, проблемы и методы. М., Изд-во АН СССР.
2. Омелянский В. Л. 1953. Избранные труды, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
3. Рубенчик Л. И., Ройзин М. Б. 1939. Влияние связанного азота на *Azotobacter*.— В кн.: Мілнлівість мікробів і бактеріофагія. Вид-во АН УРСР (цит. по: А. Н. Мишустин, Шильникова. 1968. Биологическая фиксация атмосферного азота. М., «Наука»).
4. Burris R. H., Wilson P. 1949. Utilisation of combined nitrogen by *Azotobacter*.— *J. Bacteriol.*, 45, 17—20.
5. Drozd I. W., Tubb R. S., Postgate I. R. 1972. A chemostat study of the effect of fixed nitrogen sources on nitrogen fixation membranes and free amino acid in *Azotobacter chroococcum*.— *J. Gen. Microbiol.*, 73, 221—225.
6. Федоров М. В. 1952. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз.
7. Ebert K. 1959. Über die Beeinflussung des Wachstums und der Stickstoffbindung von *Azotobacter* durch Amid, Ammoniak, und Nitratstickstoff. — *Zbl. Pflanzenernähr., Dung., Bodenkunde*, 87, N. 2, 118—134.
8. Iswaran V. 1960. Influence of combined nitrogen on fixation of nitrogen by *Azotobacter*.— *Proc. Indian Acad. Sci.*, 51, N 1, 32—36.
9. Munson T. O., Burris R. H. 1969. Nitrogen fixation by *Rhodospirillum rubrum* grown in nitrogen-limited continuous culture. — *J. Bacteriol.*, 97, 1093—1095.
10. Федоров М. В., Калининская Т. А. Новые формы азотфиксирующих микроорганизмов, выделенных из дерново-подзолистых почв. — Докл. ТСХА, вып. 70. 145—151.
11. Burk D., Lineweaver H., Horner G. 1934. The specific influence of acidity on the mechanism of nitrogen fixation by *Azotobacter*. — *J. Bacteriol.*, 27, 335—337.
12. Львов Н. П. 1964. Свободноживущие азотфиксирующие микроорганизмы дерново-подзолистой почвы. Автореф. канд. дис. ТСХА.

I. L. Klevenskaya

BIOLOGICAL AND ECOLOGICAL ASPECTS OF ATMOSPHERIC NITROGEN FIXATION BY FREELY LIVING MICROORGANISMS.

COMMUNICATION 5.

PROCESS OF NITROGEN FIXATION AS INFLUENCED BY CONCENTRATION OF FIXED NITROGEN IN MEDIUM

Different nitrogen-fixing microorganisms obtained from soils of the Western Siberia have been found to be greatly differed by growth power and nitrogen-fixing capacity in media which contain various amounts of fixed nitrogen. These differences either increase

or decrease depending on chemical composition, of nitrogenous compounds. Along with the content of available carbon—containing substances the nitrogen level is on a whole as an important factor which regulates the intensity of nitrogen fixation.

УДК 631.45.51

Н. М. МОЗЖЕРИН

ВЛИЯНИЕ ОРГАНИЧЕСКИХ ДОБАВОК НА ПРОЦЕСС БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИКСАЦИИ АЗОТА В ПОЧВЕ И ПРОДУЦИРОВАНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Проведенными ранее исследованиями было показано, что численность свободноживущих микроорганизмов, фиксирующих атмосферный азот в почве, резко возрастает при добавлении органических веществ [1—4 и др.]. Это объясняется тем, что при внесении в почву легко доступного для микроорганизмов углерода создается определенный трофический и энергетический фон, что способствует их развитию.

Некоторые данные свидетельствуют о том, что помимо этого положительного эффекта при внесении органических веществ наблюдаются не только увеличение числа азотфиксирующих микроорганизмов и повышение их активности, но и образование физиологически активных веществ. На основании этого можно было предположить, что существует связь между увеличением численности свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов, азотфиксацией и образованием физиологически активных веществ. Для проверки данного предположения были проведены опыты, результаты которых излагаются ниже.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для опытов брали выщелоченный чернозем с полей учебного хозяйства Новосибирского сельскохозяйственного института, расположенных в лесостепной зоне выщелоченных и типичных черноземов Западно-Сибирской провинции [5]. В качестве органических добавок были испытаны биоперегной — продукт биологической переработки свиного навоза, торф, торфяно-навозный компост, жидкий навоз крупного рогатого скота и пшеничная солома.

В стеклянные стаканы емкостью 200 мл каждый насыпали почву, вносили органические добавки из расчета 2,5% к весу почвы, хорошо перемешивали, увлажняли до 60% от полной влагоемкости, ставили в термостат при постоянной температуре +38°C на три недели.

Для определения азотфиксирующей способности свободноживущих азотфиксаторов применяли ацетиленовый метод. Пробы из стаканов переносили в пенициллиновые флакончики по 7 г. Воздух в них заменяли газовой смесью: аргон — 80%, кислород — 20%; вносили по 1 мл. ацетилен. Инкубация длилась 21 день.

Для извлечения свободных аминокислот, гиббериллинов и гиббереллиноподобных веществ готовили почвенную вытяжку по методике, описанной Д. М. Новогрудским (1941). Для их качественного определения применяли метод бумажной хроматографии. Использовали бумагу марки «С» Ленинградской фабрики № 2. Для извлечения свободных аминокислот вытяжку выпаривали в водяной бане, добавляли 0,5 мл 70%-ного спирта для экстрагирования аминокислот и экстракты наносили на хроматографическую бумагу в количестве 0,1 мл. Разгонку проводили нисходящим током в системе бутанол — уксусная кислота — вода (4:1:5) 10 ч. Для проявления хроматограммы обрабатывали нингидрином, затем сравнивали пятна и значения R_F с пятнами и значениями R_F аминокислот-метчиков. Глутаминовую кислоту определяли полуколичественно путем сравнения R_F по градуировочной кривой, построенной на основании стандартных растворов глутаминовой кислоты различной концентрации.

Для определения гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ использовали экстракты почвенной вытяжки. Применяли также метод бумажной хроматографии. Разделение гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ вели в системе бутанол — аммиак (3:1) в течение 8 ч нисходящим током. Затем обрабатывали 5%-ным раствором серной кислоты и рассматривали в ультрафиолетовом свете при помощи ультрамикоскопа Брумберга. Повторность определения физиологически активных веществ трехкратная.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Органические вещества по-разному влияют на процесс биологической фиксации азота в почве. Внесение их в разные типы почв приводит к увеличению численности свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов [1—3]. Эта закономерность была прослежена нами на выщелоченном черноземе [4]. Особенно резко возрастает количество микроорганизмов при внесении в чернозем биоперегноя, жидкого навоза и соломы. Это, в свою очередь, приводит к возрастанию азотфиксирующей способности почвы при внесении указанных добавок (табл. 1).

Исследования показали, что различные органические добавки существенно влияют на качественный состав некоторых аминокислот. Ниже показано образование аминокислот в выщелоченном черноземе с органическими добавками.

Органические добавки	Обнаруженные аминокислоты
Биоперегноя	Цистин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, триптофан, лейцин
Торф	Цистин, аргинин, глутаминовая кислота, лейцин
Компост	Аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота, валин
Жидкий навоз	Цистин, аргинин, глутаминовая кислота
Солома	Цистин, аргинин, глутаминовая кислота, валин, лейцин
Контроль	Лизин, серин, глутаминовая кислота, валин, лейцин

При внесении в выщелоченный чернозем органических добавок отмечалось наличие ряда аминокислот: глутаминовой, цистина, аспарагиновой, триптофана, аргинина, которых нет в контрольном варианте. Некоторые из них имеют большое значение для продуцирования других аминокислот и являются физиологически активными веществами, которые используются другими микроорганизмами и растениями. При этом образование глутаминовой кислоты отмечается во всех случаях, даже — небольшое количество в контроле. Известно, что глутаминовая кислота образуется в результате включения аммиака при фиксации азота атмосферы в биосинтетические системы клетки [6]. Глутаминовая кислота имеет значение и для дальнейших превращений в клетках микроорганизмов и растений — при образовании физиологически активных веществ (аминокислот).

Содержание глутаминовой кислоты в выщелоченном черноземе с различными добавками было следующим.

Добавки к выщелоченному чернозему	Содержание глутаминовой кислоты, мг на 100 г почвы
Биоперегноя	1300
Торф	900
Компост	800
Жидкий навоз	800
Солома	1530
Контроль	400

Как видим, наибольшее содержание глутаминовой кислоты отмечено при внесении в почву биоперегноя и соломы, несколько меньше при внесении торфа, компоста, жидкого навоза. В контрольных же вариантах содержание глутаминовой кислоты в несколько раз меньше. Из этих данных можно сделать вывод о положительном влиянии органических добавок на дополнительное образование глутаминовой кислоты.

Образование гиббереллиноподобных веществ наблюдалось только в случае добавления органических веществ. В контроле эти вещества не выявлены (табл. 2). Следовательно, гиббереллиноподобные вещества образуются в черноземе только при добавлении органических веществ.

Размеры пятен и интенсивность флуоресценции были различны. Самые большие пятна на хроматограмме отмечались при внесении в почву биоперегноя, компоста, соломы. Наиболее сильная флуоресценция пятен получилась при внесении жидкого навоза, биоперегноя, соломы. Таким образом, органические добавки, внесенные в почву, влияют на численность микроорганизмов, которые, в свою очередь, обогащают почву гиббереллиноподобными веществами.

Исследования позволяют сделать вполне определенные выводы о значении некоторых органических добавок, вносимых в выщелоченный чернозем. Отмечается зависимость между видом органических веществ, численностью азотфиксирующих микроорганизмов, азотфиксирующей способностью почвы и образованием физиологически активных веществ (свободных аминокислот, гиббереллинов и гиббереллиноподобных веществ). Так, при внесении в почву биоперегноя и соломы увеличиваются биологическая фиксация атмосферного азота и количество глутаминовой кислоты, то же наблюдается при внесении в почву жидкого навоза и других органических добавок.

Полученные данные свидетельствуют о большом значении органических веществ для активизации биологической фиксации азота в вы-

Таблица 1

Влияние органических добавок на азотфиксирующую способность в выщелоченном черноземе

Органические добавки к выщелоченному чернозему	Фиксированного азота	
	за 21 день, мкг на 10 г почвы	за 100 дней в пахотном слое, кг/га
Биоперегноя	3,20	33,6
Торф	0,36	3,8
Компост	0,21	2,3
Жидкий навоз	0,84	8,8
Солома	2,57	26,9
Контроль (без добавок)	0,10	1,0

Таблица 2

Образование гиббереллиноподобных веществ в выщелоченном черноземе с органическими добавками

Добавки к выщелоченному чернозему	R _F	Ширина и длина пятен	Интенсивность флуоресценции
Биоперегноя	0,27	10×5	++
Торф	0,34	4×3	+
Компост	0,12	19×7	+
Жидкий навоз	0,40	2×1	+++
Солома	0,94	20×10	++
Контроль	0,00	Не образует	—
Метчик (гибберелловая кислота)	0,99	13×4	++

Примечание. +++ сильная флуоресценция; ++ средняя, + слабая.

щелоченном черноземе, а также для создания запасов физиологически активных веществ. Это может играть положительную роль в почвенном плодородии, особенно при внесении соломы и нового органического вещества — биоперегноя.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск,
Новосибирский
сельскохозяйственный институт

Поступила в редакцию
13/XII 1976

1. Клевенская И. Л. 1974. Олигонитрофильные микроорганизмы почв Западной Сибири. Новосибирск, «Наука», 219 с.
2. Порфирьева И. А., Исакова А. А. 1975. Численность азотфиксирующих и целлюлозоразрушающих микроорганизмов в почве и ее связь с количеством внесенной соломы.—Тр. Всес. сельхоз. ин-та заочного образования, вып. 106, с. 72—78.
3. Keim R., Webster R. K., Wick C. M. 1975. Quantitative effects of incorporating rice residue on population of soil mikroflora.—Mukloqia, 2. 280—292.
4. Мозжерин Н. М. 1976. Влияние биоперегноя на биологическую фиксацию азота в различных почвах.—В кн.: Переработка свиного навоза личинками сапрофагов. Новосибирск, Тр. Новосибирского сельхоз. ин-та, т. 98.
5. Ковалев Р. В., Трофимов С. С. 1964. Почвенное районирование Западной Сибири и Целинного края.—«Докл. сибирских почвоведов к 8-му международному конгрессу». Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.
6. Клевенская И. Л. 1975. Продуцирование свободных аминокислот олигонитрофильными микроорганизмами.—В кн.: Образование физиологически активных веществ микроорганизмами. Новосибирск, «Наука», с. 3—7.

N. M. Moszherin

INFLUENCE OF ORGANIC SUPPLIMENTS ON THE PROCESS OF BIOLOGICAL FIXATION OF NITROGEN IN SOIL AND THE PRODUCING OF PHYSIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES.

It was proved that different organic suppliments applied to the soil increase the number of free-living nitrogen-fixing microorganisms. Under these conditions microorganisms evolve into the soil physiologically active substances (free aminoacids, gibberellins, gibberellinlike substances). The author makes an attempt to establish links between creation of physiologically active substances and nitrogen-fixation on the one hand and the soil fertility on the other when different organic suppliments are added.

УДК 576.8 : 550.72 : 669.334.43

В. Г. КУЛЕБАКИН

О РАСХОДЕ O₂ ПРИ БАКТЕРИАЛЬНОМ ВЫЩЕЛАЧИВАНИИ СВЕРХТОНКИХ ФРАКЦИЙ СФАЛЕРИТОВ

По литературным данным, в процессе бактериального выщелачивания сфалеритов, различающихся количеством изоморфно входящего в них железа, скорость извлечения цинка неодинакова. Так, из флотационной фракции марматита (исходное количество цинка 50,6%) за 10 сут было переведено в раствор 87% цинка, а из клейофана (исходное содержание 66,4%) за месяц — только 11% [1]. Интенсификация процесса стала возможной при обработке бактериальным раствором фракций сфалеритов, размеры частиц которых меньше флотационной. При этом за 1 ч извлекалось цинка до 640 мг/л, а в присутствии в растворе CO₂ (до 1%) — 1150 мг/л [2—4]. Из природного сфалерита (исходное содержание цинка 60,78%, железа 2,5%) крупностью 400 меш за 1 ч удалось извлечь 517 мг/л этого элемента [5]. Приведенные данные показывают, что сфалериты относятся к минералам, легко поддающимся воздействию *Thiobacillus ferrooxidans* (Th. f). Однако сведений о расходе O₂ в процессе бактериального выщелачивания клейофана и марматита нет. Исследований микробиологического окисления сфалеритов, предварительно механически активированных, не проводилось.

Целью настоящей работы было изучение манометрических характеристик системы бактериальный раствор — сфалериты в процессе вы-

щелачивания тонкодисперсных фракций изоморфных модификаций этой группы минералов. Фоновой фракцией была флотационная (—0,074 мм). Методы подготовки сфалеритов и манометрических исследований с ними аналогичны описанным ранее [6]. Величины удельной поверхности (S) и результаты химического анализа полученных продуктов приведены в табл. 1.

Исследования расхода O₂ при бактериальном выщелачивании клейофана показали, что при обработке флотационной фракции *Th. f.* значительно ускоряют окисление минерала, в случае же сверхтонкой фракции мокрого помола с S=9,7 м²/г превышение скорости процесса по сравнению с контрольным вариантом опыта становится более чем 20-кратным (рис. 1, кривая 1). Фракция клейофана сухого измельчения с S=11,8 м²/г проявляет себя по-иному, чем фракция с S=9,7 м²/г. В то время как расход O₂ при химическом (контрольном) выщелачивании ее резко возрастает по сравнению с сопоставляемой фракцией (соответственно 1140 и 492 мкл), в присутствии бактерий, наоборот, отмечается 5-кратное уменьшение этого показателя в расчете на 1 г минерала. По всей вероятности, это объясняется тем, что при сухом измельчении частицы клейофана покрываются частицами железа, натраемого от стальных мелющих тел, в результате чего доступ бактериальных клеток к поверхности минерала ограничен. Справедливость такого объяснения подтверждается тем, что концентрация железа в пробе клейофана, полученной в результате мокрого диспергирования, достигает 3,45%, во флотационной фракции — 0,85% (см. табл. 1). Другой причиной обсуждения факта, очевидно, являются более сильная аморфизация клейофана при сухом способе помола и связанное с этим уменьшение энергии кристаллической решетки.

Сходным образом проявляют себя флотационная и сверхтонкие фракции марматита-1. При этом суммарный расход O₂ на бактериальное выщелачивание тех из них, которые были получены при диспергировании в воде и имели существенно разные значения удельной поверхности (4,7 и 11,9 м²/г), заметно различается — соответственно 7 580 и 10 190 мкл в расчете на 1 г минерала (рис. 2, кривые 1 и 2). Так же как и в случае клейофана, для сверхтонкой фракции, полученной при сухом помоле, расход O₂ невелик — 1386 мкл на 1 г марматита за 8 ч выщелачивания. Результаты манометрических исследований показывают, что суммарный расход O₂ при бактериальном выщелачивании флотационной и сверхтонкой фракций марматита-2 в количественном

Таблица 1

Удельная поверхность и химический состав сфалеритов в процессе сверхтонкого измельчения

Минерал	Фракция	Удельная поверхность, м ² /г	Содержание основных элементов, %		
			цинк	сера	железо
Клейофан	И	0,49	62,75	31,18	0,85
	С—7	9,68	55,50	28,36	3,45
Марматит-1	И	0,40	40,50	28,04	15,35
	С—2	4,73	39,00	26,91	15,22
	С—7	7,58	38,00	28,08	15,92
	С—15	11,90	37,00	25,01	16,18
	С*—15	16,00	24,30	17,71	23,10
Марматит-2	И	0,45	43,25	28,22	12,44
	С—7	9,23	50,00	28,68	7,34

Примечание. И — исходная фракция; С — сверхтонкая фракция (цифра означает количество мин. помола); С* — сверхтонкая фракция сухого помола.

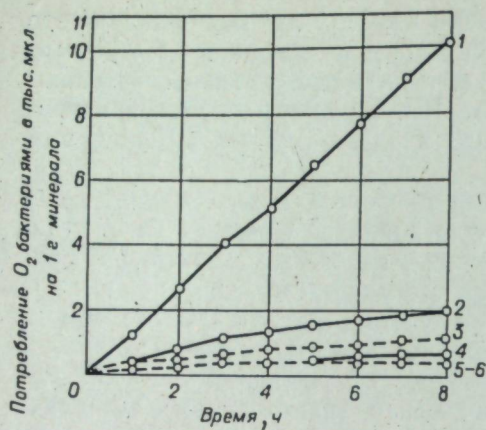


Рис. 1. Суммарный расход O_2 при выщелачивании клейофана.

1 и 6 — $S=9,7 \text{ м}^2/\text{г}$; 2 и 3 — $S=11,8 \text{ м}^2/\text{г}$ (сухое измельчение); 4 и 5 — $S=0,5 \text{ м}^2/\text{г}$ (флотационная фракция).

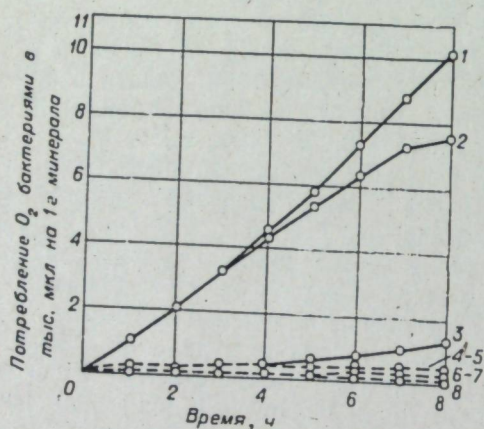


Рис. 2. Суммарный расход O_2 при выщелачивании марматита-1.

1 и 4 — $S=11,9 \text{ м}^2/\text{г}$; 2 и 6 — $S=4,7 \text{ м}^2/\text{г}$; 3 и 5 — $S=16,0 \text{ м}^2/\text{г}$ (сухое измельчение); 7 и 8 — $S=0,4 \text{ м}^2/\text{г}$ (флотационная фракция).

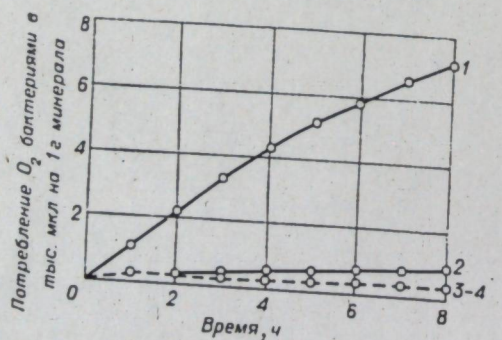


Рис. 3. Суммарный расход O_2 при выщелачивании марматита-2.

1 и 3 — $S=9,2 \text{ м}^2/\text{г}$; 2 и 4 — $S=0,4 \text{ м}^2/\text{г}$ (флотационная фракция).

отношении примерно такой же, как и для соответствующих фракций марматита-1 (рис. 3).

Сопоставление данных расхода O_2 при окислении фракций клейофана и марматита-2 с близкими значениями удельной поверхности свидетельствует о том, что степень изоморфного замещения цинка железом в исходных продуктах влияет на этот показатель. Так, для клейофана с $S=9,7 \text{ м}^2/\text{г}$ расход O_2 на 1 г минерала составил 10 150 мкл за 8 ч, для марматита-2, с $S=9,2 \text{ м}^2/\text{г}$ — 7160 мкл, или в 1,4 раза меньше (см. рис. 1 и 3, кривые 1). В расчете на 1 м^2 эти показатели составили соответственно 1046 и 778 мкл O_2 (табл. 2).

Оценивая результаты манометрических исследований сфалеритов в динамике, следует отметить, что, если для сверхтонкой фракции клейофана, полученной при мокром измельчении, не проявляется четко выраженной направленности в отношении расхода O_2 при бактериальном выщелачивании данного минерала (количество O_2 , идущего на окисление клейофана то возрастает, то уменьшается), то этого нельзя сказать о сверхтонкой фракции, полученной в процессе сухого диспергирования, в данном случае в течение первых 3 ч расход O_2 увеличивается с 326 до 408 мкл, а затем все время уменьшается и к концу опыта составляет 134 мкл/ч. По-разному ведут себя также сверхтонкие фракции марматита-1, полученные в результате мокрого и сухого диспергирования. При выщелачивании фракции с $S=4,7 \text{ м}^2/\text{г}$ отмечаются увеличение и стабилизация расхода O_2 на протяжении первых 5 ч, а затем значительное уменьшение его — с 1088 мкл в период между 5 и 6 ч до 310 мкл в конце опыта, при воздействии *Th. f.* на более тонкую фракцию ($S=11,9 \text{ м}^2/\text{г}$) этот показатель заметно увеличивается с самого начала и лишь по окончании процесса незначительно снижается. Что касается фракции сухого помола ($S=16,0 \text{ м}^2/\text{г}$), то при ее обработке выщелачивающими растворами в присутствии бактерий отмечается непрерывный рост потребления O_2 — со 100 мкл по истечении

первого часа до 326 мкл в период между 7 и 8 ч. Фракция марматита-2 с $S=9,2 \text{ м}^2/\text{г}$ проявляет себя аналогично фракции марматита-1 с $S=4,7 \text{ м}^2/\text{г}$, но очень отлочно от фракции клейофана с близкой ей величиной удельной поверхности — $9,7 \text{ м}^2/\text{г}$. В начале опыта расход O_2 на окисление клейофана в расчете на 1 г минерала достигал 1438 мкл, а для марматита-2 — 1174 мкл (табл. 3), в конце опыта он составил соответственно 1130 и 570 мкл/ч.

Анализ удельного расхода O_2 на окисление 1 г минералов показывает, что наибольший он для фракций мокрого помола и клейофана, и марматита ($S=9,7$ и $11,9 \text{ м}^2/\text{г}$) — соответственно 1269 и 1274 мкл (рис. 4). Железо, изоморфно входящее в структуру марматита, очевидно, замедляет скорость его окисления, что видно из гистограмм сверхтонких фракций клейофана и марматита-2 с удельной поверхностью, равной соответственно 9,7 и $9,2 \text{ м}^2/\text{г}$. Увеличение дисперсности марматита в том же режиме измельчения до $11,9 \text{ м}^2/\text{г}$ приводит к увеличению его окисляемости. Удельный расход O_2 на единицу поверхности сфалеритов приведен на рис. 5.

Выводы

1. Степень изоморфного замещения цинка железом в кристаллической решетке сфалеритов связана со скоростью их окисления при бактериальном выщелачивании. Железо, входящее в структуру активированного марматита, замедляет скорость процесса.

2. Увеличение дисперсности марматита при мокром сверхтонком измельчении приводит к повышению окисляемости его *Th. f.*

3. Наибольший удельный расход O_2 на окисление 1 г минерала приходится на фракции мокрого помола клейофана и марматита.

4. Бактериальное окисление клейофана и марматита протекает в 19,3—21 раз активнее химического — сернокислым раствором железа.

5. Физико-химические и генетические особенности сфалеритов определяют кинетику их бактериального окисления. Если клейофан в пер-

Таблица 2
Суммарный расход O_2 на 1 м^2 поверхности флотационной и сверхтонких фракций сфалеритов в процессе бактериального выщелачивания (в мкл)

Время выщелачивания, ч	Клейофан						Марматит-1						Марматит-2					
	0,5		9,7		11,8*		0,4		4,7		11,9		0,4		9,2			
	К	Б	К	Б	К	Б	К	Б	К	Б	К	Б	К	Б	К	Б		
1	332	200	19	135	27	27	205	205	13	221	17	75	414	310	7	114		
2	528	322	28	273	62	41	305	305	19	457	25	172	515	620	11	241		
3	660	528	35	415	97	55	510	510	33	694	30	279	620	925	18	361		
4	728	664	38	528	113	72	710	710	39	928	36	380	720	1235	22	466		
5	860	924	41	666	130	79	810	810	39	1136	36	491	820	1550	30	559		
6	860	1060	44	795	144	84	810	810	52	1368	39	617	820	1750	30	640		
7	860	1256	51	930	158	93	810	810	52	1547	42	742	820	1960	33	716		
8	860	1392	51	1046	169	97	910	910	65	1613	44	856	925	2270	37	778		

*Примечание. Цифра со звездочкой — фракция сухого измельчения; К — контрольный вариант опыта; Б — бактериальный вариант опыта.

Таблица 3

Почасовой расход O_2 при бактериальном выщелачивании флотационных и сверхтонких фракций сфалеритов (в мкл 1 г минерала)

Интервал времени выщелачивания, ч	Клейофан			Марматит-1				Марматит-2	
	фракция, м ² /г								
	0,5	9,7	11,8*	0,4	4,7	11,9	16,0*	0,4	9,2
0—1	100	1214	326	82	1040	890	100	124	1046
1—2	66	1438	406	40	1110	1162	136	124	1174
2—3	98	1372	408	0	1114	1267	128	122	1100
3—4	66	1090	200	40	1096	1202	100	124	970
4—5	132	1340	200	0	982	1318	162	126	850
5—6	68	1250	160	0	1088	1500	166	80	750
6—7	98	1310	166	42	840	1490	263	84	700
7—8	68	1130	134	0	310	1360	326	124	570

* Фракции сухого измельчения.

вые часы выщелачивания окисляется слабо, в период между 2 и 5 ч значительно энергичнее, а затем вновь по убывающей, то марматит окисляется более или менее равномерно.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/XII 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Trussell P. C., Duncan D. W., Walder C. C. 1964. Biological mining.— Can. Min., 85, N 3, 46—49.
2. Bruynesteyn A., Duncan D. W. 1971. Microbiological leaching of sulphide concentrates.— Can. Met. Quart., 10, N 1, 57—63.
3. Torma A. E. 1971. Microbiological oxidation on synthetic cobalt, nickel and zinc sulfides by *Thiobacillus ferrooxidans*.— Rev. can. biol., 30, N 3, 209—216.
4. Torma A. E., Walden C. C., Duncan D. W., Branion R. M. R. 1972. The effect of carbon dioxide and particle surface area on the microbiological leaching of a zinc sulfide concentrate.— Biotechnol. and Bioeng., 14, N 5, 777—786.
5. Torma A. E., Walden C. C., Branion R. M. R. 1970. Microbiological leaching of zinc sulfide concentrate.— Biotechnol. and Bioeng., 12, N 4, 501—517.
6. Кулебакин В. Г. 1977. Манометрические исследования в процессе бактериального выщелачивания сульфидов меди.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

V. G. Kulebakin

BACTERIAL OXYGEN CONSUMPTION AT LEACHING OF ZnS SUPERTHIN FRACTIONS

It is shown, that O_2 expenditure at thiobacteria *Thiobacillus ferrooxidans* influence on blends depends on the level of isomorphic substitution of Zn by Fe in their crystal lattice, the method of initial substance size reduction, fractions specific surface and the time of leaching.

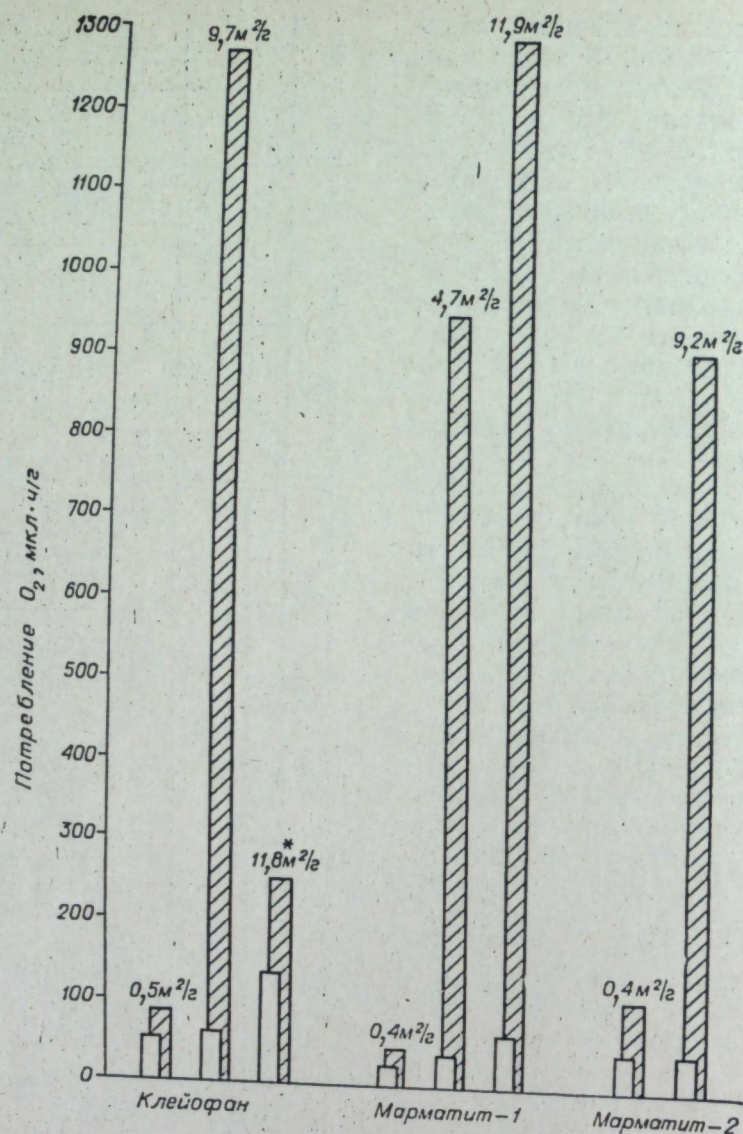


Рис. 4. Удельный расход O_2 на 1 г клейофана, марматита-1 и марматита-2 при их окислении. Светлые столбики — химическое, заштрихованные столбики — бактериальное окисление.

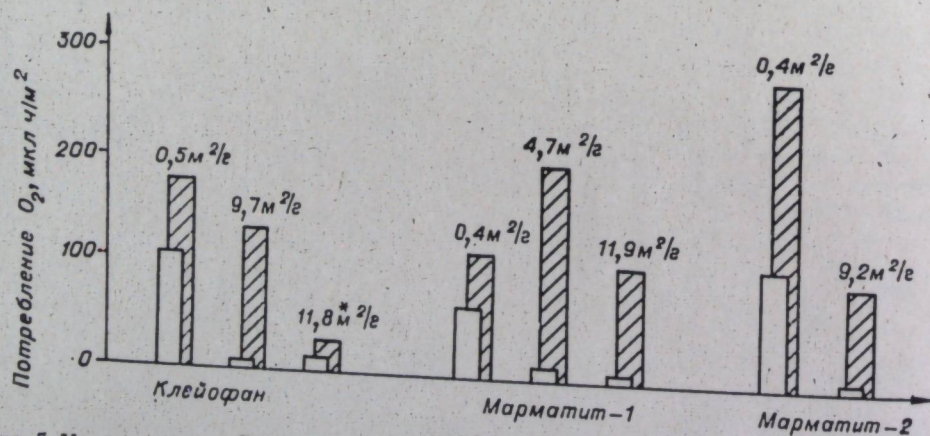


Рис. 5. Удельный расход O_2 на 1 м² поверхности клейофана, марматита-1 и марматита-2 при их окислении. Условные обозначения те же, что и на рис. 4.

Т. И. ПИСЬМАН, Т. В. ЕЛКИНА, М. И. ТЕРЕМОВА,
Н. С. ПЕЧУРКИН

ОСОБЕННОСТИ НЕПРЕРЫВНОЙ ПРОДУКТООБРАЗУЮЩЕЙ КУЛЬТУРЫ *BREVIBACTERIUM 22 L.*

В настоящее время значительно увеличилась потребность не только в микробном белке, но и в продуктах микробного синтеза — антибиотиках, аминокислотах, витаминах.

При проведении процессов биосинтеза белка было показано, что продуктивность непрерывного процесса, как правило, намного выше, чем периодического. Однако при переходе от периодического культивирования микроорганизмов, синтезирующих определенные продукты метаболизма, на непрерывное возникают трудности. Прежде всего в непрерывной культуре происходит смена большого числа поколений, приводящая к отбору быстрорастущих мутантных форм. Это явление не всегда дает желательные результаты в ферментациях, цель которых состоит в синтезе продуктов метаболизма. Например, при синтезе аминокислот используются в основном мутанты-ауксотрофы с нарушениями нормального метаболизма, приводящими к сверхсинтезу продукта. В непрерывной культуре они обычно неконкурентоспособны с «дикими» ревертантами-прототрофами, растущими быстрее, но не активными по продукту.

При непрерывном культивировании ауксотрофа-сверхсинтетика в производственных условиях может произойти заражение культуры посторонней микрофлорой, в особенности, если для выращивания используются натуральные среды (например, кукурузно-мелассная), на которых хорошо развиваются многие микроорганизмы [1]. Необходимо принимать специальные меры для повышения устойчивости таких культур. Одним из способов поддержания стерильности культур может служить получение и использование штаммов, резистентных к ингибиторам роста микроорганизмов, специально добавляемых в среду для борьбы с посторонней микрофлорой.

Целью данной работы было изучение роста ауксотрофного и прототрофного штаммов *Brevibacterium 22 L.* при непрерывном культивировании в зависимости от их начального соотношения, а также повышение стерильности процесса непрерывного культивирования *Brevibacterium 22 L.* путем получения мутантов, устойчивых к ингибитору солафуру, и проверка их роста и продуктообразования по сравнению с исходным штаммом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы ауксотрофный штамм *Brevibacterium 22 L.*, недостаточный по гомосерину, и прототрофный штамм, выделенный из популяции ауксотрофов по обычной методике [2]. Для получения мутантов, устойчивых к нитрофуранам, брали 18-часовую бульонную культуру исходного штамма, двукратно отмывали и ресуспендировали в фосфатном буфере с pH 6. Титр равнялся 10^6 кл/мл. Мутагеном служил N-метил-N-нитро-N-нитрозогуанидин, раствор которого добавляли в суспензию клеток до конечной концентрации 100 μ /мл. Через 15 мин мутаген отмывали фосфатным буфером с pH 8, центрифугировали и рассевали на МПА с солафуром в концентрации 0,35 мг/мл. Отобранные через 5–6 сут колонии, устойчивые к ингибитору, поддерживались на МПА с той же концентрацией ингибитора.

Периодическую культуру выращивали на качалке в колбах Эрленмейера емкостью 250 мл при температуре 30°C. В колбы наливали по 50 мл среды следующего состава (в %): меласса — 16,31; кукурузный экстракт — 2,0; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 2,0; KH_2PO_4 — 0,05; K_2HPO_4 — 0,05; pH среды 6,9–7,0.

Непрерывное культивирование проводили на лабораторном ферментере с рабочим объемом 150 мл при скорости растворения O_2 , определенной сульфитным методом [3], 1,8 г/л · ч и температуре 29–30°. Солафур добавляли в среду до конечной концентрации 0,1 г/л.

Рост культуры учитывали по оптической плотности на нефелометре; редуцирующие вещества — эбуалистическим методом [4]; сухой вес биомассы — по стандартной методике [5]; лизин — методом электрофореза на бумаге [6]. Для выделения и подсчета доли прототрофных клеток в общей популяции высевы делали на чашки Петри с питательным агаром, затем методом реплик [7] колонии переносились на бедную среду следующего состава (в %): глюкоза — 0,1; KH_2PO_4 — 0,2; K_2HPO_4 — 0,7; $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_7 \cdot \text{H}_2\text{O}$ — 0,05; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,01; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 0,11; агар — агар — 2,0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование динамики соотношения ауксотрофного и прототрофного штаммов *Brevibacterium 22 L.* проводили в режиме хемостата при скорости разведения $D=0,25 \text{ ч}^{-1}$. Доля прототрофа в общей популяции в начальный момент культивирования составляла 25%, через 105 ч (40 генераций) она приблизилась к 96% (рис. 1). Одновременно произошло уменьшение концентрации лизина при постоянной оптической плотности, что соответствовало характеру процесса вытеснения исходного штамма мутантным.

Предполагая независимость роста данных штаммов, их количественное соотношение можно выразить уравнением [8], по которому рассчитана кривая вытеснения ауксотрофного штамма прототрофным для $\Delta\mu = \mu_m = 0,02 \text{ ч}^{-1}$ и начального соотношения $x_{m0}/x_{i0} = 25/75$, где μ_i и μ_m — удельные скорости роста исходного ауксотрофного и мутантного прототрофного штаммов; x_{i0} и x_{m0} — концентрации биомассы исходного и мутантного штаммов в начальный момент времени. Эта кривая достаточно близка к экспериментальной (см. рис.1).

Однако, если начальное соотношение x_{m0}/x_{i0} очень мало, то вытеснение исходного штамма мутантным происходит довольно медленно. Согласно ориентировочным расчетам, для известных из эксперимента коэффициентов (частота мутации ауксотрофа в прототрофную форму равна 10^{-9} , удельные скорости роста ауксотрофа и прототрофа $\mu_i = 0,24 \text{ ч}^{-1}$, $\mu_m = 0,29 \text{ ч}^{-1}$, начальное соотношение $x_{m0}/x_{i0} = 10^{-9}$) через 150 генераций численность прототрофа сравняется с численностью ауксотрофа. Таким образом, если брать в опыт «очищенный» от мутантов ауксотроф, то в течение 420 ч не будет заметного накопления прототрофа.

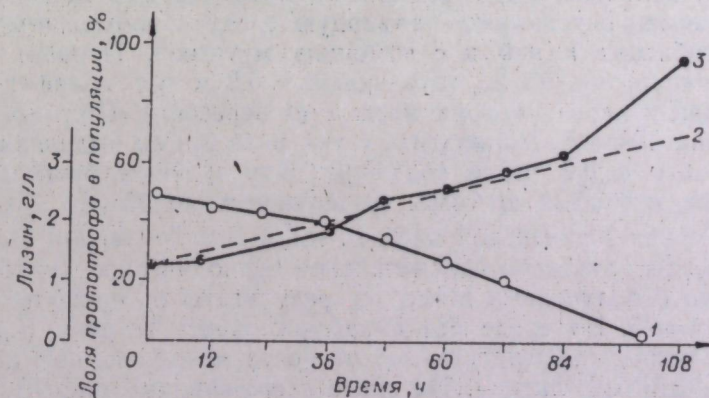


Рис. 1. Динамика соотношения ауксотрофного и прототрофного штаммов *Brevibacterium 22 L.* при непрерывном культивировании:

1 — лизин; 2 — процент прототрофа, определенный теоретически; 3 — процент прототрофа, найденный экспериментально.

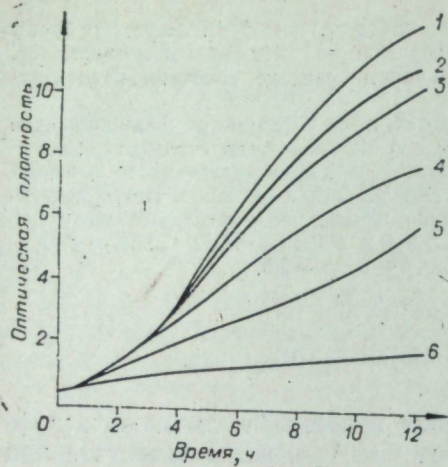


Рис. 2. Влияние различных концентраций солафура на рост *Brevibacterium* 22 L. 1—0,0 г/л; 2—0,01; 3—0,02; 4—0,04; 5—0,08; 6—0,16 г/л.

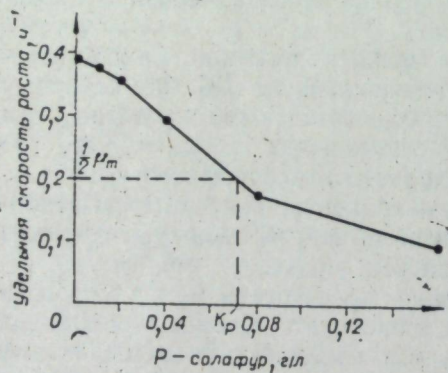


Рис. 3. Зависимость удельной скорости роста *Brevibacterium* 22 L. от концентрации солафура.

$$\mu = \mu_{\max} K_p / K_p + P,$$

где $\mu_{\max} = 0,38 \text{ ч}^{-1}$ — максимальная удельная скорость роста на среде без ингибитора; $K_p = 0,07 \text{ г/л}$ — концентрация ингибитора, при которой удельная скорость роста равна половине максимальной; P — концентрация ингибитора.

Дальнейшее повышение устойчивости *Brevibacterium* 22 L. к солафуру было получено следующими способами: методом последовательных пересевов микроорганизмов на твердую среду с повышенным содержанием ингибитора в ней и с помощью мутагена. Первым методом штамм *Brevibacterium* 22 L., устойчивый к 0,2 мг/мл солафура в среде, был выделен через полтора месяца (4 пересева). Применение нитрозогуанидина позволило сократить в три раза время выделения штамма, устойчивого к 0,3 мг/мл солафура. В результате были отобраны два наиболее активных штамма, выделяющих до 15—18 г/л лизина, обозначенные как *Brevibacterium* 22 L. sol₁^r и *Brevibacterium* 22 L. sol₂^r.

Далее было проведено сравнительное периодическое культивирование исходного и полученных штаммов, результаты которого представлены на рис. 4 и 5. На среде без солафура (рис. 4) рост мутантных штаммов не отличался существенно от роста исходного при некотором снижении биосинтеза лизина. На среде с солафуrom (рис. 5) длительность лаг-фазы исходной культуры значительно увеличилась (до 72 ч) с соответствующей задержкой лизинообразования. Выделение продукта *Brevibacterium* 22 L. sol₁^r и *Brevibacterium* 22 L. sol₂^r на среде с солафуrom было выше, чем на среде без солафура, и достигало 13—

Рассмотрим другую причину неустойчивости продуктообразующей культуры при непрерывном выращивании на богатых средах, а именно, заражение посторонними микроорганизмами. Для практических целей это, по-видимому, представляет серьезную опасность [1, 9]. Одним из возможных способов борьбы с заражением является предварительная адаптация популяции к какому-либо антисептику.

В качестве ингибитора, к которому предполагалось повышение резистентности исходного штамма, был взят солафур, так как он обладает широким антимикробным спектром действия и хорошо растворим в воде [10]. Предварительно исследовалось влияние различных концентраций солафура на рост исходного штамма *Brevibacterium* 22 L. Результаты представлены на рис. 2. По этим данным определялась зависимость удельной скорости роста исходной культуры от различных концентраций солафура, которая показана на рис. 3 и выражается уравнением Иерусалимского [11]

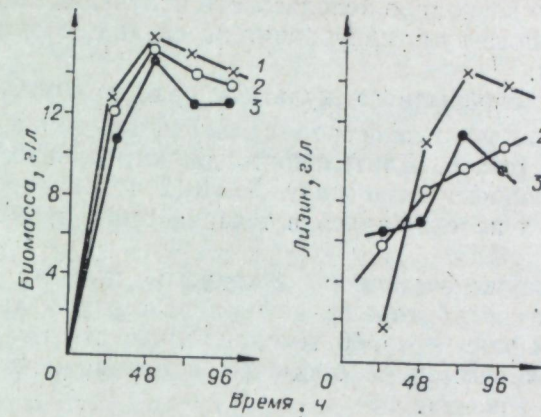


Рис. 4. Периодическое культивирование исходного и мутантного штаммов на кукурузно-мелассной среде;

1 — *Brevibacterium* 22 L.; 2 — *Brevibacterium* 22 L. sol₁^r; 3 — *Brevibacterium* 22 L. sol₂^r.

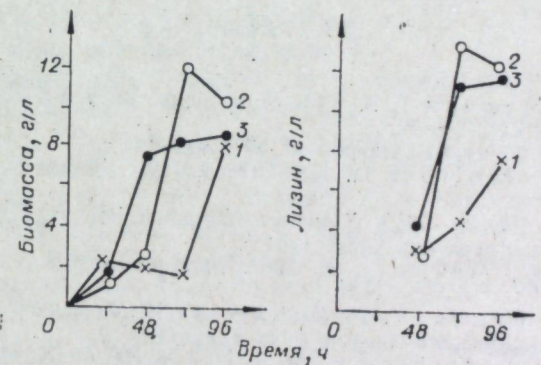


Рис. 5. Периодическое культивирование исходного и мутантного штаммов на кукурузно-мелассной среде с солафуrom в концентрации 0,1 г/л;

1 — *Brevibacterium* 22 L.; 2 — *Brevibacterium* 22 L. sol₁^r; 3 — *Brevibacterium* 22 L. sol₂^r.

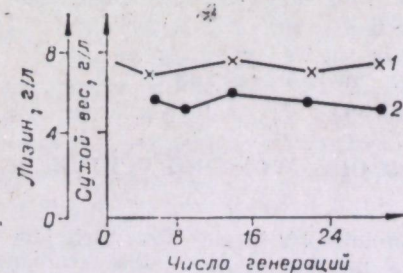


Рис. 6. Непрерывное культивирование *Brevibacterium* 22 L. sol₁^r на кукурузно-мелассной среде с солафуrom в концентрации 0,1 г/л. 1 — сухой вес; 2 — лизин.

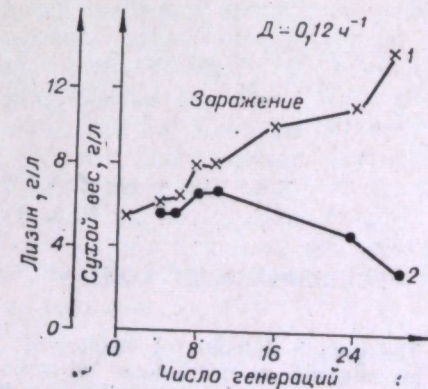


Рис. 7. Непрерывное культивирование *Brevibacterium* 22 L. на кукурузно-мелассной среде: 1 — сухой вес; 2 — лизин.

14 г/л лизина. Это позволило использовать полученные мутантные штаммы для непрерывного культивирования на среде с повышенным количеством ингибитора.

Результаты непрерывного культивирования *Brevibacterium* 22 L. sol₂ на кукурузно-мелассной среде с солафуром в концентрации 0,1 г/л представлены на рис. 6. Длительность данного процесса достигала 40 генераций при скорости разведения $D=0,12 \text{ ч}^{-1}$, концентрация лизина равнялась 6 г/л и не снижалась в течение всего времени культивирования.

Параллельное выращивание исходного штамма *Brevibacterium* 22 L. на среде без ингибитора привело к заражению культуры посторонней микрофлорой уже через 16 генераций, что выражалось в повышении концентрации суммарной биомассы и одновременном падении лизинообразования (рис. 7).

Институт физики им. Л. В. Киренского
СО АН СССР,
Красноярский государственный университет

Поступила в редакцию
4/III 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Бекер М. Е., Межиня Г. Р. 1975. Микробиология, т. 4. Итоги науки и техники. М., ВИНТИ АН СССР, с. 52.
2. Браун В. 1968. Генетика бактерий. М., «Наука». 147 с.
3. Cooper C., Fernstrom I., Miller S. 1944. *Industr. and Engng. Chem.*, 36, 504.
4. Емельянова И. З. 1969. Химико-технический контроль гидролизных производств. М., «Лесная промышленность». 41 с.
5. Мейнелл Дж., Мейнелл Э. 1967. Экспериментальная микробиология. М., «Мир». 14 с.
6. Куцева Л. С., Арешкина Л. Я., Ключева Н. М., Скоробогатова Е. П. 1966. Продукты микробного синтеза. Рига, «Зинатне». 61 с.
7. Lederberg J., Lederberg E. M. 1952. *J. Bacteriology.*, 63, N 2, 399.
8. Давыдович Т. И., Печуркин Н. С., Сомова Л. А. 1974. Ферментация Рига, «Зинатне». 74 с.
9. Калинин З. А., Пелцмане И. Ж. 1972. Микроорганизмы — продуценты биологически активных веществ. Рига, «Зинатне». 67 с.
10. Крузметра Л. В. 1964. Нитрофурановые препараты в борьбе со стафилококковой инфекцией. Рига, Изд-во АН ЛатвССР, 54 с.
11. Иерусалимский Н. Д. 1963. Основы физиологии микробов. М., Изд-во АН СССР. 216 с.

T. I. Pis'man, T. V. Elkina, M. I. Teremova,
N. S. Pechurkin

PECULIARITIES OF CONTINUOUS PRODUCT — FORMING CULTURE

The growth dynamic of auxotrophic and prototrophic strains *Brevibacterium* 22L was investigated at continuous cultivation as a function of their initial relationship. The possibility of sterility increase of continuous cultivation process of *Brevibacterium* 22L — lysin producer is also shown by means of obtaining of mutants, steady to the growth inhibitor of solafur their growth and product — forming is studies in comparison with an initial strain.

А. М. КУЗНЕЦОВ, Э. К. РОДИЧЕВА, Л. П. РОЖАЕВА

ПОЛУСИНТЕТИЧЕСКАЯ СРЕДА ДЛЯ СВЕЯЩИХСЯ БАКТЕРИЙ РОДА *PHOTOBACTERIUM*

Известно, что многие микроорганизмы хорошо растут и развиваются на природных средах, часто подобранных эмпирически, так как в таких средах, как правило, имеются все компоненты, необходимые для роста и развития. Однако среды с таким составом мало пригодны для изучения физиологии, обмена веществ микроорганизмов: при использовании их бывает трудно учесть потребности в ряде компонентов среды, а также проанализировать, какие вещества образуются при развитии микроорганизмов. Это связано с тем, что состав натуральных сред очень сложен, кроме того, он непостоянен — существенно изменяется в зависимости от сырья и способа приготовления.

Многолетняя работа в лаборатории со светящимися бактериями на эмпирически подобранной среде Егоровой [1] показала, что эта среда полностью удовлетворяет потребностям фотобактерий, но часто не вполне стабильна, что объясняется различием таких компонентов, как рыбная вытяжка, водопроводная вода, пептон.

Более стабильны полусинтетические среды, которые имеют определенный минеральный состав и небольшие количества автолизата дрожжей, гидролизата казеина или пептона [2].

Питательные среды, оптимальные для роста светящихся бактерий, несколько отличаются от сред, оптимальных для свечения, и поэтому авторы часто приводят две прописи сред для одного и того же штамма. Такие данные имеются и в одной из наших предыдущих работ [3].

В нашей лаборатории широко используется шт. 54 светящихся бактерий рода *Photobacterium* из коллекции Института физики СО АН СССР. Этот штамм хорошо растет на среде Егоровой, однако интенсивность его свечения на этой среде незначительна. В настоящей работе была предпринята попытка найти компромиссную полусинтетическую среду для этого штамма, на которой бы он не только хорошо рос, но и светился.

Из литературных данных [4—6] известны полусинтетические среды, используемые для культивирования различных видов светящихся бактерий. Чтобы проверить возможность культивирования исследуемого штамма на полусинтетической среде, мы выбрали две среды, наиболее различающиеся по минеральному составу: среду, используемую Бергером для культивирования *Photobacterium pierantoni* [4], и среду, используемую Эберхардом для культивирования *Photobacterium foscheri* [5]. Эти среды условно обозначим цифрами I и II соответственно.

Культивирование исследуемого штамма светящихся бактерий на этих средах показало, что на среде I бактерии растут хорошо, но плохо светятся, а на среде II, наоборот, при слабом росте дают относительно высокую интенсивность свечения. Поэтому мы решили, используя варианты этих двух сред, подобрать такую среду, на которой *Photobacterium* sp. (шт. 54) хорошо бы росли и светились.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили светящиеся бактерии рода *Photobacterium* sp. (шт. 54) из коллекции Института физики СО АН СССР. Бактерии предварительно выращивали на скошенном агаре на среде Егоровой, затем смывали 3%-ным раствором NaCl, центрифугировали 15 мин при 8 тыс. об/мин на центрифуге ЦЛН-1 и ресуспендировали

3%-ным раствором NaCl на магнитной мешалке ММ-3 до получения однородной суспензии.

Исходную суспензию — посевной материал — засеивали по 1 мл в колбочки с 50 мл среды. Таким образом, во всех колбочках начальная концентрация клеток получалась практически одинаковой. Культивирование велось на качалке при 150 колебаниях в минуту при температуре $29 \pm 0,5^\circ\text{C}$, которая на среде Егоровой оптимальна для данного штамма. За ростом бактерий следили по показаниям фотоэлектрокалориметра ФЭК-56М-У4.1. Свечение измеряли при барботировании суспензии воздухом, температура поддерживалась той же, при которой проводилось культивирование на установке, изготовленной в нашей лаборатории. В качестве светоприемника использовался фотоумножитель ФЭУ-64, спектральная чувствительность которого перекрывает спектр излучения бактерий. Регистрирующим прибором служил микроамперметр М-95. Культивирование велось в течение 9 ч. За это время культура проходит все фазы роста.

За основу при приготовлении сред была взята среда II, в которую последовательно добавляли отдельные химические компоненты в концентрации, равной концентрации их в среде I, или химические компоненты, которые отсутствуют в среде II, но есть в среде I. Таким образом было приготовлено шесть сред без цитрата натрия, еще шесть сред были получены добавлением к этим первым цитрата натрия. Цитрат натрия может связывать ионы металлов (хелатообразующие комплексы) и в зависимости от того, какие ионы он связывает, обладает ингибирующим или стимулирующим действием [2]. Кроме того, цитрат натрия может использоваться бактериями как источник углерода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Культивирование бактерий на этих средах при начальной pH 7,0 (такой же, как у сред I и II) показало, что на шести средах, приготовленных с добавлением цитрата натрия, бактерии растут и светятся лучше, чем на средах без добавления цитрата натрия. Однако при сравнении этих сред с исходными выявлено, что на среде II свечение было более высоким, хотя скорость роста на этой среде была ниже, чем на полученных нами средах.

Анализ кривых роста и изменения во времени удельного свечения исследуемого штамма на средах с цитратом натрия, позволил выделить среду, которую мы условно обозначили средой III, на которой интенсивность свечения бактерий существенно выше, чем на среде I, хотя несколько ниже, чем на среде II. Рост же на полученной среде III существенно лучше, чем на среде II, и приблизительно того же порядка,

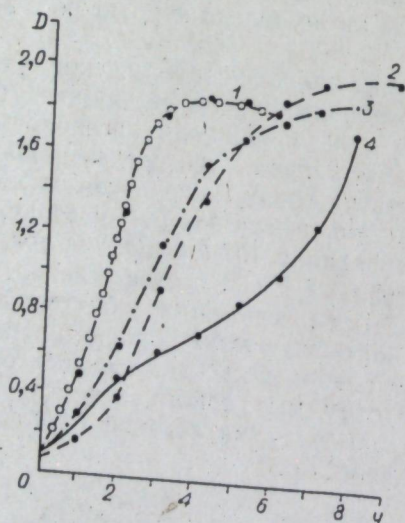


Рис. 1. Рост *Photobacterium* sp. (шт. 54) на питательных средах разного состава при (pH 7,0). 1 — на среде Егоровой; 2 — на среде III; 3 — на среде I; 4 — на среде II.

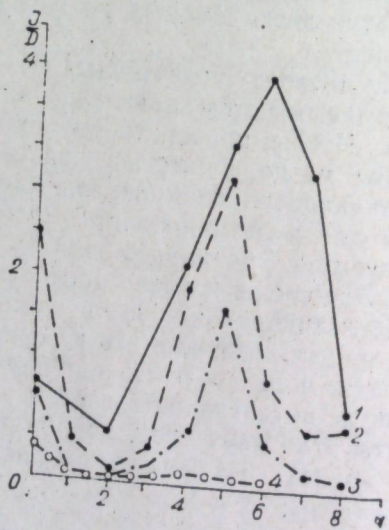


Рис. 2. Динамика удельного свечения *Photobacterium* sp. (шт. 54) при росте на питательных средах разного состава при pH 7,0. 1 — на среде II; 2 — на среде III; 3 — на среде I; 4 — на среде Егоровой.

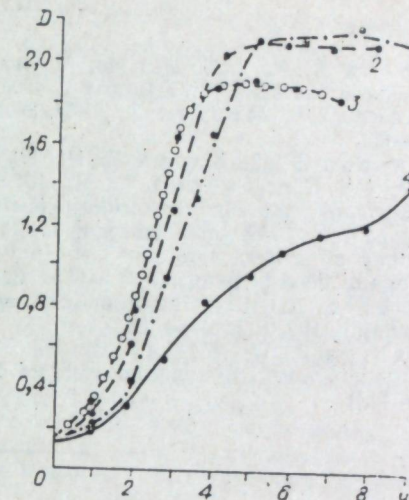
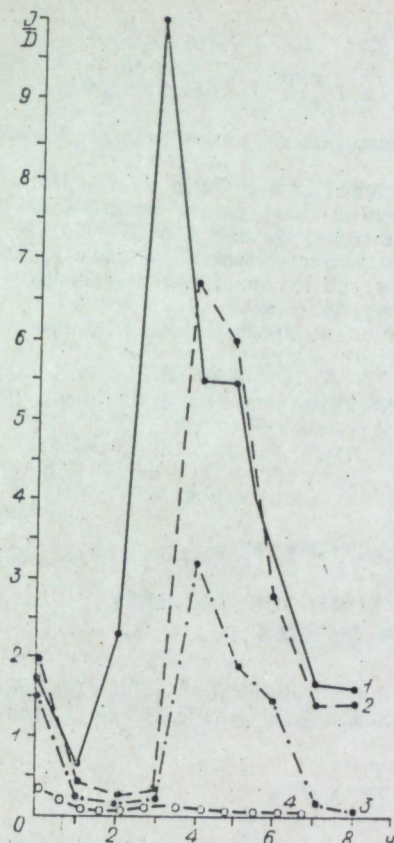


Рис. 4. Рост *Photobacterium* sp. (шт. 54) на питательных средах разного состава при pH=7,5. 1 — на среде I; 2 — на среде III; 3 — на среде Егоровой; 4 — на среде II.

Рис. 3. Динамика удельного свечения *Photobacterium* sp. (шт. 54) при росте на питательных средах разного состава при pH 7,5. 1 — на среде II; 2 — на среде III; 3 — на среде I; 4 — на среде Егоровой.

что и на среде I. На рис. 1 и 2 представлены кривые роста и свечения для сред Егоровой, I, II и III.

Культивирование светящихся бактерий на природных средах показало, что на рост и люминесценцию бактерий существенно влияет pH среды. Поэтому были сняты кривые роста и свечения на этих шести средах при различных pH: $6,0 \pm 0,1$; $7,0 \pm 0,1$; $7,5 \pm 0,1$ и $8,0 \pm 0,1$. Следует заметить, что в процессе роста периодической культуры pH среды не оставалась постоянной: в первые 3—4 ч роста отмечалось подкисление среды — падение pH на 0,4—0,6 единицы, затем после выхода культуры на стационарную фазу роста — возрастание pH на 0,2—0,3 единицы.

При культивировании светящихся бактерий на среде III при pH 7,4—7,5 удельная интенсивность свечения была существенно выше, чем при всех остальных исследованных значениях pH. Скорость роста при этом значении pH была также выше (рис. 3, 4).

Эти исследования позволили прийти к заключению, что выбранная нами среда III является компромиссной для получения достаточно хорошей скорости роста и свечения исследуемого штамма. Состав этой среды следующий: на 1 л дистиллированной воды. KH_2PO_4 — 2,72 г, Na_2HPO_4 — 3,7, $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ — 0,5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,2, NaCl — 30, цитрат натрия — 0,65, пептон — 5 г, глицерин — 2 мл; pH 7,4 — 7,5.

Предлагаемая среда имеет только один сложный ингредиент — пептон, она более стабильна, проще в приготовлении, дешевле, чем среда Егоровой, и может быть рекомендована для более широкого использования в лабораторных исследованиях светящихся бактерий.

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

Поступила в редакцию
26/IV 1977 г.

1. Егорова А. А. 1929. Цит. по: Чумакова Р. И., Гительзон И. И. 1975. Светящиеся бактерии. М., «Наука», с. 49.
2. Мейнел Дж., Мейнел Э. 1967. Экспериментальная микробиология. М., «Мир», с. 46—65.
3. Родичева Э. К., Харук В. И., Кузнецов А. М., Фиш А. М., Чумакова Р. И., Щербакова Г. Я. 1973. Оптимизация состава питательной среды для бактерий рода *Photobacterium*.— Микробиология, 42, вып. 1, с. 65—69.
4. Bergter F. 1969. Light emission of *Photobacterium pierantonii* a model system for the study of product formation, on continuous cultivation of microorganisms.— Proceedings of the 4-th Symposium held in Prague, p. 247—254.
5. Eberhard A. 1972. Inhibition and activation of bacterial luciferase synthesis.— J. Bacteriol., 109, 3, 1101—1105.
6. Hastings J. W., Rilley W. H., Massa J. 1965. The purification properties and chemiluminescent quantum yield of bacterial luciferase.— J. Biol. Chem., 240, 3, 1473—1481.

А. М. Куснетсов, А. К. Родичева, Л. Р. Розхаева

SEMISYNTHETIC MEDIA FOR LUMINOUS BACTERIA
PHOTOBACTERIUM SPECIES

The experiments on obtaining semisynthetic nutrient media for luminous bacteria *Photobacterium* sp. (strain 54) on which the latter show a good growth and light production are presented. Optimum pH value is also given.

УДК 632.937.3.2.5.4

Т. К. Кальвиш, Н. В. Кривцова

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МУСКАРДИНОВЫХ ГРИБОВ
И *BACILLUS THURINGIENSIS* VAR. *GALLERIAE*

В природных условиях насекомых нередко поражают смешанные болезни, вызываемые двумя или даже тремя возбудителями. Они часто носят характер разлитых эпизоотий и играют важную роль в ограничении численности насекомых [1, 2]. Получены положительные результаты и при искусственном заражении насекомых одновременно различными возбудителями, в том числе грибами совместно с бактериями [3—7]. Применение комбинированных микробиологических препаратов открывает новые возможности в борьбе с вредными насекомыми в различных погодных условиях. Однако этому вопросу до сих пор уделяется мало внимания. Слабо изучено взаимодействие составляющих патогенов, от характера которого зависит конечный эффект при смешанном заражении насекомых.

Известно, что мускардиновые грибы проявляют антагонистические свойства по отношению ко многим почвенным сапрофитам, эпифитным и некоторым фитопатогенным грибам [8—11]. Имеются данные об антибиотическом действии культуральных фильтратов *Beauveria bassiana* (Bals) Vuill. на некоторые микроорганизмы [12, 13 и др.]. О взаимодействии мускардиновых грибов и энтомопатогенных бактерий сведений мало. В доступной нам литературе найдено лишь сообщение Масеры (Masega) [см. 14] об антагонистическом влиянии *Serratia marcescens* на *B. bassiana*: бактерия довольно значительно снижала вызываемую грибом гибель мучного хрущака (*Tenebrio molitor* L.).

Целью наших исследований было выяснение характера взаимоотношений мускардиновых грибов и *Bacillus thuringiensis* var. *galleria* в культуре и при совместном заражении насекомых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Антибактериальную активность грибов определяли методами агаровых блочков и двойных агаровых пластинок, антигрибную активность бактерий—методами желобка и лунок [15—17].

Исследовано взаимодействие мускардиновых грибов *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *B. tenella* (Del.) Siem., *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith, а также патогенных для насекомых штаммов грибов *Aspergillus repens* (Cda) d By, *A. versicolor* (Vuill.) Tirab., *Fusarium oxysporum* Schlecht. em. Snyd. et Hans. var. *orthoceras* (App. et Wr.) Bilai и *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bain. с двумя штаммами *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*.

Грибы и бактерии были выделены от различных насекомых, погибших в природе или лаборатории (при содержании в садках). Кроме того, использованы два штамма *B. tenella*, изолированные В. М. Шараповым из шерстного покрова мышевидных грызунов.

В качестве тест-насекомых в опытах по заражению грибами совместно с бактериями использованы гусеницы боярышницы (*Aporia crataegi* L.), листовертки зеленой дубовой (*Tortrix viridana* L.), совки капустной (*Barathra brassicae* L.) и белянки капустной (*Pieris brassicae* L.).

Заражение грибами проводили гиподермально спорами свежих культур, выращенных на сусло-агаре в дозе около 50 тыс. спор. Бактериальной суспензией с титром 200 млн. спор/мл обрабатывали корм, который давали насекомым. Продолжительность опыта 14 дней, повторность вариантов 2—3-кратная.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Опыты показали, что возбудители белой и зеленой мускардины в культуре проявляют антагонистическое отношение к *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (табл. 1), однако степень антибактериальной активности зависит от таксономической принадлежности микроорганизма. Так, все испытанные штаммы *B. bassiana* и *M. anisopliae* оказались антагонистами (рис. 1, 2), но штаммы *M. anisopliae* обладали более высокой активностью, чем штаммы *B. bassiana*. Среди изолятов *B. tenella* и *P. farinosus* некоторые совершенно не угнетали *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*, остальные показали слабую или среднюю антибактериальную активность (рис. 3).

Антагонистическое отношение к энтомопатогенным бактериям проявили не только штаммы грибов, изолированные от насекомых, но и изоляты, выделенные из шерстного покрова мышевидных грызунов. Исходя из полученных данных можно считать антагонистическое отношение к энтомопатогенным бактериям *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* характерным признаком мускардиновых грибов. Антибиотическая ак-

Таблица 1
Антибактериальная активность мускардиновых грибов по отношению к *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*

Вид гриба	Колич. испытан. штаммов	Из них обладают антибактериальной активностью				
		всего, %	с зоной подавления роста бактерий, мм			
			2—7	7—12	12—17	17—22
<i>B. bassiana</i>	10	10(100)	2	5	3	—
<i>B. tenella</i>	11	9(81,8)	4	4	1	—
<i>M. anisopliae</i>	7	7(100)	1	1	3	2
<i>P. farinosus</i>	10	7(70)	3	4	—	—

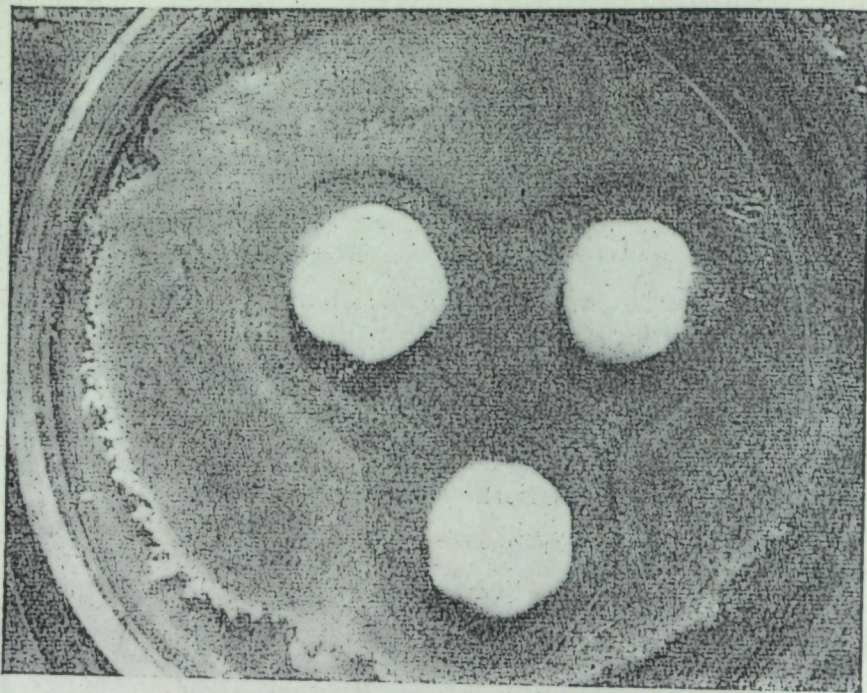


Рис. 1. Зоны отсутствия роста *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (шт. И-77) вокруг блоков из культуры *B. bassiana* (шт. 99-73).

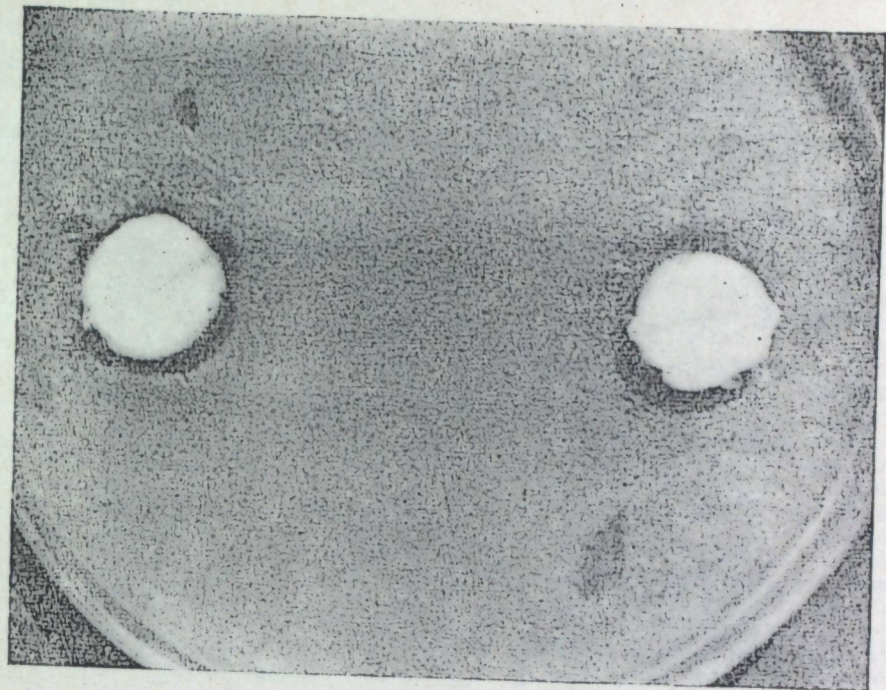


Рис. 3. Зоны отсутствия роста *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (шт. 69-6) вокруг блоков из культуры *B. tenella* (шт. 32-67).

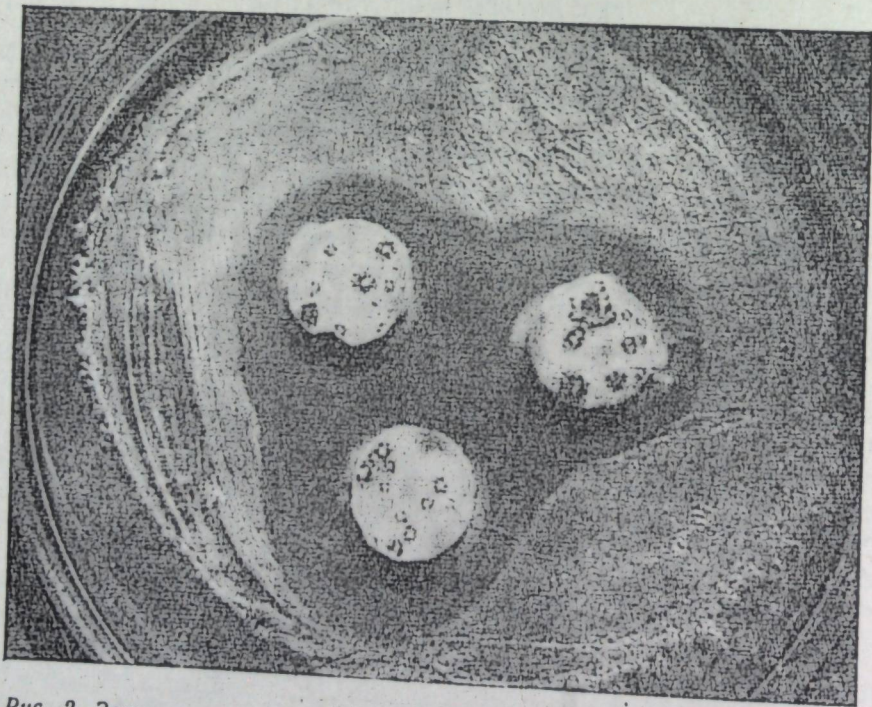


Рис. 2. Зоны отсутствия роста *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (шт. И-77) вокруг блоков из культуры *M. anisopliae* (шт. Р-72).

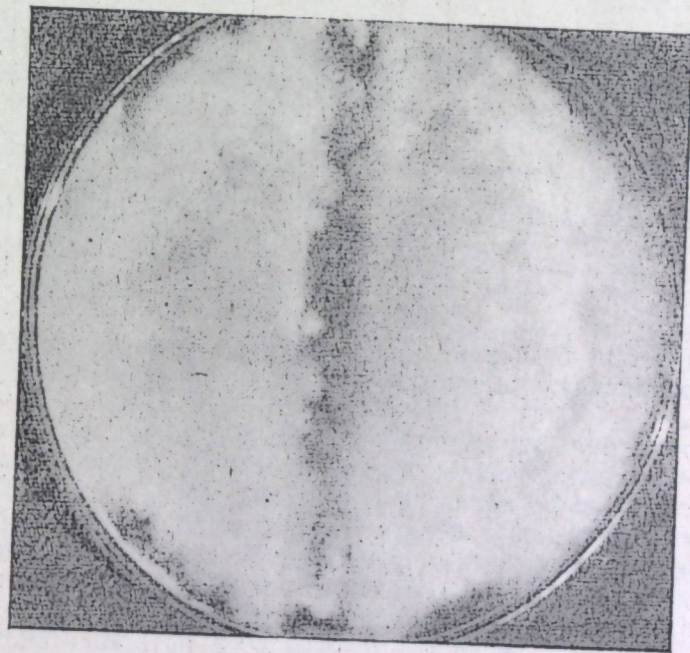


Рис. 4. Наполнение гриба *B. bassiana* (шт. 26-75) на желобок с культуральной жидкостью и культурой *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (шт. 69-6).

тивность этих видов, видимо, обеспечивает их конкурентоспособность, а следовательно, играет существенную роль в сохранении и распространении мускардиновых грибов в различных микроценозах. Штаммы грибов *A. repens*, *A. versicolor*, *F. oxysporum* var. *orthoceras* и *S. brevicaulis*, — слабовирулентные по отношению к тест-насеко-

мым (гибель 15—30%), в противоположность мускардиновым грибам, не угнетали роста энтомопатогенных бактерий. При исследовании антигрибной активности двух штаммов *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (69-6 и И-77) оказалось, что ни один из них не подавляет роста мускардиновых грибов. Грибы развивались так же,

Таблица 2

Гибель тест-насекомых (%) при совместном заражении их грибами и бактериями

Вариант опыта	<i>Aporia crataegi</i>	<i>Tortrix viridana</i>	<i>Barcthra brassicae</i>	<i>Pieris brassicae</i>
<i>B. bassiana</i> , шт. 93—73+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	—	10,0	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 99—73+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	—	16,7±3,3	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 93—73+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 544 р.	—	23,3±1,7	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 99—73+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 544р	—	23,3±3,3	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 26—75+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	—	—	100	100
<i>B. bassiana</i> , шт. 51—75+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	100	—	100	100
<i>B. bassiana</i> , шт. 51—75+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. И-77	100	—	100	100
<i>A. repens</i> , шт. 10—75+ <i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	100	—	—	—
<i>A. repens</i> , шт. 10—75+ <i>Bac. thuringiensis</i> , var. <i>galleriae</i> , шт. И-77	90,0	—	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 93—73	—	20,0	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 99—73	—	20,0	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 26—75	—	—	—	—
<i>B. bassiana</i> , шт. 51—75	80,0	—	81,7±1,7	61,7±1,7
<i>A. repens</i> , шт. 10—75	23,3±1,7	—	83,3±1,7	73,3±1,7
<i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 69—6	76,7±1,7	0,0	18,3±1,7	63,3±1,7
<i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. 544р	—	0,0	—	—
<i>Bac. thuringiensis</i> var. <i>galleriae</i> , шт. И-77	71,7±1,7	—	16,7±1,7	51,7±1,7
Контроль	3,3±1,7	3,3±1,7	0,0	0,0

как и в отсутствие бактерий, наполняя на желобки и лунки, куда вносилась культуральная жидкость вместе с бактериальной культурой (рис. 4, 5).

При совместном заражении насекомых грибами и бактериями независимо от характера их взаимоотношения в культуре в большинстве вариантов опыта наблюдался синергический эффект (табл. 2). Так, при раздельном применении гибель от штаммов *B. bassiana*, обладающих антибиотической активностью, у гусениц боярышницы составила 80%, капустной совки — 81,7—83,3, белянки — 61,7—73,3%, от штаммов *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* — соответственно 71,7—76,7; 16,7—18,3; 51,7—63,3%, совместное же применение этих патогенов вызвало полную гибель всех тест-насекомых (разница между вариантами достоверна).

Синергический эффект получен и при совместном применении гриба *A. repens* со штаммами *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* против гусениц боярышницы, хотя гибель вредителя от одного гриба была незначительной (23%).

Таким образом, антагонистические свойства, проявляемые мускардиновыми грибами по отношению к *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* в культуре, не препятствуют получению синергического эффекта при совместном заражении грибами и бактериями насекомых. Однако си-

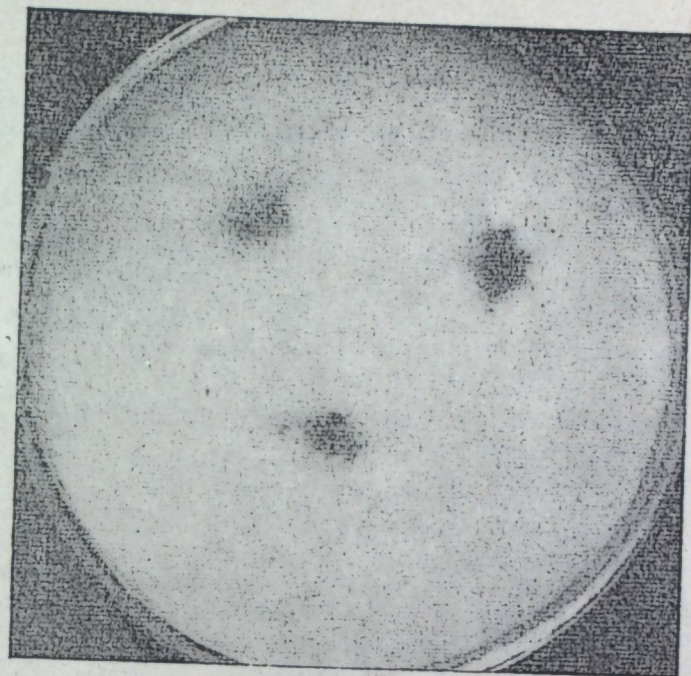


Рис. 5. Наполнение гриба *B. tenella* (шт. 30—64) на лунки с культуральной жидкостью и культурой *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* (шт. И-77).

нергический эффект имеет место лишь в случае сравнительно высокой вирулентности хотя бы одного из возбудителей. Если же оба патогена слабовирулентны по отношению к насекомому, то его гибель при смешанной инфекции остается на том же уровне, или может быть даже меньшей, чем от каждого возбудителя в отдельности, что наблюдалось в наших опытах с листоверткой (см. табл. 2). Штаммы *B. bassiana* вызывали низкую гибель вредителя (20%), а штаммы *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* оказались авирулентными по отношению к листовертке. Гибель гусениц при совместном применении изолятов *B. bassiana* и бактерий была также низкой, а в двух вариантах даже ниже, чем при использовании одних грибов.

Встают вопросы, что же происходит при совместном заражении насекомых грибами и бактериями, почему антагонистическое взаимодействие их при совместном культивировании не мешает получению синергического эффекта при заражении насекомых. Наше гипотетическое объяснение этого явления состоит в следующем. Грибы заражают насекомых в природе через покровы. В организм насекомого они проникают медленнее, чем бактерии. Последние же, попав в кишечник, размножаются, выделяют токсины и вызывают гибель наиболее чувствительных особей или значительно ослабляют насекомое, делают его более восприимчивым к грибному возбудителю, который и приводит к гибели более устойчивых особей. Если гриб отличается высокой агрессивностью и вирулентностью, он довольно быстро проникает в гемоцель и развивается там, угнетая дальнейшее размножение бактерий продуктами своего метаболизма. Насекомое в этом случае погибает от микоза. Таким образом, патогены вначале действуют независимо друг от друга. Наиболее вирулентный из них подготавливает почву для проникновения другого, менее вирулентного, что в конечном счете обеспечивает синергический эффект.

1. Евлахова А. А., Швецова О. И. 1953. Наставление по изучению болезней насекомых и применению микробиологического метода защиты растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.
2. Кальвиш Т. К., Жимерикин В. Н. 1974. Влияние грибной и вирусной инфекции на популяцию рыжего соснового пилильщика в очаге его массового размножения.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол., наук, вып. 3, 66—70.
3. Кальвиш Т. К. 1968. Патогенные грибы сибирского шелкопряда и перспективы их применения для борьбы с вредителем.—В кн.: Пути химизации и интенсификации сельского хозяйства Новосибирской обл. Новосибирск, с. 225—227.
4. Калюга М. В. 1968. Совместное применение микробиологических препаратов в борьбе с вредителями.—Энтомол. обозрение, 47, № 3, 450—453.
5. Кальвиш Т. К. 1969. Возбудители микозов некоторых листогрызущих насекомых Сибири и Казахстана.—«Микология и фитопатология», 3, вып. 5, 403—409.
6. Кривенцов Ю. И., Опанасюк Т. И. 1971. Действие энтобактерина и боверина на некоторых чешуекрылых вредителей сада.—В кн.: Биологические методы защиты плодовых и овощных культур от вредителей, болезней, сорняков как основа интегрированных систем. Тезисы докладов, Кишинев, с. 163—164.
7. Ferron P., Hurpin B., Robert P. H. 1969. Sensibilisation des larves de *Melolontha melolontha* L. à la mycose à *Beauveria tenella* par une infection préalable à *Bacillus popilliae*.—Entomophaga, 14, N 4, 429—437.
8. Плешанова Г. И. 1970. Взаимодействие энтомопатогенных грибов с почвенными грибами-сапрофитами.—В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в лесном хозяйстве. Иркутск, с. 220—226.
9. Laine L., Nuorteva M. 1970. Über die antagonistische Einwirkung der insektenpathogenen Pilze *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. und *B. tenella* (Delacr.) Siem. auf den Wurzelschwamm (*Fomes annosus* (Fr.) Cooke).—Acta forest. fenn., N. 111.
10. Кальвиш Т. К. 1972. Взаимоотношение микофлоры гусениц сибирского шелкопряда с энтомопатогенными грибами.—Микология и фитопатология, 6, вып. 2, 157—159.
11. Кальвиш Т. К., Секпит-оол Т. М. 1974. Взаимоотношения мускардиновых грибов с микофлорой непарного шелкопряда и эпифитными грибами кормовых растений вредителя.—В кн.: Микробиология — народному хозяйству. Новосибирск, «Наука», с. 8—17.
12. Евлахова А. А., Тарасов Л. Г. 1970. Антибактериальная активность культуральной жидкости гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.—Вестник сельскохозяйственной науки, № 8, 120—122.
13. Vining L. C., Kelleher W. I., Swarting A. E. 1962. Oosporein production by a strain of *Beauveria bassiana* originally identified as *Amanita muscaria*.—Can. J. Microbiol., 8, N 6, 931.
14. Krieg A. 1971. Interactions between pathogens.—In: Microbial control of insects and mites. London—N.-Y., p. 459—468.
15. Литвинов М. А. 1947. Новый вариант «чашечного» метода для выяснения антибиотической активности грибов.—Природа, № 11, 58—64.
16. Егоров Н. С. 1965. Микробы — антагонисты и биологические методы определения антибиотической активности. М., «Высшая школа».
17. Харченко С. Н. 1973. Изучение антибиотических свойств грибов.—В кн.: Методы экспериментальной микологии, Киев. «Наукова думка».

T. K. Kalvish, N. V. Krivtsova

INTERACTION OF MUSCARDINE FUNGI AND BACILLUS THURINGIENSIS VAR. GALLERIAE IN VITRO AND IN VIVO

In culture muscardine fungi *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *B. tenella* (Del.) Siem., *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Er.) Brown et Smith show antibacterial activity concerning *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*. In spite of this activity synergistic effect has been found when combined infesting the insects with fungi and bacteria in case of comparatively high virulence for one of the pathogens. *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* has no fungicidal or fungistatic effect on muscardine fungi.

В. В. ГУЛИЙ, С. Ю. РЫБИНА, Э. Н. АБДУЛЛАЕВ

МИКРОСПОРИДИОЗЫ ЯБЛОННОЙ ПЛОДОЖОРКИ В ВОСТОЧНЫХ РАЙОНАХ СССР

Несмотря на важное экономическое значение яблонной плодовой жорки, далеко не полно изучены биотические факторы, регулирующие ее численность. Это относится в первую очередь к облигатным микроорганизмам, не культивирующимся на известных питательных средах, работы с которыми предполагают использование современной микроскопической техники и постановки биологических проб на насекомых.

Многие патогенные для яблонной плодовой жорки микроорганизмы изучены лишь в отдельных точках ареала хозяина, что не позволяет объективно судить о их географическом распространении [1—3].

Более широкие поиски энтомопатогенных микроорганизмов необходимы также для изучения их географической изменчивости и отбора форм, представляющих интерес для использования в биологической борьбе с вредителями.

Учитывая изложенное, мы провели поиск энтомопатогенных микроорганизмов из группы облигатных паразитов. Данная работа посвящена микроспоридиям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в течение 1972—1976 гг. в окрестностях Омска (плодовые насаждения СибНИИСХоза Сибирского отделения ВАСХНИЛ), Новосибирска (Бердская плодово-ягодная опытная станция, учхоз НСХИ), Томска (пос. Ягодное, Тимирязевский учебно-опытный лесхоз) и Самарканда (совхоз им. Калинина и др.). Из сухого материала готовили мазки, которые окрашивали азур-эозином по Романовскому — Гимза. Таким же образом окрашивали гемолимфу.

Живых личинок препарировали и из жирового тела, кишечника, слюнных желез и мальпигиевых сосудов готовили временные препараты в глицерине с физиологическим раствором (1:1). Микроскопию проводили методом фазового контраста.

Исследовали плодовой жорки в фазах личинки старших возрастов, зонимфы и куколки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В патологическом материале обнаружено два вида микроспоридий — *Nosema carpocapsae* Paillot (1938) и *Pleistophora carpocapsae* Simtschuk, Issi (1975). Характер распространения паразитов в различных популяциях яблонной плодовой жорки показан в таблице.

N. carpocapsae обнаружена во всех исследованных популяциях яблонной плодовой жорки. Жизненные формы паразита локализованы в

Распространение микроспоридий в популяциях яблонной плодовой жорки

Место сбора материала	Колич. проанализированного материала, экз.	Фаза развития	Встречаемость микроспоридий			
			<i>N. carpocapsae</i>		<i>P. carpocapsae</i>	
			абс. число	%	абс. число	%
Омск	120	Личинка	2	1,7	—	—
Новосибирск	467	»	15	3,2	—	—
Томск	100	Зонимфа	3	3	—	—
Самарканд	462	»	14	3	—	—
	68	»	—	—	12	17,6



Рис. 1. Споры и предспоровые формы *Nosema carpocapsae* в слюнной железе эонимфы яблонной плодовой жоржки.
Фазовый контраст, 90×100.



Рис. 2. Шизонты в цитоплазме секретирующей клетки слюнной железы.
Фазовый контраст, 90×100.

слюнных железах (рис. 1, 2) и в некоторых случаях обнаруживаются в гемоцитах и плазме крови. Размер спор колеблется в пределах $8,0-3,5 \times 5,5-2,2$ мк ($5,6 \pm 1,1 \times 3,8 \pm 1,1$).

Репродукция *N. carpocapsae* происходит в цитоплазме секретирующих клеток слюнных желез. Созревшие споры частично попадают в просвет железы и выделяются с секретом. Количество их нарастает по мере расширения диаметра канала железы. Различные стадии паразита, преимущественно споры, попадают таким образом во внешнюю среду, а также в просвет кишечника.

Pleistophora carpocapsae выявлена в материале, собранном в плодовом саду колхоза им. Кирова Самаркандской области. Жизненные



Рис. 3. Гемоциты эонимфы яблонной плодовой жоржки при заражении *Pleistophora carpocapsae* (а) и *Nosema carpocapsae* (б).

формы микроспоридий локализованы в слюнных железах, жировом теле, эпителии среднего отдела кишечника и гемоцитах. В мазках из жирового тела личинок яблонной плодовой жоржки, пораженных *P. carpocapsae*, обнаружены шизонты, споронты, споробласты и споры. Размер спор колеблется в пределах $2,7-1,3 \times 1,4-0,7$ мк ($1,9 \pm 0,8 \times 1,1 \pm 0,02$). Морфология паразита соответствует описаниям, имеющимся в литературе [3].

Яблонная плодовая жоржка при микроспоридиозах, вызываемых *Nosema carpocapsae* и *Pleistophora carpocapsae*, имеет характерные патологические изменения форменных элементов крови. К числу специфических изменений гемоцитов следует отнести образование округлых вакуолей в цитоплазме микронуклеоцитов, макронуклеоцитов и фагоцитов (рис. 3).

При поражении плодовой жоржки микроспоридией *P. carpocapsae* наряду со специфической вакуолизацией основных форм гемоцитов обнаружено полное разрушение эозинофилов. Протенновые и липопротенновые включения этих клеток отторгаются, циркулируют в плазме крови и могут фагоцитироваться сохраняющими активность гемоцитами. Одновременно в цитоплазме макронуклеоцитов и фагоцитов выявляются обширные зоны, не прокрашивающиеся азур-эозином.

Анализы патологического материала, собранного в различных географических зонах, а также данные литературы позволяют сделать

вывод, что микроспоридиозы, вызываемые *N. carpocapsae* и *P. carpocapsae*, широко распространены в природных популяциях яблонной плодовой гнили. Глубокие деструктивные изменения, наблюдаемые в органах и тканях личинок, позволяют считать микроспоридий одним из факторов смертности вредителя. Относительно малый процент пораженных личинок и эонимф еще не может дать объективных данных о роли паразита в регуляции численности плодовой гнили, так как микроспоридиоз осложняется гранулезом и вириозом, вызываемым сферическим вирусом, не образующим включений. Однако можно утверждать, что комплекс микроорганизмов может оказаться решающим в снижении численности вредителя. В дальнейшем целесообразно разработка экспресс-методов диагностики инфекционных болезней плодовой гнили, определение их роли как фактора смертности во всех фазах онтогенеза и использование этих данных для прогноза численности фитофага.

Сибирский научно-исследовательский институт
химизации сельского хозяйства СО ВАСХНИЛ,
Новосибирск,
Самаркандский государственный
педагогический институт

Поступила в редакцию
12/IV 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Paillot A. 1938. Le cycle evolutif de *Nosema carpocapsae*, microsporidie nouvelle parasite de *Carpocapsa (Laspeyresia) pomonella*.— С. R. Soc. Biol., 127, 1138—1140.
2. Вейзер Я. 1972. Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми. М., «Колос». 639 с.
3. Симчук П. А., Исси И. В. 1965. *Pleistophora carpocapsae* sp. n. (Microsporidia, Nosematidae)— паразит яблонной плодовой гнили.— Паразитология, IX, 3, 293—297.

V. V. Gulij, S. Y. Ribina, A. H. Abdullaev

MICROSPORIDIAN PARASITES OF CARPOCAPSA POMONELLA L. IN THE USSR EAST REGIONS

In the USSR east regions microsporidia *Nosema carpocapsae* Paillot, 1938, and *Pleistophora carpocapsae* Simtschuk. Issi, 1975 is found in the apple moth populations — *Carpocapsa pomonella* L. The pathomorphological character of disease and the infection rate of the pests are shown.

УДК 581.1.036 : 578.088

Н. А. АНИСТРАТОВА, Г. М. ТЕРЕШКОВА, Н. С. ЕРОШИН

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ПОСЛЕ ЗАМОРАЖИВАНИЯ — ОТТАИВАНИЯ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Для консервирования и длительного хранения биологических препаратов широко используются низкие температуры [1—3]. Остановка многих биохимических процессов холодом, без сомнения, сложна, для разработки оптимальных режимов хранения необходимо понять причины и механизмы повреждения клеток. В решении задач, связанных с изучением влияния низких температур на биологические объекты, важную информацию могут дать спектральные методы [4—6].

В данной работе проведено сравнительное изучение изменений в спектрах поглощения в инфракрасной и видимой областях после замораживания — оттаивания микроводорослей (*Chlorella vulgaris*, *Anacystis nidulans* и *Synechococcus* sp.), различающихся по экологическим и морфологическим признакам.

МЕТОДИКА

Клетки *Chl. vulgaris* и *An. nidulans* выращивали в периодическом режиме на люминистате (лампы ЛДС-40) при температуре 30—32°C. Интенсивность освещения составляла 20 Вт/м² ФАР. Культуру *Syn. sp.* выращивали в термостате при температуре 58—59° при облучении ее светом ламп типа ДРЛ-1000 с интенсивностью 18 Вт/м² ФАР. Для зеленой водоросли использовали среду Тамия, для синезеленых — среду № 6 [7]. После наращивания биомассы клетки водорослей отделяли от культуральной среды центрифугированием. Затем часть клеток каждой культуры отмывали в растворе 0,5 г/л NaCl, другую часть оставляли неотмытой. В первой серии опытов каждую пробу замораживали быстрым погружением в жидкий азот с экспозицией в 15 мин, с последующим медленным размораживанием со скоростью 8°C/мин. Вторую серию опытов проводили только на клетках хлореллы. Пробы выдерживали в течение 24 ч при температурах +4, —10, —35 и —196°. Замораживание до температуры жидкого азота было ступенчатым. Оттаивали клетки быстро, в течение 2—3 мин.

После действия указанных выше температур клетки водорослей проверяли на выживаемость по их способности к росту на жидких питательных средах в сравнении с контролем, которым служила исходная неотмытая культура.

Образцы для спектрофотометрирования готовили в виде высушенных при комнатной температуре пленок на пластинах из флюорита или тонких слоев пасты клеток. Спектры поглощения исследуемых водорослей записывали на приборах СФ-10 и UR-20. С помощью дополнительного стандартного самописца к прибору UR-20 ординаты увеличивали в 4 или 10 раз для любых выбираемых участков спектра. С целью выявления изменений в спектрах исследовали контрольные и опытные образцы не только сразу после оттаивания, но и после выдерживания проб при комнатной температуре в течение нескольких часов или суток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После действия на клетки низких температур в спектрах поглощения наблюдаются изменения, усиливающиеся со временем.

Основные особенности полученных спектров в видимой области можно объяснить, исходя из данных о существовании в клетках различных агрегированных форм пигментов [8, 9]. В красной области спектра выделяют, например, 4 формы хлорофилла *a* в пигмент-белково-липидном комплексе с максимумами поглощения около 662, 670, 677 и 684 нм

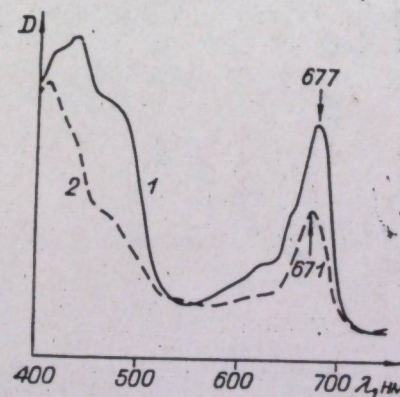


Рис. 1. Спектры поглощения водоросли *Chlorella vulgaris* (пленки) до и после замораживания — оттаивания. 1 — контрольный образец; 2 — через 8 ч после оттаивания.

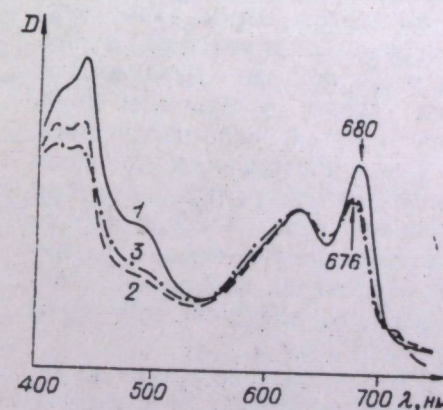


Рис. 2. Спектры поглощения водоросли *Synechococcus* sp. (пленки) до и после замораживания — оттаивания. 1 — контрольный образец; 2 — через 3 сут, 3 — через 11 сут после оттаивания.

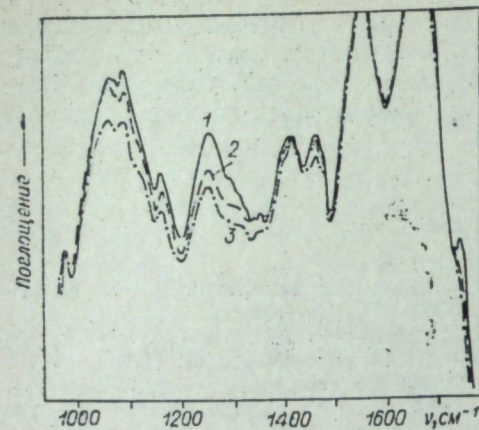


Рис. 3. ИК-спектры поглощения водоросли *Chlorella vulgaris* (пленки) до и после замораживания — оттаивания. 1 — контрольный образец; 2 — через 8 ч; 3 — через 1 сут после оттаивания.

(главный) [10]. При этом более агрегированной форме пигмента соответствует и более длинноволновый максимум.

Сдвиг главного максимума до 670 нм, наблюдаемый в спектрах поглощения хлореллы (рис. 1) после действия быстрого замораживания до -196° , свидетельствует о дезагрегации хлорофилла *a* в комплексе. В клетках *Syn. sp.* дезагрегация пигмента, по-видимому, меньше, так как сразу после оттаивания не наблюдается сдвига главного максимума и лишь со временем он смещается только до 676 нм. При этом появляется слабая полоса около 718 нм (рис. 2). Вероятно, в сохранении формы полосы

676 нм определенная роль принадлежит фикоцианину. Полосы поглощения около 718 и 420 нм можно объяснить образованием комплекса феофитина с белком [11].

В инфракрасных спектрах поглощения хлореллы после замораживания — оттаивания постепенно уменьшаются относительные интенсивности полос поглощения около 1740 см^{-1} (колебания групп $\text{C}=\text{O}$ хлорофилла, липидов), 1245 см^{-1} (в основном колебания групп $\text{P}=\text{O}$), 1452 см^{-1} (деформационные колебания CH_2) (рис. 3). Со временем меняется форма полосы поглощения в области $1100\text{--}1000\text{ см}^{-1}$ (колебания $\text{C}-\text{O}-\text{C}$, $\text{C}-\text{OH}$, $\text{P}-\text{O}-\text{C}$). Клетки *An nidulans* оказались более устойчивыми, но различия в спектрах видны также сразу после оттаивания. Происходит не только уменьшение относительных интенсивностей полос карбонильных, фосфорных и метиленовых групп, со временем хуже прописывается полоса поглощения около 1155 см^{-1} (в основном валентные колебания $\text{C}-\text{O}$ [12]) (рис. 4). Через 3 суток после оттаивания клеток в спектрах становится более отчетливым плечо около 1632 см^{-1} полосы поглощения амид I-пептидных групп, характерное для β -структур в белках, что свидетельствует об их денатурации. Изменения в спектрах поглощения водоросли *Syn. sp.* оказались наименьшими. Например, уменьшение относительной интенсивности полосы метиленовых групп стало отчетливым лишь через 11 суток после оттаивания.

Для контрольных образцов *Syn. sp.* спектральные изменения замечены через 3 суток только у неотмытой культуры, а различия в спектрах контрольных образцов *An. nidulans* отчетливы уже через сутки.

Результаты спектральных наблюдений согласуются с данными по восстановлению роста культур, приведенными в табл. 1. Эти данные — средние из трех измерений.

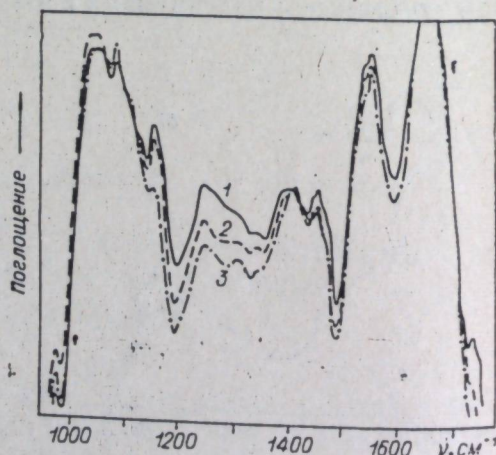


Рис. 4. ИК-спектры поглощения водоросли *Anacystis nidulans* (пленки) до и после замораживания — оттаивания. 1 — контрольный образец; 2 — через 8 ч; 3 — через 3 сут после оттаивания.

Таблица 1

Рост культур после действия температуры -196° относительно контроля, %

Культура		Время после оттаивания					
		1 ч		1 сут		11 сут	
		контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
<i>Chl. vulgaris</i>	Отмытая	89	0	62	0	—	—
	Неотмытая	100	0	80	0	—	—
<i>An. nidulans</i>	Отмытая	100	40,7	34,5	0	—	—
	Неотмытая	100	34,1	13,8	0	—	—
<i>Syn. sp.</i>	Отмытая	100	56	98	40	82	0
	Неотмытая	100	30	98	0	0	0

Анализ спектров поглощения хлореллы после действия отрицательных температур показал, что наиболее мягким из исследованных режимов (меньшие спектральные изменения) является ступенчатое замораживание до -196° . Различия в спектрах после действия температур -5 , -10 , -35° сравнительно невелики. У неотмытой культуры хлореллы, как и у синезеленых водорослей, изменения в спектрах после замораживания — оттаивания более выражены, чем у отмытой. Исключение составляют образцы, хранившиеся при $+4^{\circ}$. Через 1—3 суток после оттаивания в спектрах становится более отчетливым плечо около 1632 см^{-1} — полосы поглощения амида I, что свидетельствует о структурных изменениях в белках. Спектры образцов, хранившихся при $+4^{\circ}$, в течение суток существенно не изменяются.

Эти наблюдения также согласуются с исследованиями жизнеспособности клеток хлореллы (табл. 2).

Спектр поглощения нативных клеток хлореллы заметно отличается от спектра образца, приготовленного в виде пленки. В частности, максимум красной полосы поглощения пасты расположен около 682 нм (заметна и форма полосы 677 нм), а в спектре пленки — при 677 нм. Различия в спектрах водоросли *Syn. sp.* менее заметны. Максимум красной полосы контрольных образцов — в виде пленки и слоя пасты клеток — расположен соответственно при 680 и 682 нм. В инфракрасном диапазоне из-за сильного поглощения воды около 1640 см^{-1} за изменениями в спектрах можно наблюдать лишь в области $1500\text{--}1000\text{ см}^{-1}$. Характер же спектральных изменений после замораживания — оттаивания водорослей в основном одинаков и для пленки, и для слоя пасты.

Таблица 2

Рост клеток культуры *Chlorella vulgaris* после действия низких температур относительно контроля, %

Температура, $^{\circ}\text{C}$	Время после оттаивания							
	1 ч		1 сут		2 сут		3 сут	
	отмытая	неотмытая	отмытая	неотмытая	отмытая	неотмытая	отмытая	неотмытая
$+4$	84	92	82	96,8	31	63	30,8	50,5
-5	38	31	26	20,1	20	0	0	0
-10	28,5	28	20	0	0	0	0	0
-35	37,5	35	29	25,4	22	20,1	0	0
-196	55,5	51,6	45	40,5	30,3	20	0	0

1. Проведено сравнительное спектрофотометрическое изучение повреждающего действия низких температур на микроводоросли *Chlorella vulgaris*, *Anacystis nidulans* и *Synechococcus* sp.

2. Обнаружено, что замораживание — оттаивание вызывает существенные изменения в состоянии пигментной системы клеток. В инфракрасном диапазоне спектра повреждения проявляются в областях поглощения карбонильных, фосфорных, метиленовых групп, а для хлореллы и *An. nidulans* также и в области поглощения амидных групп белков.

3. Синезеленые водоросли, особенно *Syn. sp.*, более устойчивы к действию глубокого замораживания, чем клетки хлореллы.

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

Поступила в редакцию
6/XII 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Лозина-Лозинский Л. К. 1972. Очерки по криобиологии. Л., «Наука».
2. Смит О. 1963. Биологическое действие замораживания и переохлаждения. М., ИЛ.
3. Никитин Е. Е., Звягин И. В. 1971. Замораживание и высушивание биологических препаратов. М., «Колос».
4. Петухов В. Г. 1974. Изучение бактерий в норме и при действии низких температур и лиофилизации люминесцентными методами. Автореф. докт. дис. М.
5. Джафаров А. И., Кольс О. Р., Чогошвили А. Г., Тарусов Б. Н. 1973. Исследование методом ИК-спектроскопии структурных изменений в клеточных органеллах при замораживании — оттаивании. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., 6, 92—93.
6. Терешкова Г. М., Кузьмина Р. И., Хохлова В. В., Абрамов Ю. Н. 1973. Действие низких температур на пигментную систему микроводорослей. — В кн.: Управление биосинтезом микроорганизмов. Красноярск, с. 165—166.
7. Громов Б. В. 1965. Коллекция культур водорослей биологического института Ленинградского университета. — В кн.: Вопросы микробиологии. Изд-во ЛГУ, с. 125—130.
8. Литвин Ф. Ф., Гуляев Б. А. 1966. «Красное смещение» и усложнение структуры спектра поглощения фотосинтезирующих организмов как следствие существования системы агрегированных форм пигментов. — Докл. АН СССР, 169, 1187—1190.
9. Воробьева Л. М., Красновский А. А. 1966. Влияние дезагрегирующих воздействий на образование хлорофиллида и свойства хлорофилла в хлоропластах и в гомогенатах листьев. — Биохимия, 31, 573—584.
10. Brown J. S., Alberte R. S., Thorhber J. P., French C. S. 1973. Comparisons of spectral forms of chlorophyll in protein complexes isolated from diverse groups of plants. — Carnegie Inst. Wash. Year Book, 73, 694—706.
11. Ляхнович Я. П. 1973. О некоторых длинноволновых формах хлорофилла у фотосинтезирующих объектов. — В кн.: Формирование пигментного аппарата фотосинтеза. Минск, «Наука и техника», с. 88—104.
12. Parker F. S. 1971. Applications of infrared spectroscopy in biochemistry, biology and medicine, London.

N. A. Anistratova, G. M. Tereshkova, N. S. Eroshin

THE SPECTROPHOTOMETRICAL INVESTIGATION OF MICROALGAE
CHANGES FOLLOWING FREEZING — THAWING PROCESSES

A comparative study of absorbance changes of microalgae *Chlorella vulgaris*, *Anacystis nidulans* and *Synechococcus* sp. has been carried out after freezing — thawing processes. The most pronounced absorbance changes in the infrared and red regions were observed in *Chlorella* while no significant changes were observed in blue — green algae *Syn. sp.* The results of spectral analysis are in agreement with those obtained from studies on cell survival.

А. И. МАШАНОВ, В. Ф. КОБЗАРЬ, А. И. ЧУЛИКОВ,
Л. К. ТУРАНОВА

ЭНТОМОЦИДНАЯ АКТИВНОСТЬ
БАКТЕРИАЛЬНОГО ПРЕПАРАТА ИНСЕКТИНА
В БОРЬБЕ С СИБИРСКИМ ШЕЛКОПРЯДОМ
В ТЕМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Охрана и защита лесов от насекомых-вредителей — одна из основных задач лесного хозяйства. В системе мероприятий по защите лесов от вредителей широко применяются биологические методы борьбы, основанные на использовании энтомопатогенных бактерий, вирусов, грибов, гельминтов. Работами А. Б. Гукасяна [1, 2], Е. В. Талалаева [3, 4] показано, что использование микроорганизмов в борьбе против вредных насекомых не только эффективно, но и экономически оправдано. В Институте леса и древесины СО АН СССР разработан бактериальный препарат инсектин, высокоэффективный в борьбе с вредителем леса — сибирским шелкопрядом.

С целью более широкого использования бактериального препарата инсектина была проведена проверка его эффективности в темнохвойных лесах Восточной Сибири.

Нами изучались энтомоцидные свойства гусениц сибирского шелкопряда и явление бациллоносительства среди них после обработки насаждений инсектином в межлётном году. Рядом авторов [1, 5—7] отмечено, что часть гусениц отмирает в год инфицирования — межлётный год, в период зимовки (в подстилке), а оставшиеся живыми после зимовки гибнут в следующем году в фазе личинок и куколок.

Работы по проверке активности бактериального препарата инсектина проводились в Иркутской области в Икейском лесхозе в связи со вспышкой массового размножения сибирского шелкопряда, охватившей большие площади темнохвойных лесов Восточной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бактериальный препарат инсектин был испытан в следующих вариантах: 1) водная суспензия рабочей жидкости 50 л/га из расчета 2,5 кг препарата; 2) водная суспензия 30 л/га из расчета 1/5 кг/га инсектина; 3) водная суспензия рабочей жидкости 30 л/га из расчета 1,5 кг/га препарата инсектина и 50 г/га хлорофоса.

Лесопатологическим обследованием, проведенным V московской экспедицией, было установлено массовое размножение сибирского шелкопряда в Икейском лесхозе в кварталах 28, 29, 30, 37, 38, 49, 50, 55, 60, 78, 82, 108 на площади 12,5 тыс. га. Абсолютная заселенность в 1973 г. составляла 148 гусениц на одно дерево при относительной заселенности 94%. Максимальная численность 2316 гусениц на отдельное модельное дерево. Очаг сибирского шелкопряда был расположен в труднодоступных участках орехопромысловой зоны с неустойчивым микроклиматом. Вредитель находился в фазе вспышки массового размножения. Генерация вредителя двухгодичная, лёт бабочек отмечен по нечетным годам. Весеннее контрольное обследование 1974 г. показало, что сибирский шелкопряд локализовался на всей площади.

Имелось несколько центров микроочагов интенсивного размножения, с «каймай» наползания. Популяция сибирского шелкопряда в очаге находилась в хорошем физиологическом состоянии. Наибольшая

плотность вредителя отмечена в кварталах 58, 59— до 200 гусениц III—IV возраста на отдельных модельных деревьях.

В соответствии с проектом обрабатывались три участка леса размером от 200 до 2330 га общей площадью 4140 га.

Инфицирование опытных участков проводилось с 8 по 16 июня с самолета АН-2, который заправлялся рабочим раствором при помощи мотопомпы МП-800А. На самолет была установлена серийная аппаратура, обеспечивающая мелкокапельное опрыскивание бактериальной суспензией, приготовленной за 1—2 ч до авиаобработок.

Требуемое количество заводского препарата и воды для приготовления суспензии необходимой концентрации, определялось по формуле

$$P = K_c Y / K_n,$$

где P —вес заводского бактериального препарата; K_c —требуемая концентрация суспензии, млрд. спор в 1 мл воды; Y —требуемое количество суспензии; K_n —титр (концентрация) заводского препарата, млрд. в 1 г.

Для определения качества авиабактериальной обработки и количества бактериального препарата, попадаемого на крону деревьев, применялись стекла, покрытые селиконом. Стекла устанавливались на вершину дерева, на 1/2, 1/3 высоты кроны и на подстилку. Трафареты со стеклами прикреплялись на расстоянии 1 м от ствола дерева. В лабораторных условиях с помощью микроскопа подсчитывалось количество капель суспензии, определялись их размеры на 1 см² учетной площади.

Для учета погибших гусениц шелкопряда на каждый инфицированный участок под кронами деревьев расстилалось по 10 пологов размером 6×8. Учет проводился на 10, 20 и 30-й дни после инфицирования путем сбора трупов гусениц с пологов и околата модельных деревьев. При третьем учете модельное дерево срубалось или с него снималась крона, подсчитывалось общее количество мертвых и живых гусениц на дерево. Эффективность энтомоцидного действия инсектина устанавливалась по количеству мертвых и живых гусениц, собранных с пологов при трех учетах. Гибель сибирского шелкопряда в следующем летнем году учитывалась в фазе личинок и куколок.

Бациллоносительство среди гусениц определялось по методике Е. В. Талалаева [6]. Для этого с каждой учетной площади собиралось по 40 гусениц и парафинировалось. В лабораторных условиях из парафинированного материала проводились высевы на плотные питательные среды (МПА, КА). Через 4—5 сут инкубирования на плотных питательных средах из выросших колоний получались чистые культуры и по морфолого-культурным признакам проводилась идентификация выделенных культур с существующими музейными штаммами. Сохраняемость возбудителя на обработанных участках проверялась путем ежемесячного бактериологического анализа хвои, коры, подстилки, почвы на различных питательных средах на протяжении вегетационного периода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 представлены данные трех вариантов опытов по изучению эффективности инсектина.

Лабораторные анализы на бациллоносительство показали, что количество бациллоносителей среди инфицированных живых гусениц на участках значительно увеличилось, достигая максимума 60%

Таблица 1

Гибель гусениц шелкопряда на участках леса, обработанных инсектином в 1974—1975 гг. (Икейский лесхоз)

Вариант опыта	№ квартала	Норма расхода суспензии, л. (препарата, кг) на 1 га	Площадь, га	Погибло в фазе личинок и куколок, %
1	60	30 (1,5)	810	84,1
2	58—59	50 (2,5)	2330	96,3
3	81—82	30 (1,5)	800	90,5

Таблица 2

Бациллоносительство среди гусениц сибирского шелкопряда в насаждениях, инфицированных инсектином (Икейский лесхоз, 1974 г.)

№ участка	№ квартала	Всего исследовано гусениц, шт.	Колич. бациллоносит. после инфицирования, %
I	60	100	35,4
II	58—59	170	60,1
III	81—82	130	40,7

(табл. 2). Приживаемость культуры *Bac. insectus* в различных элементах биоценоза показана в табл. 3. *Bac. insectus* выделяется с хвои, коры, подстилки, почвы на протяжении вегетационного периода. Вне-

Таблица 3

Встречаемость *Bac. insectus* в инфицированных лесных массивах (%) по отношению к спорным микроорганизмам (на 1 г образца)

№ квартала	Объект исследования	Май	Июнь	Июль	Август
58, 59	Хвоя	30	35	34	27
	Кора	77	48	51	51
	Подстилка	53	61	67	69
	Почва		6	12	2
60	Хвоя	31	38	35	17
	Кора	66	48	51	45
	Подстилка	48	57	62	65
81, 82	Почва		3	5	11
	Хвоя	46	36	34	21
	Кора	75	42	46	50
	Подстилка	60	63	69	75
	Почва		5	15	2,5

сенный инфекционный агент не только приживается в отдельных элементах биогеоценоза, но и является источником инфекции при повторном попадании насекомых в эту зону.

ВЫВОДЫ

1. В результате испытаний бактериального препарата инсектина установлено, что он губительно действует на сибирского шелкопряда в кедрово-пихтовых лесах.

2. В инфицированных лесных массивах при норме расхода 30 и 50 л/га рабочей жидкости (1,5 и 2,5 кг/га сухого препарата) гибнет в фазе личинок и куколок от 84,1 до 96,3% вредителя.

3. У инфицированных особей межлётного колена бациллоносительство составляет 60%, и гибель бациллоносителей отмечается в периоды зимовки и выхода в крону дерева.

4. Возбудитель, накапливаясь в массовом количестве в различных элементах лесного биоценоза, снова является источником инфекции.

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

Поступила в редакцию
14/XII 1976

1. Гукасян А. Б. 1966. Микрофлора сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tsch.) и микробиологический метод борьбы с ним. Канд. дис. Красноярск, с. 271—504.
2. Гукасян А. Б. 1970. Бактериологические методы борьбы с сибирским шелкопрядом. М., «Наука», 126 с.
3. Талалаев Е. В. 1970. Дендробациллин, его продуцент и практическое использование в борьбе с сибирским шелкопрядом. Иркутск, с. 3—52.
4. Талалаев Е. В. 1973. К вопросу внедрения в сельское и лесное хозяйство энтомопатогенных бактерий.—В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. Вып. 1. Иркутск, с. 3—12.
5. Талалаев Е. В. 1968. Эпизоотологическое направление микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми.—В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в лесном и сельском хозяйстве Восточной Сибири. Иркутск, с. 3—25.
6. Кулагин В. С. 1968. О циркуляции возбудителя в экспериментально созданном эпизоотическом очаге септицемии, вызываемой *Bac. dendrolimus* Tal.—В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в лесном и сельском хозяйстве Восточной Сибири. Иркутск, с. 60—68.
7. Кулагин В. С., Лебедева Н. П. 1973. Использование дендробациллина при низкой численности сибирского шелкопряда.—В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве. Вып. 1. Иркутск, с. 64—69.

A. I. Mashanov, V. F. Kobzar, A. I. Tchulikov,
L. K. Turanova

THE ENTHOMOCIDAL ACTIVITY OF THE BACTERIAL PREPARATION
INSECTIN AGAINST SIBERIAN SILKWORM

The paper says of the results of the bacterial preparation insectin testing against siberian silkworm in cedar and fir forests. Enthomocidal activity of the preparation on regarding pest larvae and pupae is shown as well as materials on bacilli — carrier and seeding of needles, bark, ground litter during the vegetative period after introduction of the preparation into the biocenosis.

УДК 581.524.4 : «551.796» : 551.312.2(282.251.2 : 551.436)

В. Л. КОШКАРОВА

СЕМЕННЫЕ ФЛОРЫ ГОЛОЦЕНОВЫХ ТОРФЯНИКОВ
ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ПРИЕНИСЕЙСКОЙ СИБИРИ

Впервые ископаемые плоды и семена, обнаруженные в голоценовых торфяных отложениях на севере Сибири, были описаны В. Н. Сукачевым [1, 2], Б. А. Тихомировым [3], Н. Я. Кац и С. В. Кац [4]. Полная палеокарпологическая характеристика торфяников в низовьях Енисея дана в работах О. Н. Станицевой [5] и В. П. Никитина с соавт. [6]. Они указывают, что в среднеголоценовую семенную флору тундровой зоны входят виды (в [5] 15, в [6] 19), встречающиеся сейчас значительно южнее их места нахождения. В работах [7, 8] по югу Западной Сибири наиболее интересной и богатой представлена семенная флора близ Новосибирска, определенная П. А. Никитиным. Для нее характерно наличие остатков теплолюбивых видов, обитателей нынешней степной зоны, что позволило автору датировать время накопления данной флоры как самый благоприятный в климатическом отношении период голоцена — суббореальный.

Состав семенных флор голоценовых торфяников таежной зоны приенисейской Сибири

Вид	Подзона														
	северная					средняя					южная				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
	глубина, см														
	40	90	140	190	220	104	204	230	278	315	42	130	158	185	210
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Abies</i> ?										+					
<i>Larix sibirica</i> Ledb.										+	+		+	+	+
<i>Larix</i> sp.			+	+					+	+	+				
<i>Picea obovata</i> Ledb.	+		+	+		+			+	+		+	+		
<i>Picea</i> sp.										+				+	
<i>Pinaceae</i> gen. indet.								+							
<i>Pinus</i> ?										+					
<i>Pinus sibirica</i> (Rupr.) Mayr.					+						+			+	
<i>Pinus sylvestris</i> L.			+	+		+			+	+			+		
<i>Pinus</i> sp.										+					
<i>Typha</i> sp.									+						
<i>Sparganium minimum</i> Hill.															+
<i>S. simplex</i> Huds.															+
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.										+	+				
<i>P. lucens</i> L.														+	+
<i>P. natans</i> L.														+	+
<i>P. pectinatus</i> L.											+				
<i>Potamogeton</i> sp.										+	+				+
<i>Alisma</i> sp.														+	
<i>Sagittaria natans</i> Pall.														+	
<i>Najas major</i> All.															+
<i>Gramineae</i> gen. indet.															
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	+	+	+												
<i>Carex diandra</i> Schrank.				+	+										
<i>C. caespitosa</i> L.														+	
<i>C. disperma</i> Dew.			+												+
<i>C. inflata</i> Huds.			+												+
<i>C. limosa</i> L.			+												+
<i>C. paradoxa</i> Willd.														+	
<i>C. pseudocyperus</i> L.										+				+	
<i>C. riparia</i> Curt.									+		+				
<i>C. sabyensis</i> L.					+									+	+
<i>C. songorica</i> Kar.													+	+	+
<i>C. vaginata</i> Tausch.													+	+	+
<i>C. vesicaria</i> L.													+	+	+
<i>Carex</i> sp. 1	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex</i> sp. 2	+	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex</i> sp. 3	+									+					
<i>Cyperaceae</i> gen. indet.				+											+
<i>Heleocharis</i> sp.										+					+
<i>Scirpus lacustris</i> L.														+	
<i>S. maritimus</i> L.															+
<i>Scirpus</i> sp.								+							
<i>Calla palustris</i> L.									+	+					
<i>Alnus fruticosa</i> Rupr.				+	+					+			+		
<i>Alnus sect. Alnaster</i>										+					
<i>Alnus</i> sp.	+				+										
<i>Betula alba</i> L.	+	+	+	+				+	+	+		+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>B. pendula</i> Roth.			+									+	+	+	
<i>B. sect. Fruticosae</i>									+						
<i>B. nana</i> L.	+		+	+				+	+			+	+		
<i>Betula</i> sp.										+					
<i>Salix</i> sp.			+												
<i>Chenopodiaceae</i> gen. indet.												+			
<i>Urtica dioica</i> L.									+	+			+	+	
<i>Polygonum aviculare</i> L.									+						
<i>P. lapathifolium</i> L.														+	
<i>Nupnar luteum</i> (L.) Sm.													+	+	
<i>Nymphaea alba</i> L.														+	
<i>N. candida</i> Presl.														+	
<i>Nymphaea</i> sp.														+	
<i>Ceratophyllum</i> sp. <i>demersum</i> L.										+					
<i>Batrachium</i> sp.										+					
<i>Ranunculus acer</i> L.											+				
<i>Ranunculus</i> sp.								+	+			+	+	+	
<i>Thalictrum flavum</i> L.														+	+
<i>Th. minus</i> L.														+	
<i>Thalictrum</i> sp.														+	
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+						+	+			+	+	+	
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim														+	+
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.														+	+
<i>Rubus arcticus</i> L.								+	+					+	
<i>R. sachalinensis</i> Levl.				+				+	+						
<i>R. idaeus</i> L.			+	+				+	+						+
s sp.								+	+						
<i>Leguminosae</i> gen. indet.			+												
<i>Viola biflora</i> L.				+					+	+					
<i>V. persicifolia</i> Ledeb. non Roth.														+	
<i>Viola</i> sp. 1			+	+										+	
<i>Viola</i> sp. 2								+	+			+	+	+	
<i>Hippuris vulgaris</i> L.					+				+						
<i>Sium</i> sp.									+	+					+
<i>Cornus alba</i> L.															
<i>Ledum palustre</i> L.	+					+								+	
<i>Andromeda polifolia</i> L.			+			+									
<i>Chamaedaphne calyculata</i> Don.						+									
<i>Oxycoccus quadripetalus</i> Gilib.						+									
<i>Ericaceae</i> gen. indet.						+									
<i>Naumburgia tyrsiflora</i> (L.) Rehb.								+	+			+	+	+	+
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lamium album</i> L.															
<i>Lycopus europaeus</i> L.								+	+			+	+	+	+
<i>Stachys palustris</i> L.												+	+	+	+
<i>S. silvatica</i> L.														+	+
<i>Solanum nigrum</i> L.														+	+
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.									+						+
<i>Carpolites</i> sp.												+	+		

Все исследователи пришли к заключению о значительном смещении на север границ природных зон в климатический оптимум голоцена, основываясь на анализе отложений тундровой и лесотундровой зон Сибири и южнотаежной подзоны Западной Сибири. Однако для таежной зоны Приенисейской Сибири палеокарпологических данных по голоценовым отложениям нет. Поэтому в нашу задачу входило дать палеокарпологическую характеристику торфяникам северной, средней и южной тайги Приенисейской Сибири.

В пунктах Игарка, Бахта и Енисейск в соответствующих подзонах были заложены торфяные разрезы. В результате палеокарпологического анализа 30 образцов из трех торфяных разрезов (см. таблицу) выделены семенные флоры, характеризующие средний и поздний периоды голоцена. Семенные флоры позднего голоцена не отличаются по составу от современной растительности, в связи с этим остановимся только на характеристике семенных флор среднего голоцена каждой таежной подзоны Приенисейской Сибири.

СЕВЕРНАЯ ПОДЗОНА ТАЙГИ

Семенная флора представлена 23 видами. Для нее характерно обилие семян, хвоя, шишек *Picea obovata* Ledh., а также орешков и чешуек *Betula pendula* Roth. и незначительное количество семян *Larix sibirica* Ledeb. и *Pinus sylvestris* L. Последнего вида в районе Игарки нет. Кустарниковые формы обильно представлены косточками *Rubus idaeus* L. и *R. cf. sachalinensis* Levl., северная граница современного ареала малины обыкновенной начинается с 59° с. ш., второй вид встречается в северной тайге, но реже [9]. Из травянистой растительности в состав семенной флоры входят виды *Carex diandra* Schrank., *C. disperma* Dew., *C. inflata* Huds., *Scheuchzeria palustris* L., характерные в настоящее время для средне- и южнотаежных болот [10]. Кроме того, в большом количестве обнаружены семена *Menyanthes trifoliata* L., которая встречается сейчас в районе Игарки, но широко распространена южнее — с широты Туруханска [10].

Для отложения, из которого была выделена эта семенная флора, получены нижняя — 8210 ± 250 лет (КРИЛ-114) и верхняя — 4850 ± 50 лет (КРИЛ-107) радиоуглеродные даты, указывающие на оптимум голоцена [11].

Таким образом, в период формирования среднеголоценовых торфяных отложений на территории современных редколесий северной тайги произрастали еловые леса с березой бородавчатой, лиственницей сибирской и сосной обыкновенной. В кустарниково-травяной покров входили растения, произрастающие в настоящее время в более южных районах.

СРЕДНЯЯ ПОДЗОНА ТАЙГИ

Семенная флора представлена 31 видом. Для древесно-кустарниковых форм характерно обилие семян *Larix sibirica* Ledeb. и косточек *Rubus idaeus* L. Из трав необычными для средней тайги являются *Carex pseudocyperus* L., *C. riparia* Kar., *Lycopus europaeus* L., *Solanum nigrum* L., при этом находки их, кроме последнего, многочисленны. В настоящее время северная граница ареала этих растений проходит гораздо южнее. В большом количестве в семенной флоре представлены семена *Calla palustris* L., которая произрастает сейчас в основном в районах южнее Бахты [12]. Возраст отложения, из которого была

получена эта семенная флора равен 6900+65 лет (КРИЛ-21) [13] и относит ее к оптимуму голоцена.

Таким образом, среднетаежная семенная флора, так же как и северотаежная, свидетельствует о том, что в оптимальный период голоцена произрастали виды, не характерные для современной флоры. На территории настоящих сосново-кедровых лесов с елью были лиственничные леса с елью, березой и сосной.

ЮЖНАЯ ПОДЗОНА ТАЙГИ

Семенная флора южной подзоны тайги намного богаче в видовом отношении и состоит из 56 растений преимущественно травянистых форм (водно-болотные, луговые) и частично лесных. Деревья и кустарники представлены *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Betula*, *Padus*, *Cornus*, доминантом среди них является сначала *Betula*, затем *Picea obovata* Ledb. Семена, отнесенные в работе [14] к *Larix cf. dahurica* Turcz. из-за недостатка характерных видовых признаков отнесены к *Larix* sp. (см. таблицу).

Кроме обычных южнотаежных травянистых видов встречены степные (*Carex songorica* Curt., *C. pseudocyperus* L.), которые сейчас в южной тайге не растут. Особый интерес представляют типичные теплолюбивые виды *Najas major* All., *Nymphaea alba* L. Первый вид в настоящее время в одиночных экземплярах встречается на юге Средней Сибири (в окрестностях г. Минусинска) [12], второй — типичный европейский вид [14]. Следует также отметить присутствие во флоре семян *Nymphaea candida* Presl., *Carex paradoxa* W., для которых широта Енисейска — северный предел произрастания.

Таким образом, состав семенной флоры и возраст торфа, вмещающего эту флору, равный 7330±150 лет (КРИЛ-193), указывают на время климатического оптимума голоцена. В этот период в районе Енисейска существовали березовая лесостепь с лиственницей сибирской и мелководные хорошо прогреваемые озера, заселенные термофилами. Впоследствии в результате некоторого изменения климатических условий на смену лесостепной растительности пришли кедрово-лиственнично-еловые леса с березой.

ВЫВОДЫ

Палеокарпологическое исследование торфяников показало, что за последние 8000 лет в растительном покрове таежной зоны Приенисейской Сибири наблюдалось два основных этапа развития.

Первый этап. Семенные флоры всех трех подзон тайги представлены теплолюбивыми видами. В каждом карпофлоре имеются виды, не свойственные той подзоне, в которой они обнаружены. В основном это травянистые виды: в северной тайге — *Scheuchzeria palustris* L., *Carex diandra* Schrank., *C. disperma* Dew., *C. inflata* Huds., *Rubus idaeus* L. и т. д.; в средней тайге — *Carex pseudocyperus* L., *C. riparia* Karst., *Lycopus europaeus* L., *Solanum nigrum* L. и т. д.; в южной тайге — *Nymphaea alba* L., *Najas major* All., *Carex songorica* Curt.

Подобные находки свидетельствуют о более благоприятных в то время климатических условиях, что и способствовало миграции отдельных видов на север, а это в свою очередь привело к смещению ландшафтных границ к северу на 4—5°. Судя по составу карпофлор, главными лесообразующими породами этого времени были в северо-таежной подзоне ель сибирская, а в средне- и южнотаежной — лиственница сибирская. Отступление ели далеко на север с образованием разрежен-

ных лесов с малиной можно объяснить существованием для нее на севере оптимальных условий в самое сухое и теплое время среднего голоцена. Господство же лиственницы сибирской в лесах средней и южной тайги, где в то время был более засушливый климат, обусловлено ее малой требовательностью и большей устойчивостью к пожарам. Большое количество угольков, обугленных семян и хвой, встреченных в образцах, свидетельствуют о немалой роли этих пород в формировании лесной растительности первого этапа.

На рубеже второго этапа количество хвойных пород в составе лесов всех подзон тайги снижается. На первое место выходит береза. Это связано с относительным похолоданием, так как и в травяном покрове уже нет теплолюбивых видов.

Второй этап. Состав карпофлор каждой подзоны этого этапа значительно беднее в видовом отношении. В нем уже нет южных видов. Растительность мало отличается от современной. Климат также близок к современному.

Институт леса и древесины
СО АН СССР, Красноярск

Поступила в редакцию
16/ХІІ 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Сукачев В. Н. 1936. Основные черты развития растительности СССР во время плейстоцена.— В кн.: Материалы по четвертичному периоду СССР, вып. 1. М.—Л., с. 3—15.
2. Сукачев В. Н. 1938. История растительности СССР во время плейстоцена.— В кн.: Растительность СССР, т. 1, с. 183—234.
3. Тихомиров Б. А. 1941. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре.— В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1. М.—Л.
4. Кац Н. Я., Кац С. В. 1948. Стратиграфия торфяников Приобского севера.— Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода, вып. 7, № 1, с. 15—54.
5. Станицева О. Н. 1967. Распространение элементов лесной растительности в низовьях р. Енисей в верхнечетвертичное время.— В кн.: Растительность лесотундры и пути ее освоения, вып. 7. Л., «Наука», с. 266—270.
6. Фирсов Л. В., Троицкий С. Л., Левина Т. П., Никитин В. П., Панычев В. А. 1974. Абсолютный возраст и первая для севера Сибири стандартная пыльцевая диаграмма голоценового торфяника.— В кн.: Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода, № 41. М., «Наука», с. 121—127.
7. Николаев В. А. 1962. Интересная находка голоценовой флоры в районе Новосибирска.— В кн.: Четвертичная геология и геоморфология Сибири. Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР, вып. 27. Новосибирск, с. 68—71.
8. Пьявченко Н. И., Метельцева Е. П., Козловская Л. С., Горлова Р. Н. 1973. Палеогеографические условия голоцена на юге Западной Сибири по данным комплексного изучения торфяников.— В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., «Наука», с. 207—218.
9. Крылов П. Н. 1933. Флора Западной Сибири, т. VII. Томск. 368 с.
10. Толмачев А. И. 1967. Арктическая флора СССР, т. III—IV. Изд-во АН СССР, с. 174.
11. Кошкарова В. Л., Кутафьева Т. К., Жидовленко В. А., Стариков Э. В. 1975. Комплексное исследование торфяника в окрестностях г. Игарки.— В кн.: История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, с. 60—71.
12. Попов М. Г. 1959. Флора Средней Сибири, т. II, М.—Л., Изд-во АН СССР. 359 с.
13. Кутафьева Т. К. 1974. История лесной растительности междуречья Нижней и Подкаменной Тунгусок в голоцене. Автореф. канд. дис. Красноярск, с. 21.
14. Кошкарова В. Л. 1975. Голоценовая флора южнотаежной подзоны Средней Сибири. В кн.: История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, с. 96—101.

SEED FLORA OF HOLOCENE PEATBOGS IN TAIGA SONE
OF NEARENISEY SIBIRIA

This article shows results of paleocarpic investigation of holocene peatbogs in taiga sone of Enisey valley. Two principal developmental stages are established to take place in the vegetational cover during the last 8000 years mainly due to the changes of climatic circumstances first for warming, then for sharp cold.

УДК 581.15.581.163.633.21.519.27

Э. Х. ГИНЗБУРГ, Е. Я. МИРОШНИЧЕНКО

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК
POA PRATENSIS L.

Сообщение 2

АНАЛИЗ ПРИЧИН КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СВЯЗЕЙ
ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНОГО ПОБЕГА

В сообщении 1 настоящей работы [1] были проанализированы причины фенотипической изменчивости по 28 признакам генеративного побега *Poa pratensis* L. В результате удалось сравнить роль генетических и средовых факторов в создании популяционной варибельности каждого признака. Как было указано ранее [2], успешное функционирование организма определяется эволюционно сложившимся уровнем лабильности характеристик отдельных организменных систем и степенью согласованности, коррелированности этих характеристик. Последнее приводит к выделению групп, плеяд, взаимно коррелирующих признаков организма, установление которых для генеративного побега *Poa pratensis* было нами проделано [2] на фенотипическом уровне. В связи с получением семенного потомства от изученных ранее растений из дикорастущей популяции появилась возможность покомпонентного анализа причин корреляционных связей. Такому анализу и посвящено настоящее сообщение.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Подробное описание используемого в настоящем анализе материала приведено в предыдущем сообщении [1].

Математико-статистические методы анализа сводятся к следующему. Пусть x_{ij} — значение j -го признака у i -й особи родительской популяции, $i=1,32$, $j=1,28$; y_{ihlj} — значение j -го признака у l -го генеративного побега k -го растения из i -й семьи; $l=1,10$, $k=1, K_i$, где K_i — число растений-потомков, выращенных из семян i -й родительской особи. Значения K_i от семьи к семье варьировали от 1 до 5.

Общее число исследованных растений в P_1 : $K = \sum_{i=1}^{32} K_i = 118$. Общее число изученных генеративных побегов 1180.

1. Для всех пар признаков были подсчитаны коэффициенты фенотипической корреляции:

$$\rho_{jj'}^f = \frac{SP_{jj'}}{\sqrt{SS_j SS_{j'}}} \quad (1)$$

где

$$SP_{jj'} = \sum_{i,h,l} y_{ihlj} y_{ihlj'} - \frac{1}{10K} \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj} \right) \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj'} \right);$$

$$SS_j = \sum_{i,h,l} y_{ihlj}^2 - \frac{1}{10K} \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj} \right)^2.$$

2. Для характеристики степени наследования, генетической обусловленности изучаемых признаков были подсчитаны оценки кросс-корреляций между признаками родителей и потомков:

$$\rho_{jj'}^+ = \frac{1}{2} \rho(O_j, P_{j'}) + \rho(O_{j'}, P_j), \quad (2)$$

где $\rho(O_j, P_j)$ — коэффициент корреляции между j -м признаком у потомков и j' -м признаком у родителей.

$$\rho(O_j, P_{j'}) = \frac{SP(O_j, P_{j'})}{\sqrt{SS(O_j) SS(P_{j'})}},$$

где

$$SP(O_j, P_{j'}) = \sum_i x_{ij} \sum_{h,l} y_{ihlj'} - \frac{1}{K} \left(\sum_i x_{ij} \right) \left(\sum_{h,l} y_{ihlj'} \right);$$

$$SS(P_{j'}) = 10 \left[\sum_i K_i x_{ij}^2 - \frac{1}{K} \left(\sum_i K_i x_{ij} \right)^2 \right]; \quad SS(O_j) = \sum_{i,h,l} y_{ihlj}^2 - \frac{1}{10K} \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj} \right)^2.$$

Отметим, что $\rho_{jj'}^+$ не являются оценками генетической корреляции в смысле, который вкладывает в это понятие Хейзель — Лаш [3] (подробный анализ см. в [4, 5]), поскольку не делятся на среднее геометрическое из корреляций родитель-потомок по каждому признаку. Нас интересовало только само наличие генетических корреляций, поэтому поправки для ρ^+ не проводилось.

3. Иерархическая двухфакторная схема организации собранного материала позволяет проанализировать причины коррелятивной связи между признаками. С этой целью использовалась методика Э. Вебер, предложенная для более простых случаев [6]. Примерно в таком же виде ранее использовалась методика факторных коэффициентов корреляции [7].

Оценкой коэффициента корреляции между признаками, обусловленного разнообразием между семьями, служит величина

$$\rho_{jj'}^c = \frac{SP_{jj'}^c}{\sqrt{SS_j^c SS_{j'}^c}}, \quad (3)$$

где

$$SP_{jj'}^c = \sum_i \frac{\left(\sum_{hl} y_{ihlj} \right) \left(\sum_{hl} y_{ihlj'} \right)}{10K_i} - \frac{1}{10K} \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj} \right) \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj'} \right);$$

$$SS_j^c = \sum_i \frac{\left(\sum_{hl} y_{ihlj} \right)^2}{10K_i} - \frac{1}{10K} \left(\sum_{i,h,l} y_{ihlj} \right)^2.$$

Оценкой коэффициента корреляции между признаками, обусловленной разнообразием растений внутри семьи, служит величина

$$\rho_{jj'}^p = \frac{SP_{jj'}^p}{\sqrt{SS_j^p SS_{j'}^p}}, \quad (4)$$

где

$$SP_{jj'}^p = \sum_i \left[\sum_h \frac{\left(\sum_l y_{ihlj} \right) \left(\sum_l y_{ihlj'} \right)}{10} - \frac{\left(\sum_{hl} y_{ihlj} \right) \left(\sum_{hl} y_{ihlj'} \right)}{10K_i} \right];$$

$$SS_j^p = \sum_i \left[\sum_h \frac{\left(\sum_l y_{ihlj} \right)^2}{10} - \frac{1}{10K_i} \left(\sum_{hl} y_{ihlj} \right)^2 \right].$$

Оценкой коэффициента корреляции между признаками, обусловленной всеми остальными причинами (кроме влияния семьи или растения), служит величина

$$\rho_{jj'}^e = \frac{SP_{jj'}^1}{\sqrt{SS_j SS_{j'}}}, \quad (5)$$

где

$$SP_{jj'}^e = \sum_{ih} \left[\sum_t y_{ihj} y_{iht'} - \frac{1}{10} \left(\sum_t y_{ihj} \right) \left(\sum_t y_{iht'} \right) \right];$$

$$SS_j^1 = \sum_{ih} \left[\sum_t y_{ihj} - \frac{1}{10} \left(\sum_t y_{ihj} \right) \right]^2.$$

Величины $\rho_{jj'}^c$, $\rho_{jj'}^p$ и $\rho_{jj'}^e$ находятся между собой в сложной зависимости, однако о способе их определения можно сказать следующее. Коэффициент корреляции $\rho_{jj'}^c$ обусловлен совместной изменчивостью j -го и j' -го признаков от семьи к семье. Если считать, что выравненность агрофона в культуре достаточна, то межсемейная изменчивость признаков обусловлена генотипически; следовательно, основной вклад в корреляцию $\rho_{jj'}^c$ вносят генетические причины связи между признаками.

Совместная изменчивость признаков от растения к растению внутри одной семьи может быть вызвана как генетическими причинами, если имеется генотипическое разнообразие между потомками одного растения, так и разнообразием условий роста отдельных растений — именно эти причины определяют величину $\rho_{jj'}^p$. Коэффициент корреляции

$\rho_{jj'}^e$ обусловлен всеми остальными причинами, не объединенными в два указанных выше фактора. Среди них, очевидно, основную роль играют физиологические и биохимические связи, вызванные общим функционированием некоторой организменной системы.

Следует заметить, что схемы рис. 1 и 2, на которых представлены результаты подсчетов коэффициентов корреляции, не свободны от выборочных ошибок. Действительно пусть, например, получено некоторые значения ρ и показано, что соответствующий коэффициент корреляции отличен от 0 с вероятностью не ниже 95%. Если совместно рассматривается $28^2 - 28 = 812$ таких коэффициентов, то в среднем около 40 из них могут быть ошибочно оценены как достоверные. В большинстве наших схем в силу достаточно большого числа степеней свободы учитывались только такие коэффициенты корреляции, для которых вероятность ненулевого значения не ниже 99,5%, так что ошибка достаточно мала. Однако во всех случаях рассматривались большие группы коэффициентов корреляции, что существенно увеличило достоверность выводов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Фенотипические корреляции. На рис. 1, а приведена схема корреляционных связей между 28 признаками, построенная на основании подсчетов, сделанных для 200 особей дикорастущей родительской популяции. В предыдущей работе [2] приведена более подробная схема для 40 признаков, там же выделены три плеяды и проведено обсуждение. Редукция той схемы до вида 1, а вызвана необходимостью сравнения связей между признаками у родителей и потомков. На рис. 1, б, приведена схема тех же корреляционных связей для сменного потомства, построенная на основании $\rho_{jj'}^p$.

Сравнение двух схем показывает следующее. Корреляционные связи между признаками значительно изменились. Если в родительской популяции намечалось некоторое отделение размерных признаков стеблей и метелки (1—11) от признаков, характеризующих размеры зерновок и колосков (20—26), то в поколении P_1 связь размерных признаков стебля (2—5) с размерами зерновки (23) и колосковых чешуй (25, 26) значительно усилилась. Интересно также возникновение большого числа связей между общей характеристикой семенной продуктивности метелки (вес метелки — 28) и размерами стебля (2—7), длиной зерновки (23) и колосковых чешуй (25, 26). В популяции родителей (общее число колосков — 28) эти связи значительно слабее.

Одновременно размеры органов, характеризующих габитус побега (длина междоузлия — 9, длина листовая пластинки — 11, число узлов — 12), в F_1 несколько автономизировались от размерных характеристик побега.

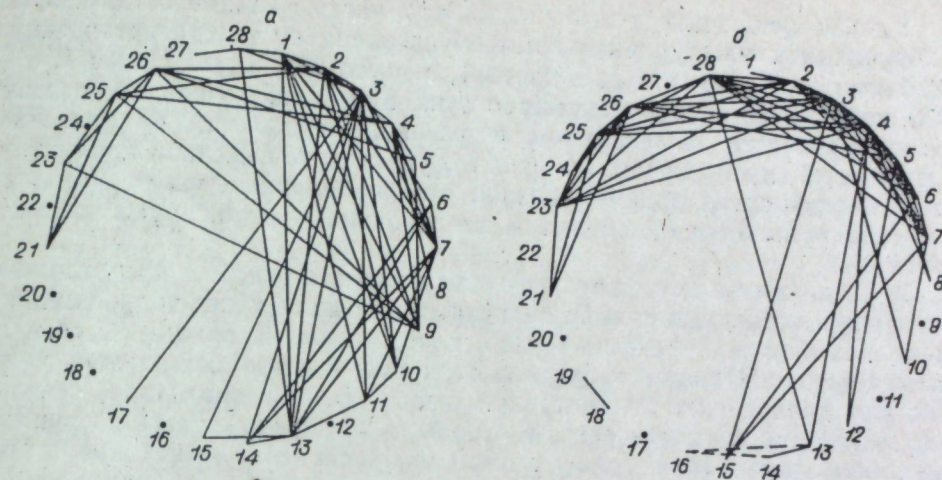


Рис. 1. Фенотипические корреляции между признаками: а) родительской ($\rho > 0,51$); б) дочерней ($\rho > 0,32$) популяций. В скобках указаны наименьшие учитываемые коэффициенты корреляции.

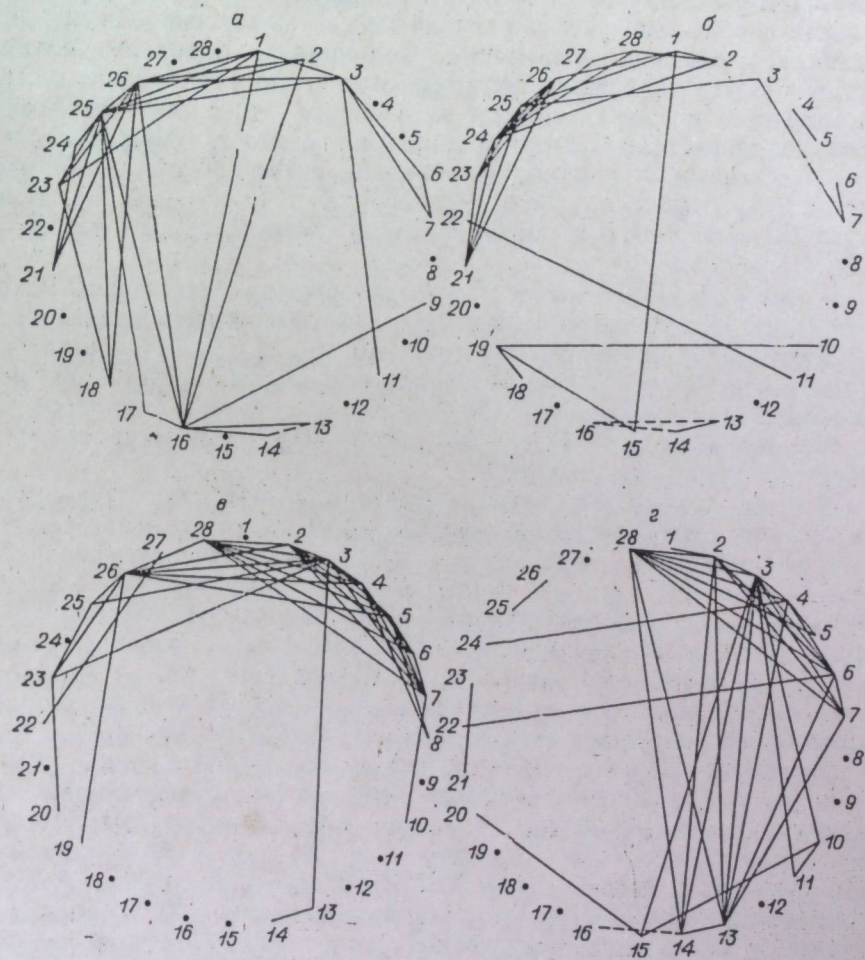


Рис. 2. Корреляционные плеяды, отражающие разные причины связи между признаками: а) кросс-корреляции родитель — потомок ($\rho^* > 0,23$); б) корреляции, обусловленные влиянием растений ($\rho^c > 0,58$); в) корреляции, обусловленные влиянием растений ($\rho^p > 0,70$); г) корреляции, обусловленные неучтенными признаками ($\rho^e > 0,32$).

Нельзя исключить возможность, что часть указанных изменений в корреляциях между признаками обусловлена чисто статистическими ошибками выборки, хотя для схемы 1, а взято 200, а для схемы 1, б — 1180 побегов. Однако большинство этих изменений, очевидно, связано с существенными изменениями в условиях выращивания растений. В частности, можно предположить, что увеличение семенной продуктивности генеративных побегов связано с одновременным увеличением их размеров и вызвано одной и той же причиной — улучшением питания растений.

2. Генотипические корреляции. На рис. 2, а представлена схема корреляционных связей, оцененных на основе кросс-корреляций r^+ , на рис. 2, б, в и г — схемы связей, построенные на основе ρ^c , ρ^p и ρ^e соответственно. Простое сравнение схем рис. 2 позволяет сделать важный для дальнейших рассуждений вывод: группа признаков, связанных между собой генетически, в основном не перекрывается с группой признаков, корреляция между которыми обусловлена средовыми влияниями. К первой группе следует отнести размерные характеристики зерновки и колоса (см. рис. 2, а и б), ко второй — признаки, описывающие размер и форму генеративного побега (см. рис. 2, в).

Между схемами 2, а и 2, б, описывающими генетические связи между признаками, наряду со сходством наблюдаются и различия. Для их объяснения необходимо учесть разницу между двумя способами характеристики генетических корреляций. Величина ρ^c оценивает совместную изменчивость двух признаков, обусловленную разнообразием генотипов. Величина ρ^+ характеризует в основном аддитивно-генетические связи между признаками. Строгой зависимости между оценками ρ^c и ρ^+ не найдено, и поэтому уровни отсеивания на схемах 2, а и 2, б выбраны независимо (для 2, а учтены $\rho^c > 0,58$ для 2, б — $\rho^+ > 0,23$). Поэтому выявляются иногда некоторые связи на схеме 2, а, которых нет на схеме 2, б.

С учетом указанного выше можно утверждать следующее. Генетически связаны между собой те признаки, которые имеют значительную генетическую долю изменчивости (величины r_c и r_ϕ) [1]. Сюда относятся длина зерновки (23), число зерновых в колоске (24), длина меньшей и большей колосковых чешуй (25, 26), вытянутость зерновки (21). Для этих признаков $r_c = 0,18-0,35$, $r_\phi = 0,20-0,48$. Как видно из рис. 2, они образуют компактную группу.

Такую же группу образуют признаки 13—16, характеризующие форму метелки ($r_c = 0,30-0,70$, $r_\phi = 0,36-0,19$). Однако здесь наблюдается интересный факт, возможность которого теоретически показана в работе [8]. Дело в том, что аддитивно-генетическая корреляция ρ^+ имеет здесь знак, противоположный знаку генотипической корреляции ρ^c (отрицательные коэффициенты корреляции изображены штриховыми линиями). Это явление может быть связано, в частности, с взаимодействием генотип — среда, что подтверждается отрицательными значениями корреляции родитель — потомок r_ϕ по каждому признаку.

Генетическая обусловленность признаков, описывающих размеры и форму побега, в общем невелика. Генетические связи между этими признаками, как видно из рис. 2, также достаточно слабые. Исключение составляет связь длины метелки ($r_c = 0,22$, $r_\phi = 0,42$) с длиной влагалища стеблевых листьев ($r_c = 0,17-0,19$, $r_\phi = 0,21-0,37$). Признаки семенной продуктивности (вес 1 см длины метелки (27) и вес метелки (28)) наряду со слабой генетической обусловленностью фенотипического разнообразия показывают высокую генетическую автономность от других характеристик генеративного побега.

3. Средовые корреляции. Как видно из рис. 2, г, корреляции, обусловленные общими средовыми модификациями, возникающими от влияния среды в процессе формирования отдельных органов

растения, захватывают в основном признаки, описывающие размер и форму стебля (1—7, 10—11). Этого следовало ожидать, учитывая результаты предыдущего сообщения о существенном увеличении этих признаков в P_1 , по сравнению с P_0 , и о большой их модификационной изменчивости ($r_c = 0,19-0,79$). В эту же группу входят и признаки, описывающие форму метелки (13—16). Некоторые исключения из этого вывода (рис. 2, г) могут быть объяснены случайностью выборки.

Интересно отметить высокую средовую коррелированность веса метелки (28) с размерами и формой стебля (2—7). Отчасти эту корреляцию можно объяснить тем, что в вес метелки входит вес не только семян, но и «остова» метелки. Однако можно предположить, что и вес семян показывает положительную корреляцию с размерами генеративного стебля в силу общности питания.

Корреляции, обусловленные внутрисемейным разнообразием растений ρ^p , приведенные на схеме 2, в, захватывают частично обе отмеченные выше группы признаков, это подтверждает, что в возникновении этих корреляций принимают участие как средовые факторы, так и генетические. Последнее свидетельствует о наличии генотипического разнообразия растений внутри семьи и косвенно указывает на присутствие амфимиктичного способа размножения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Учитывая замечания, приведенные в конце раздела «Материал и методика», при обсуждении результатов мы делали выводы достаточно осторожно, относя их не к определенной выделенной связи, а к значительной группе содержательно эквивалентных связей. Это позволяет говорить о существенной неслучайности полученных результатов и на их основе сделать некоторые выводы прикладного плана.

1. В дикорастущих популяциях *Poa pratensis* можно наблюдать значительный генетический полиморфизм по признакам, описывающим размеры и форму зерновок и колосков, размеры и форму метелок. В силу определенной генетической независимости этих двух групп признаков можно предполагать, что процесс эволюции генного контроля их закладки и формирования шел под действием мало пересекающихся факторов отбора. Детально описать эти факторы, естественно, нельзя, но предположить некоторые допустимо. Например, размер зерновок и связанный с ним размер колосков могут определяться почвенным плодородием и режимом питания и влажности, тогда как размеры и форма метелки зависят от иных факторов, в том числе от устойчивости к ветру и радиации.

Указанный популяционный генетический полиморфизм по признакам этих двух групп ставит под сомнение возможность уверенной диагностики экотипов по этим признакам. Трудно утверждать, что разнообразие между экотипами по значениям этих признаков существенно превышает разнообразие внутри экотипов. Во всяком случае прежде чем тот или иной признак возвести в ряд таксономических для экотипов, следует провести сравнение большого числа различных экотипов.

Признаки, описывающие форму метелки, могут использоваться для различения биотипов. На это указывает меньшая генетическая компонента изменчивости этих признаков между растениями внутри одной семьи по сравнению с изменчивостью между семьями. Кстати, в дальнейших исследованиях можно не измерять признаки 13 и 16, поскольку они тесно ($\rho^c > 94$) коррелируют с длиной веточек второго яруса (14).

Размеры зерновок и колосков в различении биотипов могут использоваться с гораздо меньшим успехом. Высокая коррелированность их

друг с другом позволяет уменьшить число измеряемых признаков, взяв вместо 5 (21, 23—26) только три, например 21, 22, 26.

2. Признаки, определяющие размеры и форму генеративного побега, показывают значительную средовую лабильность, их корреляционные связи обусловлены в основном общей средовой модификацией процессов формирования. Существенное увеличение средних размеров и одновременное уменьшение их коэффициента вариации при перенесении из природы в культуру подтверждают этот вывод. Генетическая компонента изменчивости каждого из этих признаков и коррелятивной связи между ними существенно ниже, чем средовая. Исходя из сказанного, можно утверждать, что размеры и форма стебля не могут служить таксономически значимыми признаками при различении биотипов, но могут характеризовать экологические условия.

3. Увеличение размеров генеративных побегов возможно в первую очередь путем улучшения условий культивации. Однако наличие генетической и аддитивно-генетической компонент изменчивости таких признаков, как длина метелки (3) и длина влагалища стеблевых листьев (6, 7), показывает возможность селекции путем массового отбора ($r_{\phi}=0,21 \div 0,42$). Наличие аддитивно-генетической корреляции этих признаков между собой подтверждает этот вывод.

4. Высокая генотипическая полиморфность признаков, характеризующих размеры семян (21, 23, 26), позволяет сделать заключение о возможностях увеличения этих признаков путем селекции, причем методом массового отбора (корреляция родитель — потомок, $r_{\phi}=0,20—0,48$). Одновременный успех селекции по этим признакам подтверждается тесной генотипической (ρ^c) и аддитивно-генетической (ρ^+) взаимной коррелированностью.

5. Семенная продуктивность генеративных побегов определяется в основном влиянием средовых условий, причем общих с теми, которые определяют размеры и форму стебля. Это говорит о том, что улучшение условий выращивания растений одновременно увеличивает семенную продуктивность побегов. Следует отметить также, что вес метелки (28) дает значимую положительную генотипическую корреляцию с размерами зерновок и колосковых чешуй ($\rho^c \geq 0,45$). Следовательно, перспективен отбор на комплексное увеличение как размеров семян, так и общей семенной продуктивности. Слабые значения кросс-корреляций ρ^+ , т. е. слабые аддитивно-генетические связи, позволяют предполагать комбинативную генную обусловленность этих корреляций и поэтому необходимость более сложных форм селекций, нежели массовый отбор.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/XII 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Гинзбург Э. Х., Мирошниченко Е. Я. Изменчивость морфологических характеристик *Poa pratensis* L. Сообщение 1. Анализ причин изменчивости признаков генеративного побега. (В печати).
2. Мирошниченко Е. Я., Гинзбург Э. Х. 1974. Выделение и анализ корреляционных плеяд признаков у апомиктного *Poa pratensis* L.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 57—63.
3. Hasel N., Lush G. L. 1942. The efficiency of three methods selection.— G. Heredity, 33, 393—399.
4. Гинзбург Э. Х., Никоро З. С. 1973. К вопросу о генетических корреляциях. II. Способы оценки.— Генетика, 6, 148—155.
5. Гинзбург Э. Х., Никоро З. С., Животовский Л. А., Эрнст Л. К. 1973. К вопросу о генетических корреляциях. III. Корреляции между молочной продуктивностью и процентом жира у крупного рогатого скота.— Генетика, 6, 156—164.

6. Weber E. 1967. Mathematische Grundlagen der Genetik. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena.
7. Луценко Н. Д., Гинзбург Э. Х., Колаева С. Г., Колпаков М. Г. 1974. Исследование объемов ядер и ядрышек в коре надпочечников у краснощекого суслика в различные сезонные периоды.— Цитология, 2, 198—202.
8. Гинзбург Э. Х., Никоро З. С. 1973. К вопросу о генетических корреляциях. I. Плейкотропия и неравновесность.— Генетика, № 2, 45—54.

Е. Н. Гинзбург, Н. Ю. Мирошниченко

VARIABILITY OF MORFOBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF POA PRATENSIS.

2. Analysis of causes of correlations between some characteristics of generative shoot. Measurement of 28 characteristics of generative shoot in two generation of *Poa pratensis* plants allowed to give a genetic—statistical analysis of causis of correlation between different characteristics. On this basis the genetical and environmental pleiads of the features are worked and aut discussed.

УДК 576.312.34

П. И. СТЕПОЧКИН, А. И. ЩАПОВА

ОБНАРУЖЕНИЕ ХРОМОСОМ РЖИ В КАРИОТИПЕ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ МИРОНОВСКАЯ 10 МЕТОДОМ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ОКРАСКИ

В литературе есть данные о том, что в карิโอטיפах некоторых сортов мягкой пшеницы, имеющих в своих родословных тритикале, присутствуют хромосомы ржи [1—4].

В последние годы в кариологии растений начали применять метод дифференциальной окраски хромосом на конститутивный гетерохроматин. В результате установлено, что хромосомы ржи и пшеницы существенно различаются по рисунку линейной дифференцировки на гетеро- и эухроматиновые районы [5—15]. Хромосомы культурного вида ржи *Secale cereale* в отличие от хромосом мягкой пшеницы *Triticum aestivum* содержат крупные гетерохроматиновые блоки на теломерах большинства плеч хромосом. К тому же каждая гомологичная пара хромосом ржи имеет индивидуальный рисунок поперечной исчерченности, позволяющий различать их в метафазах митоза и мейоза.

В задачу настоящей работы входило проверить с помощью метода дифференциальной окраски, содержатся ли в карิโอטיפе сорта Мироновская 10 хромосомы ржи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Корешки проросших семян мягкой пшеницы сорта Мироновская 10 предобработывали насыщенным раствором монобромнафталина, фиксировали в ледяной уксусной кислоте, окрашивали в слегка подогретом ацетокармине, помещали в экстракт пищеварительной железы виноградной улитки на 20—30 мин и раздавливали в 45%-ной уксусной кислоте. Временные давленные препараты переводили в постоянные с помощью жидкого азота. Дальнейшие процедуры обработок и окрашивания препаратов проводили по описанной ранее методике [9].

В родословной пшеницы сорта Мироновская 10 участвовали ржано-пшеничный гибрид (РПГ) и два сорта мягкой пшеницы [16]. В потомстве от скрещивания Мироновская 264×РПГ 48/49 была выделена линия с высокой зимостойкостью, озерненностью и устойчивостью к бурой ржавчине, но полегающая и позднезрелая. Эта линия использована в гибридизации с сортом мягкой пшеницы Безостая 1, и из потомства от этого скрещивания отобрана линия, устойчивая к грибным заболеваниям и к полеганию. Эта линия дала начало сорту Мироновская 10.

При анализе дифференциально окрашенных хромосом данного сорта обнаружена пара хромосом с крупными гетерохроматиновыми блоками на концах обоих плеч (рис. 1). Гетерохроматиновый блок на конце длинного плеча значительно крупнее, чем на коротком. Возле теломерного блока длинного плеча имеется тонкая полоска интеркалярного гетерохроматина, а на некотором расстоянии от теломерного блока короткого плеча расположен достаточно крупный блок, который окрашивается значительно слабее теломерных либо совсем не окрашивается (рис. 2).

По морфологии эта пара хромосом неравноплечая. В кариотипе культурного вида ржи хромосомы сходны по длине и очень слабо различаются по отношению плеч. Три пары условно относят к равноплечим, а четыре — к неравноплечим, в том числе и спутничную. Хромосомы ржи крупнее пшеничных. Самая маленькая хромосома ржи близка по длине самой крупной хромосоме мягкой пшеницы.

В кариотипе ржи *Secale cereale* ($2n=14$) имеются крупные гетерохроматиновые блоки на теломерах коротких плеч трех неравноплечих пар хромосом и на теломерах обоих плеч остальных, в том числе и спутничной. У всех хромосом набора около центромер находятся небольшие блоки, почти не различающиеся по величине. Большинство плеч хромосом имеют узкие полоски интеркалярного гетерохроматина. Хромосомы пшеницы не содержат крупных теломерных блоков, и поэтому их легко отличить от хромосом ржи. Идентификация же каждой хромосомы ржи возможна по величине и расположению гетерохроматиновых блоков. Спутничная хромосома содержит крупный блок

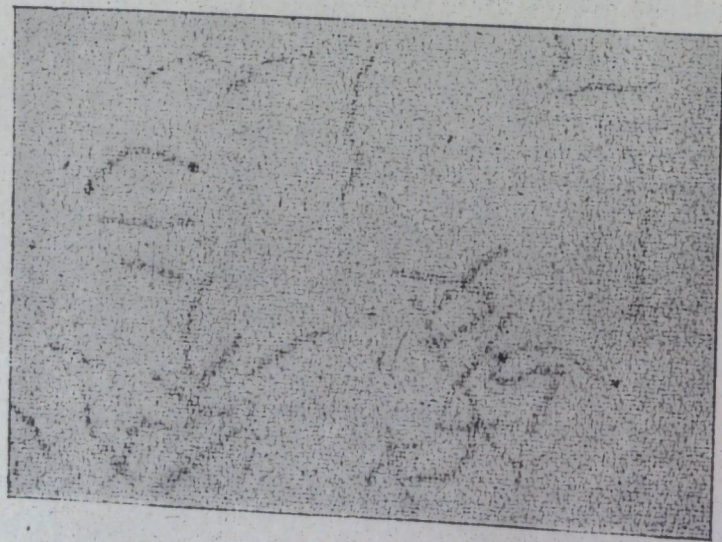


Рис. 1. Пара хромосом ржи с крупными гетерохроматиновыми блоками на концах обоих плеч в кариотипе мягкой пшеницы сорта Мироновская 10.

в районе ядрышкового организатора, расположенного на коротком плече.

Замечено, что прицентромерный и интеркалярный гетерохроматин хромосом ржи окрашивается слабее теломерного. В большинстве клеток окрашивается некоторая часть его [8—11, 15]. Вариабельность по характеру окрашивания интеркалярных блоков создает определенные трудности при идентификации хромосом. Идентификация всех 7 пар хромосом ржи, несмотря на то,

что каждая хромосома имеет индивидуальный рисунок поперечной исчерченности, возможна далеко не в каждой метафазной пластинке. В большинстве клеток безошибочно идентифицируется спутничная хромосома и одна из самых неравноплечих, имеющая на длинном плече несколько интеркалярных блоков, три из которых окрашиваются стабильно. Между тремя парами равноплечих и двумя парами неравноплечих хромосом часто не обнаруживается различий по рисунку окраски.

В 1952 г. Лима-де-Фарна [17] описал структуру пахитенных хромосом ржи и дал наименование каждой хромосоме, обозначив их цифрами I—VII.

Между рисунками дифференциальной окраски и пахитенной структурой хромосом этого вида обнаружено сходство [8, 10]. Гилл и Кимбер [11] с помощью метода дифференциальной окраски изучили структуру линейной исчерченности хромосом линий пшеницы, к которым были добавлены определенные хромосомы ржи сорта Империял. Поскольку авторам была известна принадлежность каждой хромосомы ржи этих дополненных линий к определенной гомеологичной группе хромосом пшеницы, им удалось совместить генетическую и цитологическую идентификацию хромосом ржи. Они дали подробное описание рисунка дифференциальной окраски каждой хромосомы сорта Империял с указанием принадлежности к гомеологичной группе. Спутничная хромосома обозначена ими 1R, равноплечие хромосомы с блоками на теломерах обоих плеч — 2R—3R, самая неравноплечая с несколькими интеркалярными блоками на длинном плече — 6R. Между рисунком дифференциальной окраски хромосом исследованного сорта ржи и рисунком пахитенной структуры, приведенном в работе Лима-де-Фарна, они также нашли сходство. Хромосома 1R сорта Империял была подобна по структуре линейной дифференцировки хромосоме V по Лима-де-Фарна, 2R — III, 3R — II, 4R — I, 5R — VI, 6R — VII, 7R — IV.

При сравнительном изучении кариотипов различных сортов ржи обнаружен существенный внутрисортный полиморфизм по рисунку дифференциальной окраски отдельных хромосом, как по величине гетерохроматиновых блоков на теломерах, так и около ядрышкового организатора [9, 10, 15, 18, 19]. Наиболее часто встречаются различия между гомологами по величине гетерохроматинового блока в районе ядрышкового организатора и на теломерах длинных плеч.

Полиморфизм по структуре линейной дифференцировки хромосом ржи создает основные трудности при идентификации их в кариотипах отдельных сортов и пшенично-ржаных гибридов. Обнаруженная пара хромосом ржи в сорте Мироновская 10 по рисунку окраски похожа на спутничную хромосому 1R/V. Однако более слабое и нестабильное окрашивание интеркалярного блока на коротком плече не дает осно-



Рис. 2. Структура дифференциальной окраски хромосом ржи, обнаруженных в кариотипе мягкой пшеницы сорта Мироновская 10.

вания утверждать, что эта хромосома действительно спутничная. У всех исследованных сортов *Secale cereale* L. мы не наблюдали подобной картины. Гетерохроматиновые блоки около ядрышкообразующих районов у проанализированных нами спутничных хромосом ржи при использовании методики, описанной в данной работе, по яркости окрашивания не уступали теломерным блокам. Однако в литературе имеются высказывания о нестабильности степени окрашивания гетерохроматиновых блоков ядрышкообразующих районов. Так, Вожа [10] при использовании несколько иных процедур обработки препаратов перед окрашиванием по Гимза обнаружил более слабое окрашивание гетерохроматиновых блоков около ядрышкового организатора у 5 проанализированных им сортов ржи. Имеются сведения о том, что в кариотипах некоторых сортов мягкой пшеницы, в родословной которых участвовали тритикале, имеют место не только замещения отдельных хромосом пшеницы хромосомами ржи, но и транслокации между хромосомами ржи и пшеницы. Замены и транслокации обнаружены в результате цитологического анализа гибридов некоторых сортов пшеницы с моносомными и дополненными линиями сорта Чайниз Спринг, а впоследствии подтверждены с помощью дифференциального окрашивания [3, 4, 20].

Чтобы окончательно установить, к какой гомеологической группе принадлежит обнаруженная нами хромосома ржи в кариотипе мягкой пшеницы сорта Мироновская 10 и не является ли эта пара хромосом результатом транслокаций между хромосомами ржи и пшеницы, необходимы дополнительные цитогенетические исследования.

Институт цитологии
и генетики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

- Zeller F. J., Fischbeck G. 1971. Cytologische Untersuchungen zur Identifizierung des Fremdchromosoms in der Weizensorte Zorba (W565).—Z. Pflanzenzuchtg, 66, 3, 260—265.
- Zeller F. J. 1972. Cytologischer Nachweis einer Chromosomensubstitution in dem Weizenstamm Salzmünde 14/44 (*T. aestivum* L.).—Z. Pflanzenzuchtg, 67, 2, 90—94.
- Mettin D., Bluthner W. D., Schlegel G. 1973. Additional evidence on spontaneous 1B/1R wheat-rye substitutions and translocations.—Proc. 4th internat. wheat genetics symposium missouri agr. exp. sta., Columbia, Mo, 179—184.
- Zeller F. J. 1973. 1B/1R wheat-rye chromosome substitutions and translocations.—Proc. 4th internat. wheat genetics symposium, Columbia, Mo, 209—221.
- Щапова А. И. 1973. Дифференциальная окраска хромосом растений.—В кн.: Половой процесс и эмбриогенез растений. М., с. 280.
- Merker A. 1973. A Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in Triticale.—Hereditas, 75, 2, 280—282.
- Sarma N. P., Natarajan A. T. 1973. Identification of heterochromatic regions in the chromosomes of rye.—Hereditas, 74, 2, 233—238.
- Щапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом растений. 1. *Secale cereale*.—Цитология, 16, 3, 370—372.
- Щапова А. И., Баутина Т. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 134—136.
- Vosa C. G. 1974. The basis karyotype of rye (*Secale cereale*) analysed with Giemsa and fluorescence methods.—Heredity, 33, 3, 403—408.
- Gill B. S., Kimber G. 1974. The Giemsa C-banded karyotype of rye (homoeologous/constitutive heterochromatin/chromosomes).—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 4, 1247—1249.
- Gill B. S., Kimber G. 1974. Giemsa C-banding and the evolution of wheat.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 71, 10, 4086—4090.
- Тихонович И. А. 1974. Дифференциальная окраска метафазных хромосом ржи.—Вестник Ленингр. ун-та, биология, вып. 4, 21, 131—134.

- Тихонович И. А., Фадеева Т. С. 1975. Изучение структур, сходных с хромощенрами, в интерфазном ядре ржи.—Цитология, 17, 8, 887—890.
- Тихонович И. А., Фадеева Т. С. 1976. Изучение гетерохроматина в кариотипах форм генетической коллекции ржи.—Генетика, 12, 3, 5—14.
- Ремесло В. Н. 1976. Мироновские пшеницы. М., «Колос».
- Lima-de-Faria A. 1952. Chromomere analysis of the chromosome complement of rye.—Chromosoma, 5, 1, 1—68.
- Weimarck A. 1975. Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by the Giemsa C-banding technique.—Hereditas, 79, 2, 293—300.
- Singh R. J., Röbbelen G. 1976. Giemsa banding technique reveals deletions within rye chromosomes in addition lines.—Z. Pflanzenzuchtg., 76, 1, 11—18.
- Friebe B. 1976. Beobachtungen zur differentiellen Giemsa-Färbung mitotischer Metaphase-Chromosomen in einigen 1B/1R — Weizen — Roggen — Substitutions — und Translokationslinien.—Z. Pflanzenzuchtg, 77, 4, 304—308.

P. I. Steepochkin, A. I. Shchapova

IDENTIFICATION OF RYE CHROMOSOMES IN THE KARYOTYPE OF COMMON WHEAT MIRONOVSKAYA 10 BY THE METHOD OF DIFFERENTIAL STAINING.

Mironovskaya 10, a variety of common wheat, was studied by the method of differential staining for constitutive heterochromatin in the karyotype. As a result, a chromosome pair was identified. This pair is similar to the satellite chromosome of the cultivated form in the pattern of differential staining of the hetero and euchromatic regions. This chromosome of rye in the pattern of differential staining of the hetero and euchromatic regions. This chromosome pair has large heterochromatic blocks at the end of both arms, and a somewhat smaller heterochromatic block on the middle of the short arm, which stains weaker than the telomeric heterochromatic blocks, this pair also shows a narrow intercalary band near the telomeric block of the long arm.

УДК 581.19

В. Е. КИСЕЛЕВ, Е. Г. ПЕККЕР

АЗОТСОДЕРЖАЩИЕ ВЕЩЕСТВА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА КОПЕЕЧНИК

Представители рода копеечник (*Hedysarum* L.) широко распространены в различных растительных поясах Горного Алтая. Входя в состав растительности высокогорных отгонных пастбищ и сенокосов, они представляют интерес как кормовые растения [1—4]. Литературные данные о накоплении азотсодержащих веществ у представителей данного рода в зависимости от условий произрастания касаются только общего азота в семенах некоторых исследуемых видов [5].

В настоящей работе приводятся результаты исследований качественного и количественного содержания свободных аминокислот и аминокислот белка, некоторых форм азота в вегетативной массе и семенах растений видов рода копеечник, данные о количестве протенна, жира, клетчатки, золы, витамина С, каротина, дубильных веществ.

Материалы для биохимических анализов (растительные образцы) были взяты в различных экологических условиях Юго-Восточного Алтая и лесостепной зоны Западной Сибири на опытных делянках Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (Новосибирск). Растения исследовали в разные фазы их развития и в разные годы жизни. Для анализов брали среднюю пробу листьев, цветков, стеблей, семян.

Аминокислотный состав растений определяли с помощью бумажной хроматографии известными методами с некоторым их видоизменением [6—9].

Количественное определение триптофана проводили по методу Хорна и Джонса [10], пролина — по методу Добриковой [11], общего, белкового и небелкового азота — колориметрически [12]. Спектры глобулиновых белков определяли методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле [13], химический состав растений — общепринятыми методами [14].

Уточнение наилучшего способа фиксации растительного материала в экспедиционных условиях при определении аминокислотного состава растений показало, что фиксация холодным этиловым спиртом дает наиболее достоверные результаты [15].

Изучение качественного состава аминокислот у представителей рода копеечник, произрастающих в различных условиях Горного Алтая и в условиях ЦСБС СО АН СССР, показало, что он остается постоянным и включает 16 свободных аминокислот (гистидин, аспарагиновую кислоту, серин, глицин, глутаминовую кислоту, треонин, аланин, пролин, тирозин, метионин, валин, фенилаланин, лейцин, изолейцин и два амида — аспарагин, глутамин) и 18 аминокислот белка (цистин, гистидин, лизин, аргинин, аспарагиновую кислоту, серин, глицин, глутаминовую кислоту, треонин, аланин, пролин, тирозин, триптофан, метионин, валин, фенилаланин и лейцин с изолейцином).

Все изученные виды копеечников как в естественных условиях обитания (Горный Алтай), так и при их интродукции (ЦСБС СО АН СССР) характеризуются высоким содержанием азотистых веществ и различным их количеством в органах растений (листьях, цветках, стеблях). Пределы колебания по накоплению общего, белкового и небелкового азота приведены на рис. 1 и в табл. 1 (здесь и в дальнейшем использованы средние данные по всем видам за три года).

У дикорастущих представителей наблюдается большее различие между минимальным и максимальным накоплением общего, белкового и небелкового азота, чем у интродуцированных растений, что можно объяснить различными экологическими условиями их произрастания (лесной и высокогорно-тундровый пояса). Интродуценты же, находясь в сравнительно однородных экологических условиях, характеризуются более стабильным содержанием этих соединений.

У большинства видов, растущих в ЦСБС СО АН СССР, накапливалось в листьях на 3—26% больше общего азота, чем у видов из естественных местообитаний, причем это увеличение шло за счет небелковой фракции (табл. 2).

Особенности накопления азотистых веществ у дикорастущих и интродуцированных растений в течение вегетационного периода носят закономерный характер, они тесно связаны с фазами развития растительно-

Таблица 1

Содержание форм азота в органах растений копеечника забытого в фазу цветения, % на абсолютно сухое вещество

Орган	Азот	Дикорастущие		Интродуцированные	
		пределы колебаний	максимальное различие	пределы колебаний	максимальное различие
Листья	Общий	3,8—6,5	2,7	4,4—6,2	1,8
	Белковый	2,8—5,1	2,3	3,0—4,9	1,9
	Небелковый	0,5—1,6	1,1	0,9—2,0	1,1
Цветки	Общий	3,3—5,5	2,2	3,4—4,6	1,2
	Белковый	2,5—4,2	1,7	2,9—3,4	0,5
	Небелковый	0,5—1,8	1,3	1,0—2,0	1,0

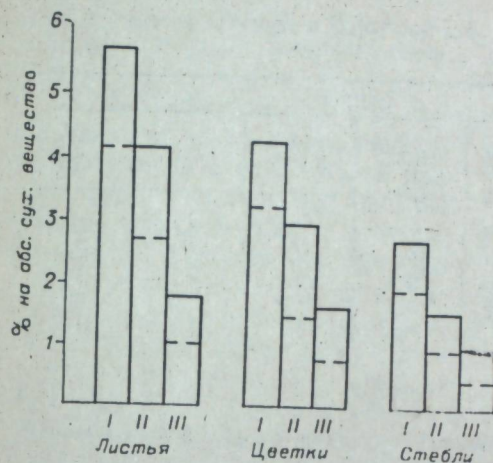


Рис. 1. Накопление общего (I), белкового (II) и небелкового (III) азота у интродуцентов (фаза цветения).
— максимум, ——— минимум.

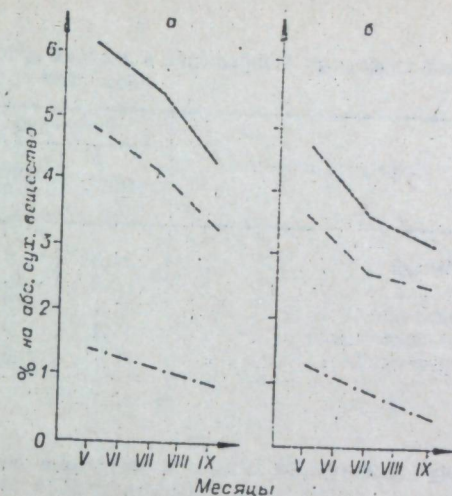


Рис. 2. Динамика накопления общего (—), белкового (— — —) и небелкового (— · —) азота в листьях (а), стеблях (б) у копеечника забытого в процессе вегетации.

го организма (рис. 2). Установлена общая тенденция в накоплении азотистых соединений в растениях: для изученных видов характерно максимальное накопление этих веществ в период интенсивного нарастания вегетативной массы и в период перехода растений к репродуктивным процессам. Подобные закономерности на других видах растений были отмечены и ранее [5].

Аналогичные закономерности установлены и по накоплению свободных аминокислот и аминокислот гидролизатов белка по фазам развития растений (табл. 3, 4). Существенных различий в содержании аминокислот в растениях, произрастающих в Юго-Восточном Алтае и при интродукции в ЦСБС, не выявлено. При этом различия у дикорастущих растений и интродуцентов аналогичны: максимальное накопление исследуемых соединений обнаружено до начала цветения [15, 16].

Таблица 2

Содержание форм азота у дикорастущих и интродуцированных видов рода копеечник, % на абсолютно сухое вещество (фаза цветения)

Виды рода копеечник	Общий		Белковый		Небелковый	
	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай
<i>Листья</i>						
Забытый	5,60	5,01	3,90	4,19	1,70	0,82
Южносибирский	5,00	4,83	4,00	3,69	1,00	1,14
Родственный	4,20	4,70	2,60	3,80	1,60	0,90
Гмелина	4,80	4,55	3,50	4,42	1,30	3,13
Ферганский	3,40	4,28	3,60	3,95	1,80	0,27
<i>Цветки</i>						
Забытый	4,50	4,35	3,10	3,12	1,40	1,23
Южносибирский	3,10	3,80	1,60	2,83	1,50	0,97
Родственный	3,80	4,50	2,90	3,00	0,90	1,50
Гмелина	3,70	3,32	1,90	2,60	1,80	1,46
Ферганский	3,90	4,00	2,40	2,46	1,50	1,57

Таблица 3

Сумма свободных аминокислот в листьях видов рода копеечник в процессе вегетации, мг/г абсолютно сухого вещества

Виды рода копеечник	Бутонизация		Цветение		Плодоношение	
	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай
Забывтый	14,3	14,3	11,1	11,6	7,1	8,2
Гмелина	13,3	13,2	10,3	9,6	7,4	7,5
Родственный	11,1	13,5	9,8	10,6	7,6	7,3
Южносибирский	11,1	9,5	9,4	8,9	8,5	8,6
Ферганский	10,2	10,3	8,6	8,7	8,3	7,2

Таблица 4

Сумма аминокислот гидролизатов белка в листьях видов рода копеечник в процессе вегетации, мг/г абсолютно сухого вещества

Виды рода копеечник	Бутонизация		Цветение		Плодоношение	
	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай	ЦСБС	Горный Алтай
Забывтый	280,0	271,9	230,2	219,7	181,0	165,2
Гмелина	212,3	274,0	192,1	181,1	157,0	147,0
Родственный	230,2	225,6	210,0	208,0	192,0	181,3
Южносибирский	210,2	208,3	191,4	190,3	177,2	175,1
Ферганский	220,0	217,0	207,4	203,3	171,0	165,2

Содержание отдельных аминокислот варьирует в различной степени. В листьях преобладают пролин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, аспарагин. В цветках свободных аминокислот в 1,2—1,7 раза больше, при этом значительно увеличивается количество гистидина, аспарагиновой кислоты, аланина и пролина. В стеблях свободных аминокислот в 1,2—1,5 раза меньше, чем в листьях, и в 1,6—2,2 раза меньше, чем в цветках. При этом в максимальных концентрациях обнаружены те же аминокислоты, что и в листьях и цветках. Сумма свободных аминокислот у интродуцентов в фазу цветения (мг/г сухого вещества) следующая:

Виды рода копеечник	Листья	Цветки	Стебли
Забывтый	11,10	17,12	7,86
Гмелина	10,30	10,39	6,02
Ферганский	8,60	10,19	5,05

Из аминокислот белка для всех видов характерны значительные количества аспарагиновой и глутаминовой кислот, аланина и пролина; иногда еще глицина и серина. В цветках общее количество белковых аминокислот уменьшается в 1,1—1,4 раза по сравнению с листьями, но степень уменьшения отдельных аминокислот различна. В больших количествах в этих органах накапливаются те же аминокислоты, что и в листьях. В стеблях найдено в 1,3—2 раза, а в цветках в 1,1—1,4 раза меньше аминокислот белка, чем в листьях. Сумма аминокислот гидролизатов белка у интродуцентов в фазу цветения (мг/г абсолютно сухого вещества) следующая:

Виды рода копеечник	Листья	Цветки	Стебли
Забывтый	230,2	151,40	126,90
Гмелина	192,1	120,96	82,96
Ферганский	207,4	136,89	135,95

Динамика накопления свободных аминокислот и аминокислот белка характеризуется снижением их содержания в листьях и стеблях всех

видов и возрастом аминокислот белка в репродуктивных органах в фазу плодоношения (рис. 3).

Поскольку содержание азотистых веществ тесно связано с приуроченностью вида к различным поясам, в условиях интродукции эти вещества определялись в растениях, которые были выращены из семян, собранных в Юго-Восточном Алтае. Семена копеечника забывтого, собранные на хребтах Курайском, Северо-Чуйском, Чихачева в различных растительных поясах — лиственничный лес, субальпийский и альпийский луг, галечники и т. д. (всего изучено 12 местообитаний), были высеяны на территории ЦСБС СО АН СССР. Анализ растений 3—4-го года жизни позволил установить пределы колебаний в содержании азотистых веществ в зависимости от места сбора семян (рис. 4). Для копеечника Гмелина, семена которого были собраны в пределах одного растительного пояса (степного), данные более однотипны и пределы колебаний значительно меньше (рис. 5).

Анализ семян на электрофоретические свойства глобулинов методом диск-электрофореза у трех видов рода копеечник, собранных в условиях Горного Алтая и при интродукции в ЦСБС СО АН СССР, показал, что исследованные виды содержат от 6 до 9 компонентов с преобладанием большинства их в верхней части спектра (рис. 6). Один и тот же вид независимо от условий его произрастания характеризуется неизменным компонентным составом глобулиновых белков. Между собой же виды этого рода различаются как по числу компонентов, так и по электрофоретической подвижности. При этом для каждого вида характерен свой электрофоретический спектр глобулинов. Число компо-

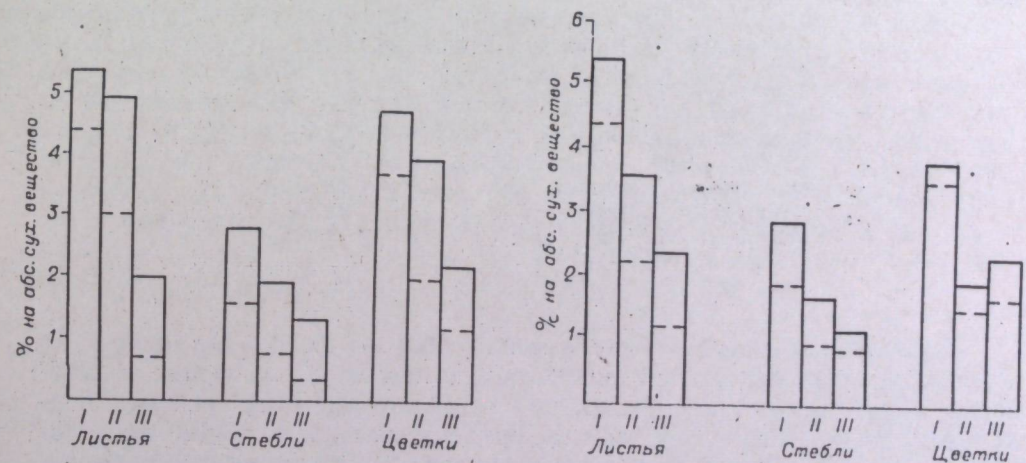


Рис. 4. Накопление общего (I), белкового (II) и небелкового (III) азота у копеечника забывтого, выращенного из семян различной репродукции (фаза цветения).

— максимум, --- минимум.

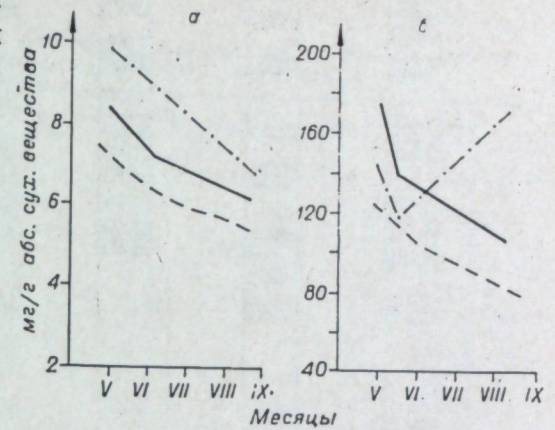


Рис. 3. Динамика накопления свободных аминокислот (а) и аминокислот белка (б) в листьях (—), стеблях (---) и репродуктивных органах (— · —) копеечника забывтого в процессе вегетации.

Рис. 5. Накопление общего (I), белкового (II) и небелкового (III) азота у копеечника Гмелина, выращенного из семян различной репродукции (фаза цветения).

— максимум, --- минимум.

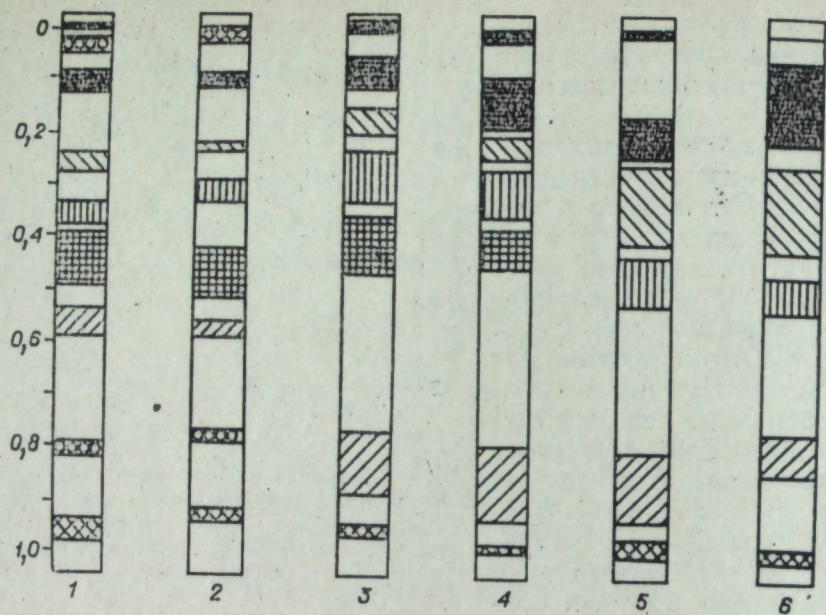


Рис. 6. Электрофоретические спектры глобулинов дикорастущих и интродуцированных видов рода копеечник.

1 — к. Гмелина дикорастущий; 2 — к. Гмелина интродуцированный; 3 — к. забытый дикорастущий; 4 — к. забытый интродуцированный; 5 — к. южносибирский дикорастущий; 6 — к. южносибирский интродуцированный.

нентов и степень электрофоретической подвижности их могут быть использованы как дополнительные таксоноспецифические признаки при уточнении систематической принадлежности вида и степени родства растений.

С целью установления более полной характеристики кормовых достоинств исследуемых видов (копеечники забытый, Гмелина, родственный, южносибирский, ферганский) проведены анализы их химического состава.

Ниже приведены пределы колебания химического состава вегетативной массы рода копеечник на абсолютно сухой вес растений (фаза цветения):

Гидрофлага, %	5,3—6,3
Жир, %	3,4—10,0
Клетчатка, %	13,0—33,8
Зола, %	4,2—8,9
Витамин С, мг/г	7,74—9,25
Каротин, мг/г	0,10—0,42
Флавоновые вещества, мг/г	6,75—15,30
Дубильные вещества, %	2,5—4,3
Редуцирующие сахара, %	1,9—10,5
Моносахара, %	1,2—7,5
Дисахара, %	0,1—1,9

Приведенные результаты позволяют сделать вывод о том, что по содержанию протейна, жира, клетчатки, витамина С, каротина, флавоновых и дубильных веществ эти виды представляют интерес как кормовые растения. Такого же мнения придерживаются и другие исследователи [17—19]. Кроме того копеечники характеризуются хорошим соотношением незаменимых аминокислот. У некоторых интродуцентов суммы белковых аминокислот составляет около 40% от общей сумм копеечники превосходят образцы яйца куриного, сена клевера или люцерны.

Таблица 5
Количество незаменимых аминокислот у некоторых интродуцентов по сравнению со стандартными показателями (г/100 г вещества)

Образцы	Лизин+гистидин	Метионин	Аргинин	Треонин	Валин	Фенилаланин	Лейцин+изолейцин	Цистин
Яйцо курицы	12,0	5,0	8,0	6,0	10,0	7,0	20,7	3,0
Сено клевера	12,9	1,4	8,3	12,1	9,1	4,8	22,2	9,10
Сено люцерны	14,3	2,0	9,2	8,8	8,6	9,1	23,2	8,89
К. забытый, листья	10,3	2,8	4,5	12,8	12,6	10,3	8,4	5,5
К. Гмелина, листья	12,9	1,5	2,8	2,6	10,9	8,4	6,5	2,2
К. ферганский, листья	8,1	1,8	12,9	6,8	8,0	16,0	14,3	3,4
К. забытый, цветки	7,3	0,6	13,8	15,0	5,6	14,7	13,7	1,3
К. Гмелина, цветки	4,2	0,3	11,0	2,3	3,0	12,2	12,1	2,6
К. ферганский, цветки	6,8	1,3	11,7	2,4	4,8	12,8	12,3	2,5
К. забытый, стебли	3,2	0,7	6,7	12,0	2,1	11,6	11,7	1,3
К. Гмелина, стебли	4,0	0,3	4,8	2,3	4,5	11,4	12,5	1,0
К. ферганский, стебли	4,0	0,7	12,5	4,3	4,9	11,9	13,0	1,05

ВЫВОДЫ

Среди дикорастущих и интродуцированных представителей рода копеечника (*Hedysarum* L.) семейства бобовых нами выявлены высокобелковые виды: к. забытый — *H. neglectum* Ledeb., к. родственный — *H. consanguineum* DC, к. южносибирский — *H. austrosibiricum* V. Fedtsch., к. ферганский — *H. berganense* Korsh., к. Гмелина — *H. gmelinii* Ledeb.

По этим показателям и по общему химическому составу виды рода копеечник представляют интерес как исходный материал для введения их в культуру, для дальнейшей селекционной доработки в качестве новых перспективных кормовых растений.

Наибольшим содержанием азотистых соединений характеризуется к. забытый (до 7,4% общего, 5,9% белкового, 2,8% небелкового азота, до 21,4 мг/г свободных аминокислот и 278 мг/г аминокислот белка на абсолютно сухое вещество). Качественный аминокислотный состав копеечников представлен 16 свободными аминокислотами и 18 аминокислотами, входящими в состав белка, сюда включаются все природные незаменимые аминокислоты, составляющие 40% от суммы аминокислот.

В процессе роста и развития растений в разных экологических условиях качественный аминокислотный состав оставался неизменным, количественное же содержание свободных и связанных аминокислот, различных форм азота изменялось в зависимости от фазы развития растений и от условий их произрастания. Максимальное накопление названных соединений в надземной массе происходило к периоду бутонизации растений, а с наступлением репродуктивной фазы развития и в последующие шло закономерное уменьшение аминокислот и различных форм азота.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Соболевская К. А. 1967. Об итогах изучения растительных ресурсов Западной Сибири. — Растит. ресурсы, № 3, 330—337.
2. Пленник Р. Я., Вернер А. Р., Кузнецова Г. В., Пеккер Е. Г., Гордиенко Н. В., Дьяконова А. А. 1967. Копеечники Юго-Восточного

Алтай как материал для интродукции.— В кн.: Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 43—73.

3. Гладкова З. И. 1968. Некоторые результаты интродукции видов копеешника Юго-Восточного Алтая.— В кн.: Тезисы докладов совещания по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Новосибирск, с. 233—234.
4. Пленник Р. Я., Кузнецова Г. В. 1971. Перспективные виды бобовых Юго-Восточного Алтая.— В кн.: Природа и природные ресурсы Горного Алтая. Горно-Алтайск, с. 156—160.
5. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. 1964. О содержании общего азота в семенах различных видов *Leguminosae*.— В кн.: Эволюционная биохимия растений. М., с. 5—29.
6. Пасхина Т. С. 1950. Хроматография распределения и ее применение к анализу аминокислот и пептидов.— Усп. биол. химии, 307—332.
7. Блок Р., Лестранж Р., Цвейг Г. Хроматография на бумаге. М., ИЛ, 1954, с. 212.
8. Бояркин А. Н. 1956. Разноцветное проявление аминокислот на бумажных хроматограммах.— Физиол. растений, 3, вып. 4, 381—386.
9. Андреева Т. Ф., Осипова О. П. 1962. Количественное определение свободных аминокислот листьев при помощи хроматографии на бумаге.— В кн.: Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. М.—Л., с. 59—65.
10. Ногн М. J., Jones D. B. A rapid colometric method for determination of triptophane in proteins and food.— J. of Biol. Chem., 1949, 157, № 1.
11. Добрикова А. И. 1958. Аминокислотный состав белков семян сои Приморского края.— В сб.: Биохимия зерна, № 4. Изд-во АН СССР, с. 142—145.
12. Калинин Ф. Л., Ястрембович Н. И. Колориметрическое определение моно- и дисахаров, белкового и небелкового азота, фосфора и калия в одной навеске растительного материала.— В сб.: Вопросы обмена веществ. Киев, Изд-во АН СССР, 1963, с. 121—125.
13. Сафонов Б. И., Сафонова М. П. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полнакриламидном геле.— В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., «Наука», 1971, с. 113—136.
14. Ермаков А. И., Арасимович В. Е., Смирнова-Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос», 1972. 456 с.
15. Пеккер Е. Г. 1976. Аминокислотный состав видов рода *Hedysarum* L. при разных способах фиксации.— В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсо-ведения в Сибири. Новосибирск, с. 193—197.
16. Пеккер Е. Г. 1973. Сезонная динамика белка и аминокислот у видов рода копеешник.— В кн.: Прикладная ботаника и интродукция растений. М., «Наука», с. 164.
17. Ларин И. В., Агабаян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф. и др. 1951. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2. М.—Л., 948 с.
18. Пленник Р. Я. 1963. Перспективы введения в культуру некоторых кормовых растений. Новосибирск, с. 98.
19. Томмэ М. Ф. 1964. Корма СССР, состав и питательность. М. 998 с.

W. E. Kyselew, E. G. Pekker

NITROGEN COMPOUNDS OF SOME REPRESENTATIVES OF GENUS *HEDYSARUM* L.

Our studying is made the quantitative composition and qualitative content of free aminoacids, the protein aminoacids and the nitrogen forms in the vegetative masse of five species of genus *Hedysarum* L. in process of their ontogenesis.

Comparative biochemical analysis of plants under the natural conditions in South-East Altai and in the introduction in Sibirian forest-steppe zone are investigated. The peculiarities accumulation the nitrogen compounds in relation of the phase of the plant development and ecological—geographic condition are examed. *Hedysarum neglectum* Ledeb. is the most perspective species for the introduction like a food plant.

М. В. АЗАРОВА

ВЛИЯНИЕ ФУНГИЦИДА ТМТД НА ОГУРЕЦ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ РОСТА

В северных и северо-восточных районах страны грунтовая культура огурца (*Cocumis sativus* L.) осложняется условиями длительно холодных и часто переувлажненных почв. Отрицательное влияние оказывает также патогенная грибная форма почвы, более устойчивая к этим условиям [1].

Показано [1,2], что патогенность холодных почв усиливает вредное действие холода на теплолюбивые растения и что полевая холодостойкость этих растений повышается путем обработки семян препаратом тетраметилтиурамдисульфид (ТМТД). В работах Вернера и др. [3—6] также отмечается, что низкая всхожесть семян и гибель всходов огурца в холодной почве связаны с неблагоприятным влиянием грибной флоры и положительное действие фунгицида ТМТД на сохранность семян растений состоит в подавлении развития патогенных грибов.

Со времени применения препарата ТМТД внимание исследователей было обращено главным образом на состояние патогена и конечный эффект—урожай. Естественно предположить, что физиологически активное соединение ТМТД оказывает и непосредственное воздействие на огурец, что, по-видимому, должно учитываться при использовании препарата в различных метеорологических и почвенных условиях.

В исследовании ставилась задача—изучить действие препарата ТМТД на огурец при разных способах воздействия его на растение в зависимости от температуры воздуха, почвы в процессе начального роста.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились на опытном участке Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР (Новосибирск). Опытные растения огурца сорта Алтайский ранних 166 выращивались на делянках размером 1,4 м² по два ряда в трехкратной повторности. Почва серая лесная. Глубина заделки семян 3—4 см. Для изучения влияния различных термических условий на эффективность действия препарата на рост огурца сев был проведен в три срока: 23, 26, 30 мая. Эксперимент имел следующие варианты: 1) контроль—семена не подвергались воздействию препарата; 2) опудривание семян из расчета 8 г ТМТД (50% действующего начала) на 1 кг семян; 3) внесение в почву из расчета 4 кг/га; 4) опрыскивание листьев и стеблей огурца суспензией ТМТД, приготовленной на питательном растворе: суперфосфат—5 г, азотнокислый аммоний—0,5 г, хлористый калий—0,4 г, бора—0,1 г, ТМТД—0,5 г на 100 мл питательного раствора. Грибная инфекция растений отсутствовала.

С целью изучения реакции растений на действие препарата ТМТД были проведены исследования вымываемости электролитов из ткани листьев [7], которую использовали как косвенный показатель повреждения клеточных мембран. Электропроводность бидистиллята, в котором выдерживалась погруженная навеска листьев огурца, определяли на реохордном мосте Р-38. О вымываемости электролитов судили по электропроводности раствора, вычисленной в процентах от максимальной. Содержание хлорофилла определяли по методике Д. И. Сапожникова [8], фракционный состав воды—по методу Н. А. Гусева [9], интенсивность транспирации—по методу Н. Н. Иванова, водоудерживающую способность листовой ткани—по методу А. А. Ничипоровича в модификации П. А. Генкеля [10], накопление сухого вещества—по общепринятой методике.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 1 показаны максимальные, минимальные и среднесуточные температуры приземного воздуха и почвы на глубине 10 см, указаны даты сева и анализа.

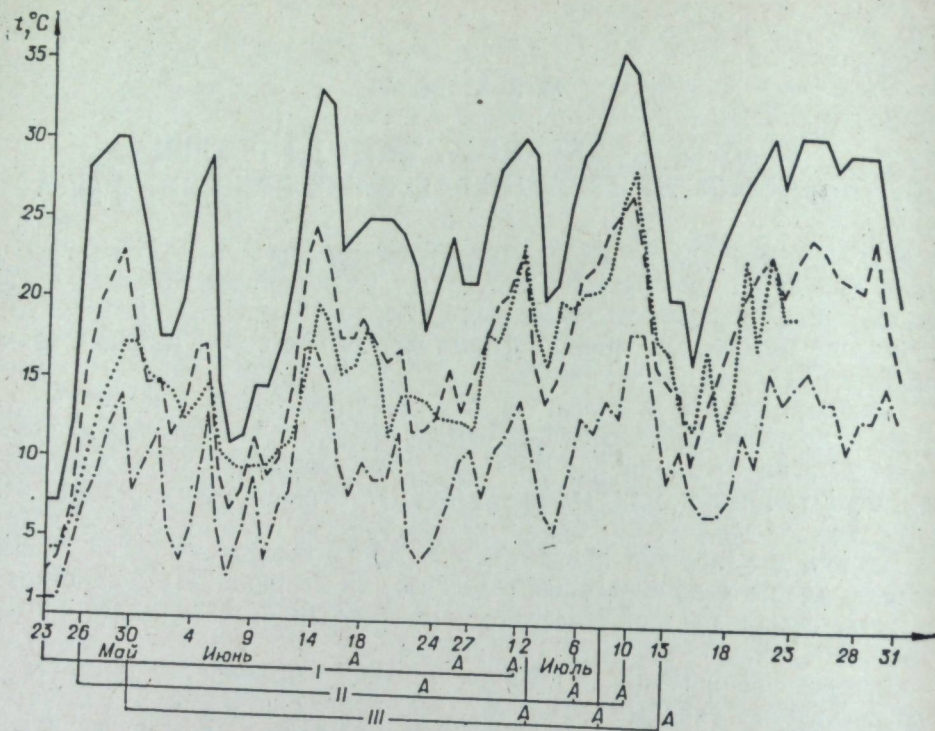


Рис. 1. Максимальные (—), минимальные (---), среднесуточные (— · —) температуры воздуха и почвы (...) в мае — июле 1975 г.
I, II, III — сроки сева и даты анализа (A).

Результаты исследований (рис. 2, I, II) показали, что в растениях I и II сроков сева вымываемость электролитов из листьев уменьшалась в опытных вариантах. Так, вымываемость электролитов у 2-го листа в варианте «почва» составила 14,6%, в контроле — 18,7%, у 3-го листа в варианте «опудривание» — 22,6%; в контроле — 46,9%. Несколько увеличивалась вымываемость электролитов у растений III срока сева в вариантах «почва» (2-й лист) и «опудривание» (3-й лист). Следовательно, меньший выход электролитов из тканей листьев опытных вариантов свидетельствует о повышенной устойчивости клеточных мембран.

По общему содержанию хлорофилла прослеживается определенная тенденция: происходит увеличение его во всех опытных вариантах по сравнению с контролем, особенно это выражено у растений III срока сева (см. таблицу). Это можно расценивать как следствие стимули-

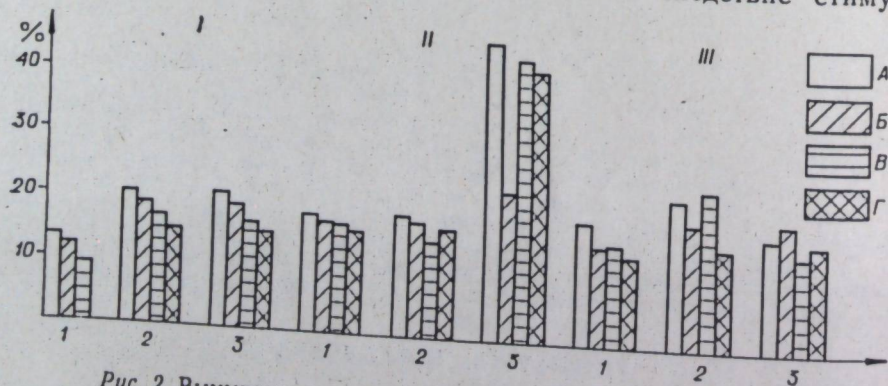


Рис. 2. Вымываемость электролитов из тканей листьев огурца.
A — контроль, B — «опудривание», C — «почва», G — «опрыскивание»; I, II, III — сроки сева, 1, 2, 3 — порядковые номера листьев.

рующего действия препарата, последствием, что прослежено и на других процессах. Измерение прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса не показало существенных различий.

Анализ элементов водообмена листьев огурца (рис. 3) выявил заметную реакцию на воздействие ТМТД при различных температурных условиях (см. рис. 1). Данные опытов показали, что разли-

чия в общей оводненности листьев между опытными и контрольными растениями I срока сева (рис. 3, I) незначительны. Отмечались изменения фракционного состава воды 1-го листа в сторону увеличения количества свободной воды за счет снижения связанной. Интенсивность транспирации уменьшалась только в варианте «опудривание», водоудерживающая способность — в вариантах «опудривание» и «почва».

Следует учитывать, что в этот период растения небольшие и не затеняют почву. Близко от поверхности почвы находится 1-й лист и поэтому подвергается довольно резким колебаниям температуры, т. е. дневному перегреванию и ночным охлаждениям. В условиях низких температур листья опытных вариантов лучше нормализуют свою жизнедеятельность, что подтверждается нарастанием сухого веса (рис. 4).

При более благоприятных условиях роста 2-го листа различий в общей оводненности, фракционном составе воды опытных и контрольных растений нет (рис. 3, I, 2, a). Интенсивность транспирации и водоудерживающая способность листьев повышены в опытных вариантах.

В период роста 3-го листа (рис. 3, I, 3, a) наблюдались изменения в фракционном составе в сторону увеличения связанной воды; транспирация несколько увеличивалась в вариантах «опудривание» и «опрыскивание», водоудерживающая способность листьев была выше у всех опытных растений. Можно предположить, что это связано с упрочением внутриклеточных структур и ведет к сохранению высокого уровня синтетических процессов.

В опытных вариантах у первых листьев растений II срока сева содержание свободной воды (рис. 3, II, 1, a) увеличивалось, что коррелирует с их интенсивным ростом (рис. 4). Интенсивность транспирации и водоудерживающая способность были несколько повышены. В этих же условиях роста 2-го листа в вариантах «опудривание» и «почва» происходило увеличение содержания свободной воды, интенсивности транспирации и водоудерживающей способности листьев, что сказалось на усилении ростовых процессов. В варианте «опрыскивание» при явном торможении роста повышалось содержание связанной воды за счет уменьшения свободной, при этом возрастала водоудерживающая способность листьев, снижалась транспирация, все это, по-видимому, было результатом первоначально угнетающего действия ТМТД на растения.

У растений III срока сева (рис. 3, III) фракционный состав воды 1-го и 2-го листьев в опытных вариантах изменялся незначительно по сравнению с контролем. Интенсивность транспирации снижалась в вариантах «опудривание» и «почва», у всех трех листьев опытных вариантов водоудерживающая способность в большинстве случаев увеличивалась. У 3-го листа повышалось количество связанной воды за счет снижения свободной.

Содержание хлорофилла в листьях огурца Алтайский ранний 166 (мг/г сырого веса)

Сроки сева	№ листа	Контроль	«Опудривание»	«Почва»	«Опрыскивание»
I	1	2,03	2,63	2,39	—
	2	1,48	1,68	1,76	1,86
	3	2,48	2,70	3,40	3,06
II	1	1,62	2,04	1,40	2,42
	2	2,20	2,40	2,42	2,68
	3	1,44	2,54	2,12	2,76
III	1	1,60	2,38	2,68	2,08
	2	2,87	2,97	3,01	3,06
	3	1,80	2,34	2,37	2,60

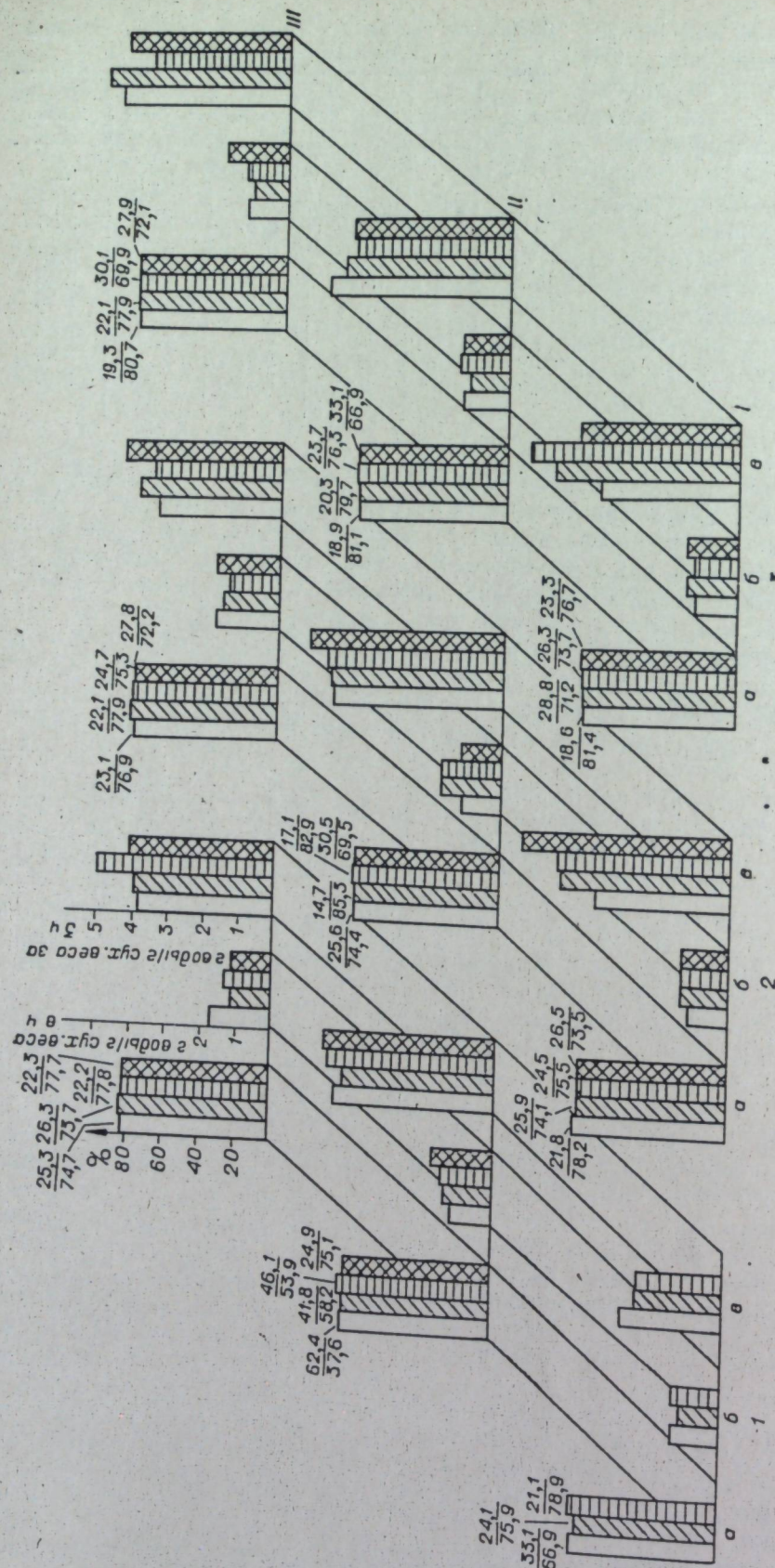


Рис. 3. Воздействие ТМТД на водообмен огурца в различных температурных условиях роста. а) общая вода; б) интенсивность транспирации; в) водоудерживающая способность листьев за 3 ч; в числителе — связанная вода, в знаменателе — свободная вода в % от общей воды. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

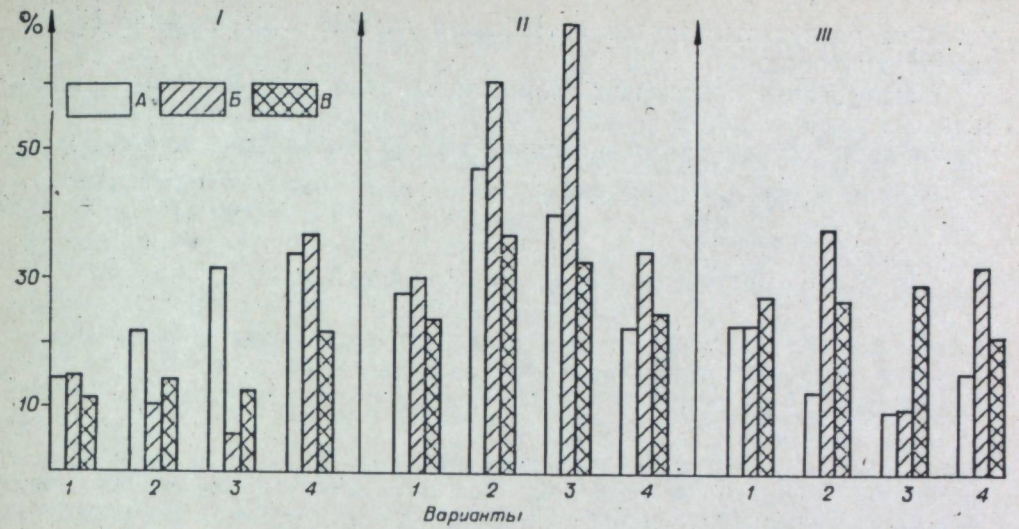


Рис. 4. Среднесуточный прирост сухого веса огурца (в % от первоначального) при различных сроках сева. 1 — контроль, 2 — «опудривание», 3 — «почва», 4 — «опрыскивание», А — листья, Б — стебель, В — надземная часть.

Одновременно со взятием проб для характеристики водообмена учитывался среднесуточный прирост листьев и стебля (рис. 4). Наиболее благоприятными, судя по скорости роста надземных органов огурца, оказались условия II срока сева (рис. 4, II). В период, предшествовавший измерению (26/VI—7/VII), максимумы температуры колебались в пределах $+20$ — $+30^{\circ}\text{C}$, минимумы $+11$ — $+12^{\circ}\text{C}$. Темпы роста в более ранний I срок и поздний III срок были снижены: в первом случае, по-видимому, из-за пониженных, во втором — из-за повышенных максимальных температур. Изменения в радиационных условиях и фотопериоде за этот промежуток незначительны, и поэтому различия в росте определялись только термическими условиями. В пределах I срока (рис. 4) скоростью роста выделялись листья опытных вариантов, при этом наблюдалось торможение роста стебля (в вариантах 1,2) и небольшое увеличение прироста надземной массы.

Во II сроке сева довольно четко выделялись варианты «опудривание» и «почва», особенно по росту стебля. Вариант «опрыскивание» здесь, наоборот, оказался менее эффективным по сравнению с другими (рис. 4, II), и несколько задержанный темп роста в фазе 1-го—3-го листьев объясняется тем, что определения приходились на фазу торможения, которая вызывалась опрыскиванием листьев препаратом ТМТД.

Растения III срока сева выделялись наименьшим ростом листьев во всех опытных вариантах по сравнению с контролем, рост стебля был несколько повышен. Надземная масса увеличивалась в варианте «почва» и снижалась в варианте «опрыскивание».

Действие препарата на формирование урожая огурца положительно сказалось в вариантах «опудривание» и «почва», этот показатель превышал контроль в 1,1—1,8 раза, вариант «опрыскивание» не дал эффекта. Вес плодов (в г) с растения огурца при разных способах воздействия препарата ТМТД (I срок сева) был следующим: Сорт Алтайский ранний, 166 контроль — 448; «опудривание» — 791; «почва» — 504; «опрыскивание» — 434.

Из результатов опыта следует, что препарат ТМТД оказывает определенное влияние на физиологические процессы огурца. Положительное защитное действие сказывается больше в неблагоприятные по температуре периоды: происходит снижение проницаемости протоплазмы,

усиление водоудерживающей способности листьев и повышение содержания хлорофилла.

Исследование показывает возможность непосредственного положительного воздействия фунгицида ТМТД на повышение устойчивости и урожайности огурца при неблагоприятных факторах начального роста.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/VII 1976

ЛИТЕРАТУРА

- Незговоров Л. А., Соловьев В. К. 1957. Холодостойкость прорастающих семян и патогенность почвы. Физиол. раст., 4, вып. 6, 489—500.
- Незговоров Л. А., Ибрагимов Ш. И., Соловьев А. К. 1961. Уменьшение предвосходовой гибели семян теплолюбивых растений при низких температурах. Физиол. раст., 8, вып. 3, 361—369.
- Вернер А. Р., Тропина Л. Н., Половинко Г. П. 1964. Природа действия и эффективность применения фунгицида ТМТД.—В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М., «Наука», с. 98—103.
- Половинко Г. П. 1972. Подавление токсичности возбудителей увядания огурцов действием ТМТД.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 143—145.
- Половинко Г. П. 1973. Действие препарата ТМТД на микробную флору почвы при различных температурах.—В кн.: Микрофлора растений и почв. Новосибирск, «Наука», с. 262—275.
- Незговоров Л. А., Соловьев А. К. 1958. Холодостойкость растений и патогенность почвы. Физиол. раст., 5, вып. 5, 424—431.
- Dexter S. F., Tottingham W. E., Craber L. E. Investigations of the hardiness of plants by measurement of electrical conductivity.—Plant Physiol., 1932, 7, п 1, 63—78.
- Сапожников Д. И. 1964. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.—Л., «Наука». 120 с.
- Гусев Н. А. 1962. О характере состояния воды в растениях.— Физиол. раст., 9, вып. 6, 432—437.
- Генкель П. А. 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. М.—Л., 237 с.

M. V. Azarova

THE INFLUENCE OF FUNGICIDE TMTD ON CUCUMBER CUCUMIS SATIVUS L. DEPENDING ON GROWTH TEMPERATURE CONDITIONS.

The study of influence of physiologically active substance on cucumber kind Altayiskiy early 166 has shown, that preparation TMTD under various methods of affection exert definite influence on physiological processes of cucumber; reduce washing of electrolytes from leaves, that shows indirectly increasing of stability, stabilization of structures responsible for penetrability cytoplasm, intensification of water holding ability of leaves takes place and increasing of contents of chlorophyll. It is shown in the research the possibility of positive influence of fungicide TMTD on the increasing stability and cucumber productivity under favorable conditions of initial growth.

УДК 599.744 : 591.166+562+613

Д. В. ТЕРНОВСКИЙ, Ю. Г. ТЕРНОВСКАЯ

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ У КУНИЦЕОБРАЗНЫХ

В биологической литературе нет однозначного представления о цикличности размножения у хищных млекопитающих [1—6].
В этом плане наше внимание привлекла проблема получения повторных приплодов в течение одного года у хищных пушных зверей из

семейства *Mustelidae* (куницеобразные). В условиях, приближенных к природным, получено 180 выводков от 10 видов куницеобразных и от гибридных форм хорьков.

У 14% подопытных зверей обнаружены отклонения от нормального размножения. У одних самок после гибели потомства вновь наступала течка, происходило спаривание с различным исходом (резорбция зародышей, повторные роды, заканчивающиеся либо гибелью, либо выкармливанием детенышей). У других регистрировалась беременность, оканчивающаяся резорбцией, а затем наблюдалось повторное покрытие и роды нормальные или неблагополучные.

Логично предположить, что если звери с указанными дефектами размножения способны вновь приходить в течку, спариваться и рожать, то это тем более должно быть свойственно нормально размножающимся самкам.

Впервые в мировой практике разведения *Mustelidae* мы применили оригинальный метод направленного получения повторных приплодов в течение одного года. Матери, у которых вскоре после родов детенышей передавали на воспитание другим самкам, повторно приходили в течку и при наличии активных самцов покрывались и приносили потомство. Такую адаптацию, направленную на выживание и процветание вида, когда реализуются потенциальные физиологические возможности воспроизведения, мы предлагаем называть биологическим (био) репродуктивным потенциалом.

В процессе экспериментов нами достигнуты положительные результаты (см. таблицу). Особый интерес представляет норка европейская как вид исчезающий, требующий охраны и восстановления численности [7]. Норка европейская № 6 жила у нас 4 года и спаривалась ежегодно

Повторные выводки у куницеобразных

Год	Самка	Самец	№ выводка	Дата		Количество
				покрытия	родов	
1976	Норка европейская № 6	Норка европейская № 3	1	28/III	9/V	4
			2	21/V	1/VII	4
1976	Солонгой № 19	Солонгой № 8 Солонгой № 6	1	10/III	19/IV	9
			2	25/IV	2/VI	13
1973	Фуро № 6	Фуро № 2 Хорек черный № 2	1	23/IV	4/VI	1
			2	16/VI	26/VII	6
1976	Фуро № 9	Гибрид № 7 Гибрид № 6 Гибрид № 5	1	27/III	10/V	10
			—	15/VI	—	—
			2	15/VIII	26/IX	4
1976	Хорек-гибрид № 1	Гибрид № 3 Гибрид № 5 Фуро № 3	1	2/IV	13/V	8
			—	20/V	—	—
1976	Хорек-гибрид № 4	Гибрид № 5 Фуро № 3 »	1	31/III	8/V	6
			2	19/V	30/VI	1
			3	7/VII	18/VIII	1
1976	Хорек-гибрид № 8	Гибрид № 5 »	1	14/V	23/VI	7
			2	11/VII	20/VIII	5
1976	Хорек-гибрид № 9	Гибрид № 6 Гибрид № 5	1	III	29/IV	7
			2	10/V	19/VI	7
1977	Хорек-гибрид № 16	Гибрид № 18 Хорек светлый № 11	1	23/III	2/V	2
			2	12/V	20/VI	5
1977	Хорек черный № 10	Хорек черный № 3 »	1	25/IV	4/VI	5
			2	17/VI	27/VII	7

Примечание. Происхождение гибридных хорьков: № 1, 3, 4 от матери фуро и отца черного хорька; № 5, 6, 8, 9 от матери фуро и отца светлого хорька; № 7 от матери черного хорька и отца светлого хорька; № 16, 18 от матери гибрида (мать — фуро, отец — светлый хорек) и отца гибрида (мать — фуро, отец — светлый хорек).

но с самцом европейской норки № 3. За первые три года она родила 8 детенышей. В 1976 г. ее первый помет — 4 однодневных норченка — передали на воспитание самке хорька. Затем норка родила повторно еще 4 щенков и благополучно их воспитала. В результате за один год получено столько же норчат, что и за первые три года.

Показателен опыт с солонгоем. В природе у этого хищника самые крупные выводки не превышают 7—8 особей. В наших вольерах средняя плодовитость (по 24 выводкам) составляла 8—9, а максимальная — 13 детенышей. Используя биорепродуктивный потенциал, удалось от самки № 19 получить за один год 22 детеныша, т. е. втрое больше, чем известно в природе. Заметим, что у солонгоя № 19 был отобран также второй выводок (однодневный молодой). Через 6 дней в вагинальном мазке были обнаружены первые эстральные чешуйки, а на 15-й день (17 июня) зарегистрирована течка, но самка осталась непокрытой из-за отсутствия активного самца.

Гибридная самка хорька № 4 родила три выводка в один год. Первые роды проходили неблагополучно. Это отразилось на последующих выводках — два случая рождения по одному детенышу. Самка № 6 одомашненного хорька альбиноса фуру родила одного детеныша в плохих условиях содержания, повторный выводок (6 экз.) был рожден при надлежащем уходе. От других хорьков, принесших по два приплода, получено за год от 7 до 17 детенышей. Средняя плодовитость по хорькам с двумя приплодами составила 11,3 детеныша, т. е. была заметно выше, чем средняя (7,6) по 70 выводкам хорьков, которые находились под наблюдением.

Хорьки — прекрасные менторы, хорошо воспитывающие чужих детенышей [8], особенно гибриды. Мы искусственно приурочивали время родов у двух самок примерно к одной дате, чтобы одну из них использовать как кормилицу, а другую — на повторный помет.

Заслуживает упоминания американская норка как объект интенсивного клеточного звероводства. Получены обнадеживающие данные. У нас было всего две подопытные американские норки, и у обеих наблюдались признаки повторной течки (у одной после отнятия детенышей, у другой после резорбции в результате межвидового скрещивания с самцом европейской норки).

Поднятая проблема требует дальнейшей разработки, но уже сейчас целесообразно использовать биорепродуктивный потенциал для интенсификации разведения животных, полезных для человека.

Биологический институт
СО АН СССР,
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
25/X 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К., Трут Л. Н. 1964. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью. — Бюлл. МОИП. Отд. биол., 69, вып. 3, 5—19.
2. Зверев М. Д. 1931. Материалы по биологии и сельскохозяйственному значению в Сибири хорька и других мелких хищников из семейства *Mustelidae*. — Тр. по защите растений Сибири, 1 (8). Новосибирск, с. 5—46.
3. Курис Н. М. 1969. Изменения биологии размножения колонков при клеточном содержании их. — В кн.: Синантропизация и domestикация животного населения. М., с. 112—113.
4. Данилов П. И., Туманов И. Л. 1976. Куньи Северо-Запада СССР. Л., «Наука», 256 с.
5. Терновский Д. В., Терновская Ю. Г. 1977. Биологический репродуктивный потенциал. — Охота и охотничье хозяйство, № 2, с. 10—11.

6. Терновский Д. В. 1977. Биология кунцеобразных. Новосибирск, «Наука», 280 с.
7. Терновский Д. В. 1975. Исчезнет ли европейская норка? — Природа, № 11, 55—58.
8. Терновский Д. В., Терновская Ю. Г. 1972. Использование степного хорька в качестве ментора детенышей американской норки. — В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, с. 33—34.

D. V. Ternovsky, Ju. G. Ternovskaya

POTENTIAL REPRODUCTIVE ABILITY IN MUSTELIDAE

An original method of directed obtaining of two litters during one year in some representatives of Mustelidae family was elaborated. It is introduced a new notion about a biological reproductive potential — adaptive character which is directed upon maximum realization of reproduction.

УДК 636.082.1 : 636.4 : 591.11

В. Н. ТИХОНОВ, Р. С. МИТИЧАШВИЛИ

ИММУНОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛИНИЙ СВИНЕЙ ПРИ ПЛЕМЕННОЙ РАБОТЕ

Общепризнано, что наиболее действенным путем племенного совершенствования сельскохозяйственных животных является метод разведения по линиям [1—5]. Сущность этого метода состоит в образовании в пределах породы микропопуляционных структур генетически различающихся между собой заводских линий. Однако в действительности ни в одной породе сельскохозяйственных животных, за исключением кур [6, 7], невозможно фенотипически или генетически различать линии [8, 9]. Более того, как показывает иммуногенетический анализ, требуется определенная степень изоляции («критический уровень барьера»), при которой только начинается генетическая дифференциация линий [10].

В задачу настоящей работы входило изучение иммуногенетических особенностей заводских линий по антигенам групп крови, используемым в качестве генетических маркеров при интенсивной племенной работе методом разведения по линиям.

Ниже излагаются результаты первой попытки выведения линий сельскохозяйственных животных (на примере 15-летнего опыта совершенствования свиней ландрасской породы), генетическую дифференциацию которых оказалось возможным объективно констатировать иммуногенетическими методами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения иммуногенетической внутрипородной дифференциации в 1973 г. были исследованы по антигенам групп крови 924 свиней породы ландрас — практически все племенное стадо экспериментального хозяйства СО АН СССР. Эти животные принадлежали к 6 линиям, которые разводятся в хозяйстве: Мактита 7027/1411 — 395 животных, Пирата 5675 — 49, Пирата 281 — 90, Аскера 491 — 204, Коломба 4393 — 135, Аска 1453 — 51 (рис. 1—6).

Селекционная работа с указанными линиями имела существенные особенности. Во-первых, в продолжение более 10 смежных поколений почти все животные контролировались иммуногенетически по большому числу антигенов многих систем групп крови. Благодаря этому все животные имеют подробные иммуногенетические паспорта, кото-

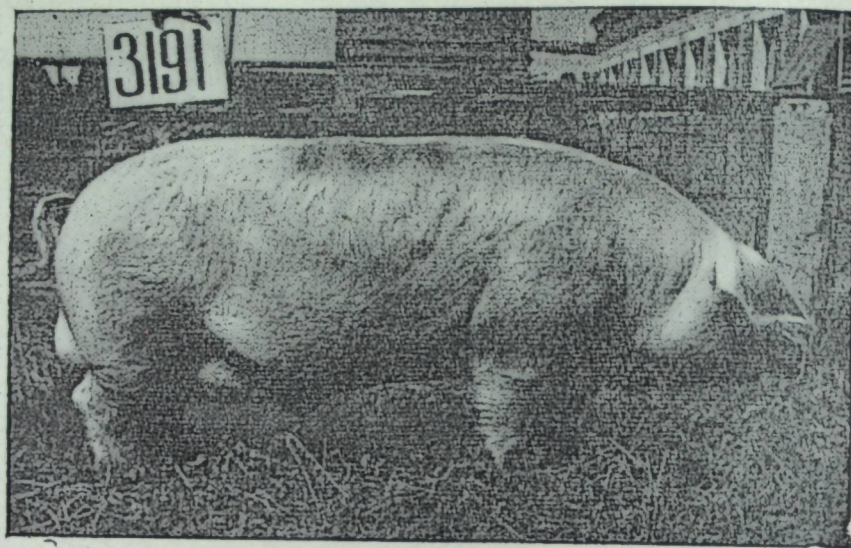


Рис. 1. Хряк Мактит № 3191 породы ландрас. Возраст 3,5 года, живой вес 323 кг, длина туловища 175 см, обхват груди 167 см. Генотип по системам групп крови: Db/b, Ebdgkm/edfhkmn, Fb/b, Ga/b, Ib/b, Kb/., Lbcgi/bcgi, аллель G^a двухаллельной системы G является иммуногенетическим маркером линии Мактита 7027/1411.

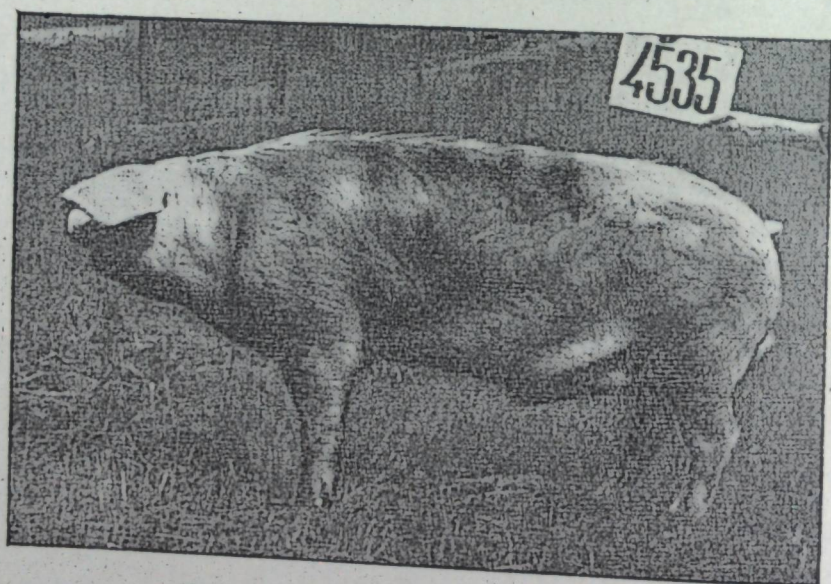


Рис. 2. Хряк Мактит № 4535. Возраст 2,5 года, живой вес 295 кг, длина туловища 171 см, обхват груди 154 см. Генотип по системам групп крови: Asp/., Db/b, Eedghkmn/bdghk, Fd/b, Gb/b, Ia/b, Lbcgi/bcgi.

рые позволяют не только идентифицировать каждое животное, но и проверить его происхождение по многим поколениям родословных.

Во-вторых, на первоначальном этапе их выведения в течение нескольких поколений использовался очень тесный инбридинг типа II, II — II, II и близких к этому типов, в результате чего коэффициент инбридинга в отдельных линиях достиг 60% и более (по Райту). Наряду с этим каждый год животных типировали по группам крови и по редким антигенам и аллелями разных генетических систем групп крови свиней. В результате этой работы удалось достигнуть четкого маркирования линий.

В-третьих, в комплекс методов совершенствования линий было включено изучение сочетаемости хряков и маток с разными генотипами, эффективности топ-кроссинга при использовании гибридных производителей с разными коэффициентами инбридинга, а также сравнительная оценка производителей по откормочным и мясным качествам

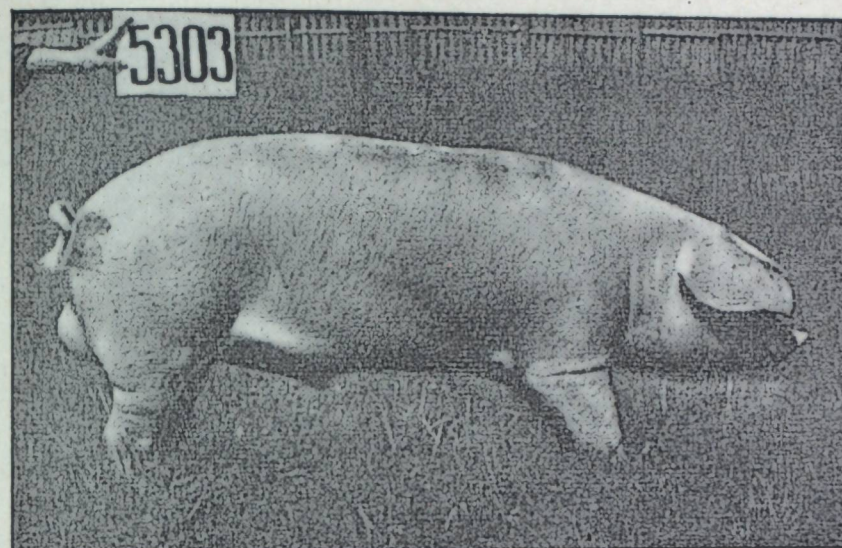


Рис. 3. Хряк Пират № 5303. Возраст 2 года, живой вес 310 кг, длина туловища 171 см, обхват груди 160 см. Генотип по системам групп крови: Asp/., Db/b, Eaegl/bdghk, Fb/b, Gb/b, Ia/a, Kb/b, Lbcgi/bcgi, аллель aegl системы E является иммуногенетическим маркером линии Пирата 5675.

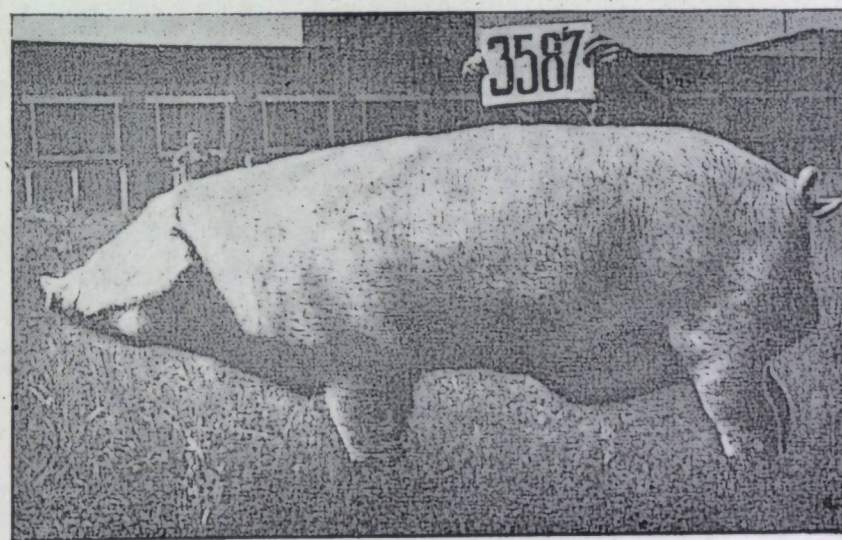


Рис. 4. Хряк Аскер № 3587. Возраст 3,5 года, живой вес 307 кг, длина туловища 172 см, обхват груди 161 см. Генотип по системам групп крови: Db/b, Ebdgkm/edfhkmn, Fb/b, Ga/b, Ia/b, Kab/., Lbcgi/bdgi, аллели edfhkmn, K^a систем E и K являются иммуногенетическими маркерами линии Аскера.

потомства — однопометным полусибсам, отцовство которых расшифровывается по группам крови [11].

При отборе и подборе племенных животных по группам крови основное внимание уделялось хозяйственно-полезным признакам: репродуктивным качествам, конституции, развитию, особенно длине туловища, откормочным и мясным качествам.

Антигены групп крови изучали с помощью специфических антисывороток (реантов), полученных в Институте цитологии и генетики СО АН СССР, которые были апробированы в международных сравнительных испытаниях в 1968, 1970, 1972 и 1974 гг. Для определения иммуногенетических характеристик животных были использованы антигены девяти генетических систем крови групп A, E, F, G, H, I, K, L и M. Генные концентрации и частоты генотипов в линии определяли по описанным методикам [12]. Достоверность разницы при сравнении линий проверяли по углу ф Фишера [13].

Генная частота генетических систем групп крови А, F, G и I при внутривидовой дифференциации ландрасов

Генетическая система	Аллели	Линии						Достоверность разницы (φ)			
		Мактит 7027/1411, n=395, 1	Пират 5675, n=49, 2	Пират 281, n=90, 3	Аскер 491, n=204, 4	Коломб 4393, n=135, 5	Аск 1453, n=51, 6	1-2	1-3	1-4	1-5
A	ср	0,1525	0,1311	0,1282	0,1633	0,1056	0,2651	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
F	а	0,2709	0,1429	0,0056	0,1422	0,0296	0,0294	1++	1+++	1++	1+++
	в	0,7291	0,8571	0,9944	0,8578	0,9704	0,9706	н. д. р.	3+++	н. д. р.	5+++
G	а	0,2190	0,0306	0,5389	0,2304	0,3148	0,5490	1+++	3+++	»	»
	в	0,7810	0,9694	0,4611	0,7696	0,6852	0,4510	2++	1+++	»	»
I	а	0,3127	0,7551	0,3556	0,4044	0,6333	0,4510	2+++	н. д. р.	н. д. р.	5+++
	в	0,6873	0,2449	0,6444	0,5956	0,3667	0,5490	1+++	»	»	1+++

Окончание таблицы 1

Генетическая система	Аллели	Достоверность разницы (φ)										
		1-6	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6	5-6
A	ср	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	6+
F	а	1+++	2++	»	2+	2+	4++	»	»	4+++	4+++	н. д. р.
	в	6+++	н. д. р.	»	н. д. р.	н. д. р.	3+	»	»	н. д. р.	н. д. р.	»
G	а	6+++	3+++	4+++	5+++	6+++	3+++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	6+++	6+++
	в	1+++	2+++	2+++	2+++	2+++	4+++	5+++	»	»	4+++	5+++
I	а	6+	2+++	2+++	н. д. р.	2+++	н. д. р.	5+++	»	5+++	н. д. р.	5+++
	в	1+++	3+++	4+++	»	6+++	»	3+++	»	4+++	»	6+++

Примечание. +p ≤ 0,05; ++p ≤ 0,01; +++p ≤ 0,001; н. д. р. — нет достоверной разницы.

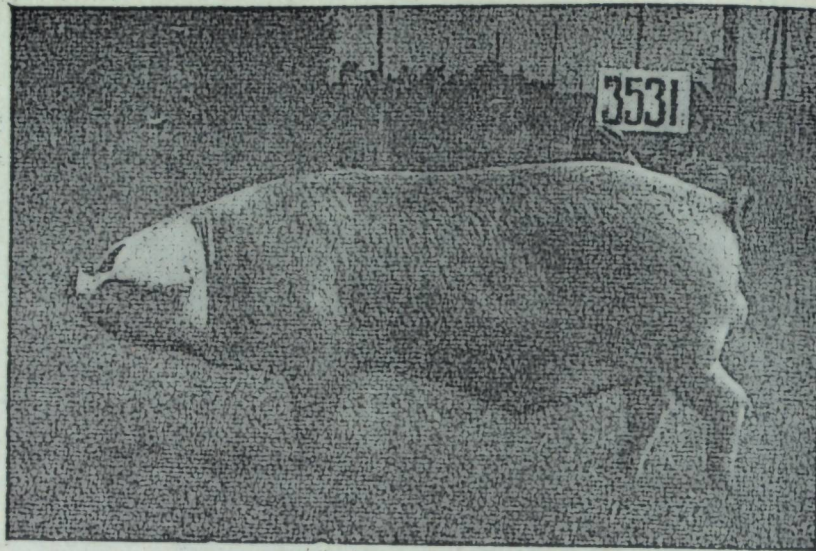
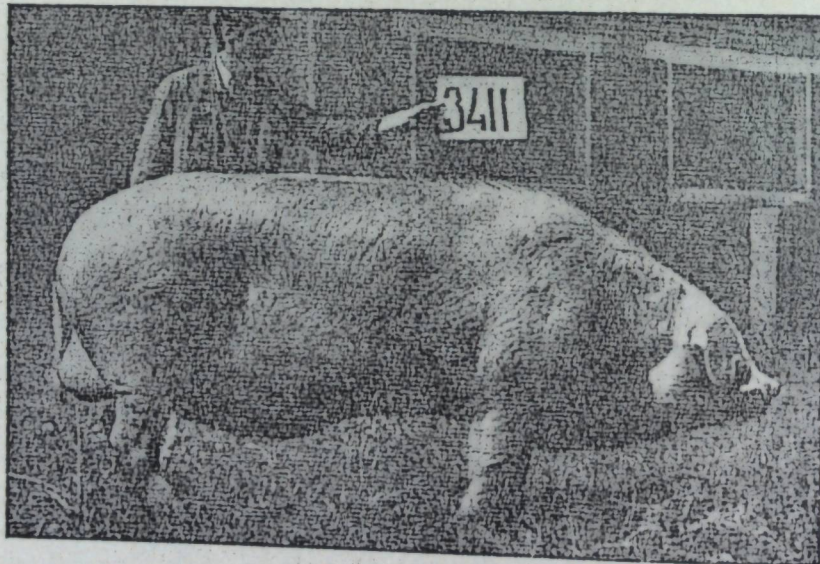
Рис. 5. Хряк Коломб № 3531. Возраст 3,5 года, живой вес 300 кг, длина туловища 170 см, обхват груди 153 см. Генотип по системам групп крови: Db/b, Ebdgkm/bdgkm, Fb/b, Ga/b, Ia/b, аллели bdgkm, I^a из систем E и I являются иммуногенетическими маркерами Коломба 4393.

Рис. 6. Хряк Аск № 3411. Возраст 3,5 года, живой вес 379 кг, длина туловища 185 см, обхват груди 173 см. Генотип по системам групп крови: Asp/., Db/b, Eedfhkmp/edfhkmp, Fb/b, Ga/b, Idb, Kb, Kb., Ladhjk/Bcgi, Md.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные о встречаемости антигенов исследованных систем групп крови в разных линиях показывают, что такие линии четко различаются по иммуногенетическому профилю и имеют свои маркерные антигены и аллели (табл. 1, 2, рис. 7). Так, в линии Мактита встречаемость антигена Fa двухаллельной генетической системы F (52,91%) статистически высоко достоверна и превосходит аналогичные показатели в других линиях ($p \leq 0,001$). Получение в последнее время производителя Мактита № 4345, гомозиготного по аллели F^a, открывает новые возможности

для дальнейшего насыщения этой линии антигеном Fa, который, как известно, сравнительно редко встречается у ландрасов [12]. Специальным подбором удалось достичь того, что линию Мактита теперь также характеризует высокая частота антигена Ga (97,77%), который, как и антиген Fa, для ландрасов весьма редок (рис. 8).

В линии Мактита из 8 аллелей системы E, которые наблюдаются в популяции ландрасских свиней, разводимых в экспериментальном хозяйстве, три аллели — E^{bdqkm}, E^{edghkma} и E^{edfhkma} — встречаются очень часто, а концентрация остальных незначительна и обусловлена единичными животными. Генная частота аллели F^a в этой линии составляет 0,2709, что статистически достоверно выше, чем в других линиях ($p \leq 0,001$).

Для дальнейшего маркирования линии Мактита перспективны несколько редких «семейных» антигенов, которые пока наблюдаются только у отдельных животных: Hc, Kc, Ma и Md. Кроме того, некоторые животные в этой линии имеют неизученные антигены R₃, R₁₁ и R₂₅, принадлежащие, по-видимому, новым генетическим системам.

Интересно, что по продуктивным показателям линия Мактита отличается очень высокой средней многоплодностью — 11,9 поросенка в помете. При этом число поросят к отъему от маток (в двухмесячном возрасте) составляет 9,7 поросенка в помете, что больше, чем в какой-либо другой линии.

Для линии Пирата 5675 в качестве иммуногенетических маркеров могут рассматриваться антигены Ea и Lf сложных многоаллельных

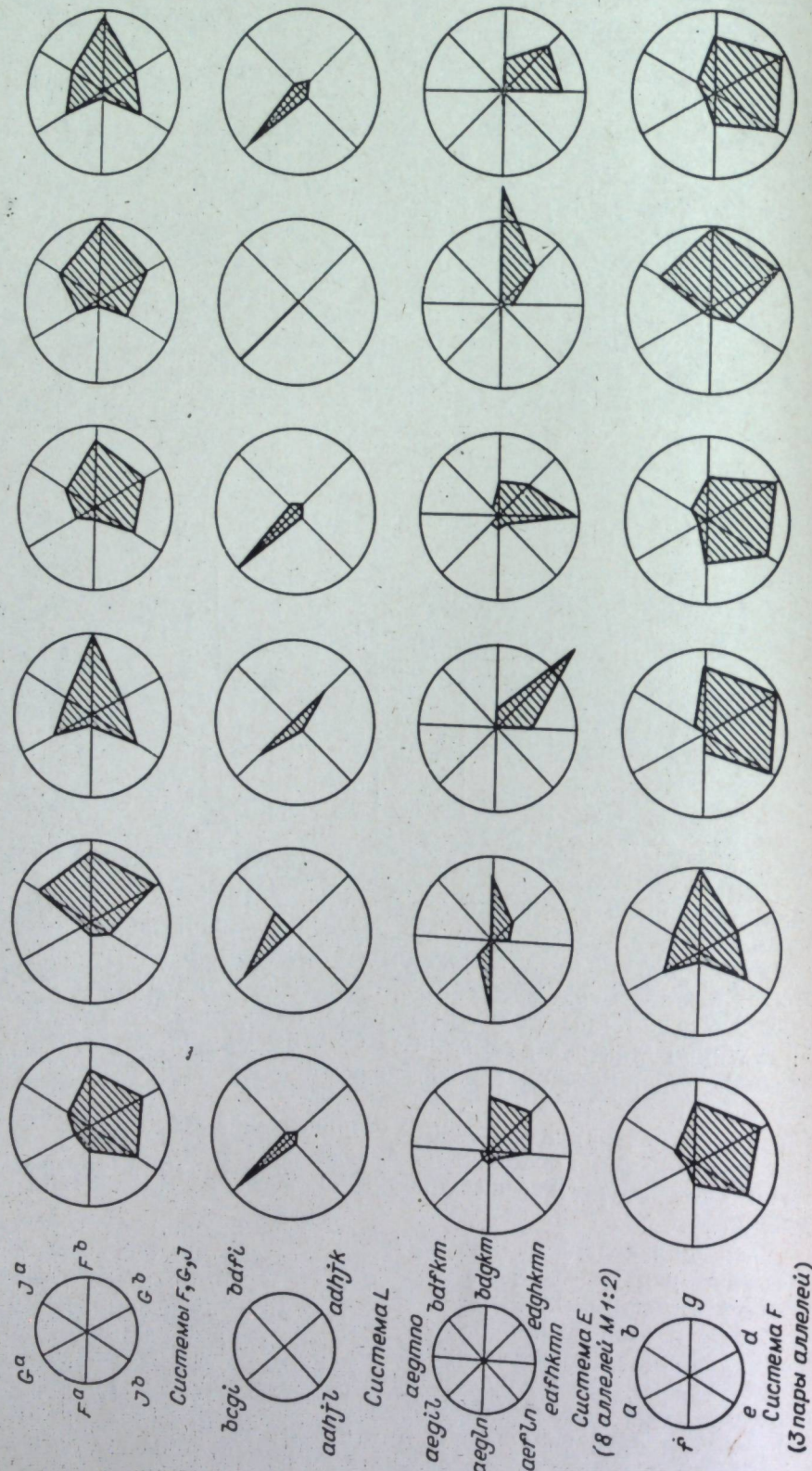


Рис. 7. Дифференциация линий по концентрации аллелей генетических систем групп кроли.

генетических систем групп крови E и L. Встречаемость этих антигенов составляет соответственно 81,63 и 44,89%, что статистически достоверно выше, чем в других линиях ($p \leq 0,001$). Как видно из табл. 2, для этой линии характерно присутствие, и с высокой концентрацией, аллелей $E^{a e g l n}$ и $L^{b d f i}$. Концентрация этих аллелей составляет 0,4184 и 0,2449, что статистически достоверно отличает ее от концентрации других линий ($p \geq 0,001$).

В линии Пирата 5675 также наблюдается очень высокая многоплодность (12,0 поросенка в помете), причем средний вес помета в двухмесячном возрасте составляет 167,2 кг, что превышает требования для животных класса элита.

Линия Пирата 281 отличается четкой маркировкой антигенами La, Ld, Lh, Lj и Lk многоаллельной генетической системы L. Частота этих антигенов в этой линии равна 96,66%, тогда как в других встречаемость их не поднимается выше 20% (рис. 9).

Генная концентрация аллели $L^{a d h j k}$ в линии Пирата 281 составляет 0,5056, что статистически достоверно выше, чем в других линиях ($p \leq 0,001$), и может служить для нее надежным иммуногенетическим маркером. В качестве иммуногенетического маркера в этой линии закрепляется также аллель $E^{e d g h k m n}$ для системы E, генная концентрация которой 0,7167. Из табл. 2 видно, что концентрация этой аллели значительно отличается от наблюдающихся в других линиях ($p \leq 0,001$).

Кроме указанных иммуногенетических маркеров основные производители линии Пирата 281 имеют новые антигены R_{29} , R_{30} и R_{31} , которые также могут стать маркерами этой линии.

Рассматривая иммуногенетические особенности линии Аскера 491, в первую очередь в качестве иммуногенетических маркеров надо отметить антигены Ef, Ka и Fa, частота которых составляет соответственно 72,05, 44,60 и 28,43%. В будущем предполагается специальным подбором хряков и маток продолжать повышение частоты указанных маркерных антигенов в этой линии. В качестве генетического маркера здесь закрепляется аллель $e d f h k m n$ из генетической системы E, концентрация которого составляет 0,4975, что статистически достоверно выше, нежели в других линиях.

В линии Аскера 491 в качестве дополнительных иммуногенетических маркеров можно закрепить антигены Hc, Hd, Kc, Ke и Ma. Кроме того, маркерами этой линии могут быть некоторые новые антигены, например R_3 , R_7 , R_{11-14} , R_{20} и R_{29} .

Для животных характерна большая длина туловища и ярко выраженный беконный тип. Длина туловища взрослых хряков (3 лет и старше) составляет в среднем 181,7, обхват груди—158 см. Таким образом, индекс сбитости, характеризующий беконный тип, значительно больше, чем у животных в других линиях (индекс эйрисомии, или сбитости обхват груди $\times 100$ /длина туловища).

Линия Кокомба 4393 получена путем использования однократного прилития крови Канадской породы лакомб, выведенной на основе шведских ландрасских свиней. Однако это не оказало существенного влияния на ее иммуногенетические особенности. Маркерным антигеном линии является антиген Ев, частота которого 90,37%, что статистически достоверно выше, чем у других линий ($p \leq 0,001$). При рассмотрении этой линии по многоаллельной системе L нетрудно заметить, что она единственная из всех наших линий, в которой по системе L наблюдается только одна аллель $L^{b c g l}$. В других линиях встречаются 3—4 аллели. В качестве специфических иммуногенетических маркеров в этой линии закрепляются два аллеля: $E^{b d g k m}$ (система E) и I^a (система I), концентрация которых составляет соответственно 0,7371 и 0,6333. По концентрации этих генов данная линия уже сейчас достоверно от-

Таблица 2
Частота генов попарнопаралельных х генетических систем групп крови Е и L при внутрипородной дифференциации ландшафов

Генетическая система	Аллели	Линии												
		Мактит 7027/1411, n=395, 1	Пират 5675, n=49, 2	Пират 281, n=90, 3	Аскер 491, n=204, 4	Коломб 4393, n=135, 5	Аск 1453, n=51, 6	Достоверность разницы (φ)				1-5		
		1-6	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6			
E	aegimno	0,0127	0	0	0	0,0370	0,0196	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
	aegln	0,0519	0,4184	0	0,0270	0,0037	0,0588	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
	aegil	0,0076	0,0816	0	0,0074	0	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
	aefln	0,0026	0	0	0,0074	0	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
	bdgkm	0,3013	0,3469	0,0722	0,1985	0,7371	0,1765	0	1+++	1+	1+	1+	5+++	
	bdikm	0	0	0	0,0049	0	0	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	0	
	edghkmm	0,3720	0,0919	0,7167	0,2573	0,1741	0,3824	1+++	1+++	3+++	3+++	4+++	1+++	1+++
	edfhkmm	0,2519	0,0612	0,2111	0,4975	0,0481	0,3627	1+++	1+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	1+++	1+++
	bcgi	0,9392	0,7551	0,4889	0,9779	1,0000	0,9020	1++	1+++	1+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bdfi	0,0013	0,2449	0	0,0173	0	0,0098	2+++	2+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
adhjk	0,0418	0	0,5056	0,0024	0	0,0686	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
adhjl	0,0177	0	0,0055	0,0024	0	0,0196	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	

Окончание табл. 2

Генетическая система	Аллели	Достоверность разницы (φ)											
		1-6	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6	5-6	
E	aegimno	н. д. р.	0	0	н. д. р.	н. д. р.	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	aegln	н. д. р.	2+++	2+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	aegil	н. д. р.	2++	н. д. р.	2+	2+	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	aefln	1++	0	2+	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bdgkm	н. д. р.	2+++	н. д. р.	5+++	2++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bdikm	н. д. р.	0	н. д. р.	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	edghkmm	н. д. р.	3+++	4+++	н. д. р.	6+++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	edfhkmm	н. д. р.	н. д. р.	4+++	н. д. р.	6+++	4+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bcgi	н. д. р.	2+++	4++	5+++	6++	4+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bdfi	н. д. р.	2+++	2+++	2+++	2+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
adhjk	н. д. р.	3+++	н. д. р.	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	
abhjl	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	

Примечание. +r < 0,05; +++r < 0,01; ++++r < 0,001.

Таблица 3

Частота генотипов некоторых систем групп крови при внутрипородной дифференциации ландшафов

Генетическая система	Генотипы	Линии											
		Мактит 7027/1411, n=395, 1	Пират 5675, n=49, 2	Пират 281, n=90, 3	Аскер 49, n=204, 4	Коломб 4393, n=135, 5	Аск 1453, n=51, 6	Достоверность разницы (φ)				1-5	
		1-2	1-3	1-4	1-5	1-6							
F	a/a	1,27	0	0	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	a/b	51,65	28,57	1,11	28,43	5,93	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++
	b/b	47,08	71,43	98,89	71,57	94,07	2+++	2+++	2+++	3+++	4+++	4+++	5+++
G	a/a	5,57	0	10,00	7,84	7,41	1+	1+	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	a/b	32,66	6,12	87,78	30,39	48,15	1+++	1+++	3+++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	b/b	61,77	93,88	2,22	61,77	44,44	2+++	2+++	1+++	1+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
I	a a	12,41	63,27	2,22	16,18	43,70	2+++	2+++	1+	1+	1+	1+	5+++
	a/b	37,72	24,49	66,67	48,53	39,26	н. д. р.	н. д. р.	3+++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	b/b	49,87	12,24	31,11	35,29	17,04	1+++	1+++	1+++	1+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
L	bcgi/bcgi	87,85	55,10	3,33	95,59	100	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++	1+++
	bcgi/bdfi	0,25	40,82	0	3,43	0	2+++	2+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bcgi/adhjk	8,35	0	90,00	0,49	0	1++	1++	1++	3+++	1++	1++	1++
	bcgi/adhjl	3,55	0	1,11	0,49	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
	bdfi/bdfi	0	4,08	0	0	0	2+	2+	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.
adhjk/adhjk	0	0	5,56	0	0	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	3+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	

Достоверность разницы (φ)

Генотипы		1-6	2-3	2-4	2-5	2-6	3-4	3-5	3-6	4-5	4-6	5-6
F	a/a	н. д. р.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	a/b	1+++	2+++	н. д. р.	5++	6++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	5+++	6+++	н. д. р.
	b/b	6+++	3+++	»	5+++	6+++	3+++	»	»	5+++	6+++	»
G	aa	6++	3+++	4+++	5+++	6+++	н. д. р.	3+++	3+++	н. д. р.	н. д. р.	6+++
	a/b	6+++	3+++	4+++	5+++	6+++	3+++	3+++	3+++	5+++	6+++	5+++
	b/b	1+++	2+++	2+++	2+++	2+++	4+++	5+++	н. д. р.	4+++	4+++	5+++
I	a/a	н. д. р.	2+++	2+++	2+++	2+++	3++	5+++	»	5+++	н. д. р.	5+++
	a/b	6+++	3+++	4+++	5++	6++	3+	3+++	3+++	н. д. р.	6++	6+++
	b/b	1+++	3+++	4+++	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	4+++	4+	н. д. р.
L	bcbi/bcbi	н. д. р.	2+++	4+++	5+++	6+++	4+++	5+++	6+++	н. д. р.	4++	5+++
	bcbi/bdfi	»	2+++	н. д. р.	2+++	2+++	н. д. р.	—	н. д. р.	»	н. д. р.	н. д. р.
	dcbi/adhjk	»	3+++	н. д. р.	—	6+++	3+++	н. д. р.	3+++	»	6+++	6+++
	bcbi/adhjl	»	н. д. р.	»	—	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	н. д. р.	»	н. д. р.	н. д. р.
	bdfi/bdfi	—	2+	2+	2+	2+	—	—	—	—	—	—
	adhjk/adhjk	—	3++	—	—	—	3++	3++	3++	—	—	—

+ p < 0,05; +++ p < 0,01; +++++ p < 0,001

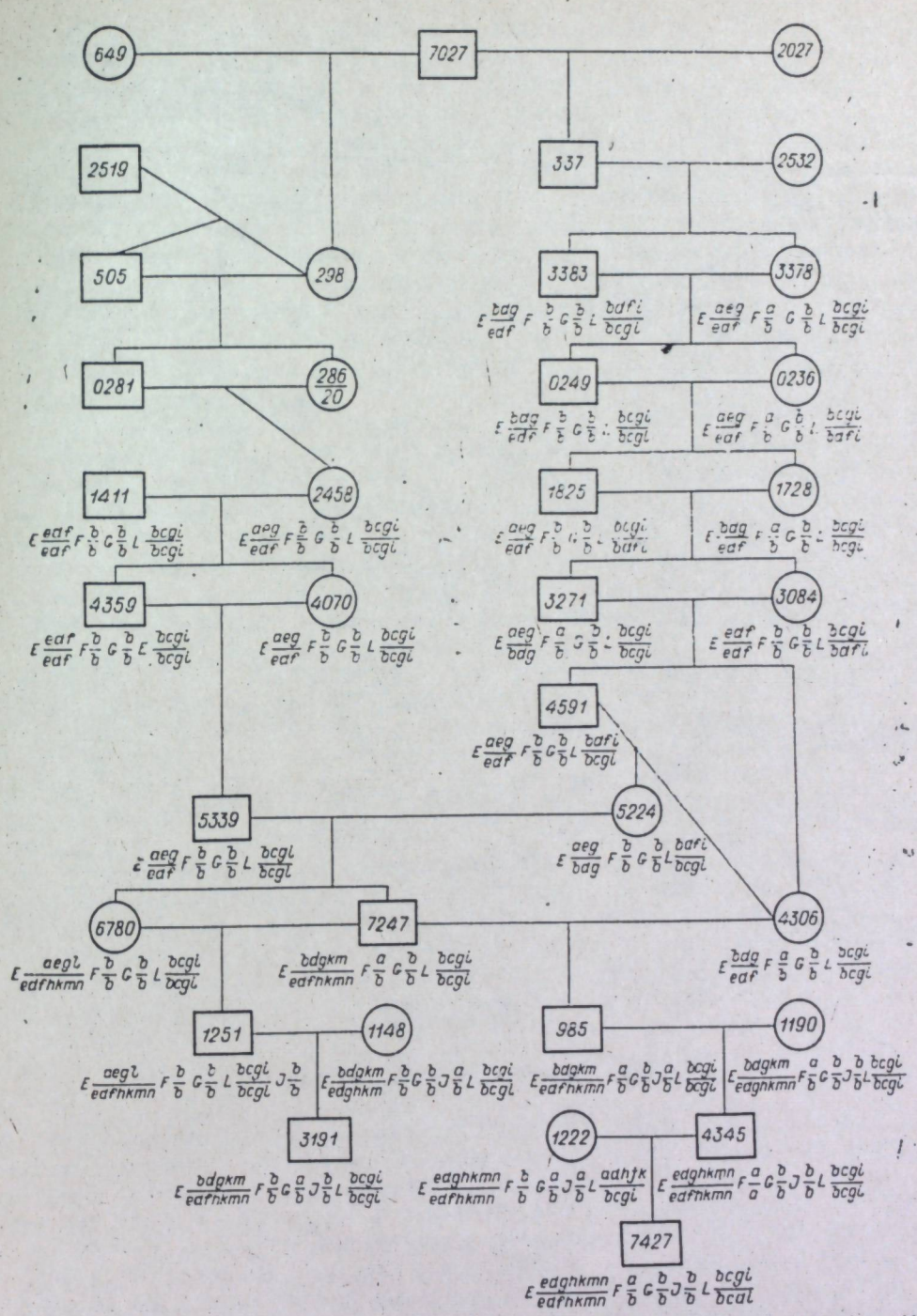


Рис. 8. Наследование групп крови в линии Мактита 7027/1411.

личается от других ($p \leq 0,001$). Линия Коломба наряду с иммуногенетическими особенностями имеет характерный морфологический признак: своеобразную постановку и размер ушей. Уши у животных этой линии, как правило, значительно короче, нежели у других, и имеют не вислую, а слабосвисающую, почти горизонтальную постановку.

Матки линии Коломба отличаются очень хорошими материнскими качествами. Средняя молочность их, определяемая весом гнезда в одномесечном возрасте, составляет 77 кг, а средний вес поросят при отъеме от маток в двухмесечном возрасте равен 168 кг, что превышает аналогичные показатели в других линиях.

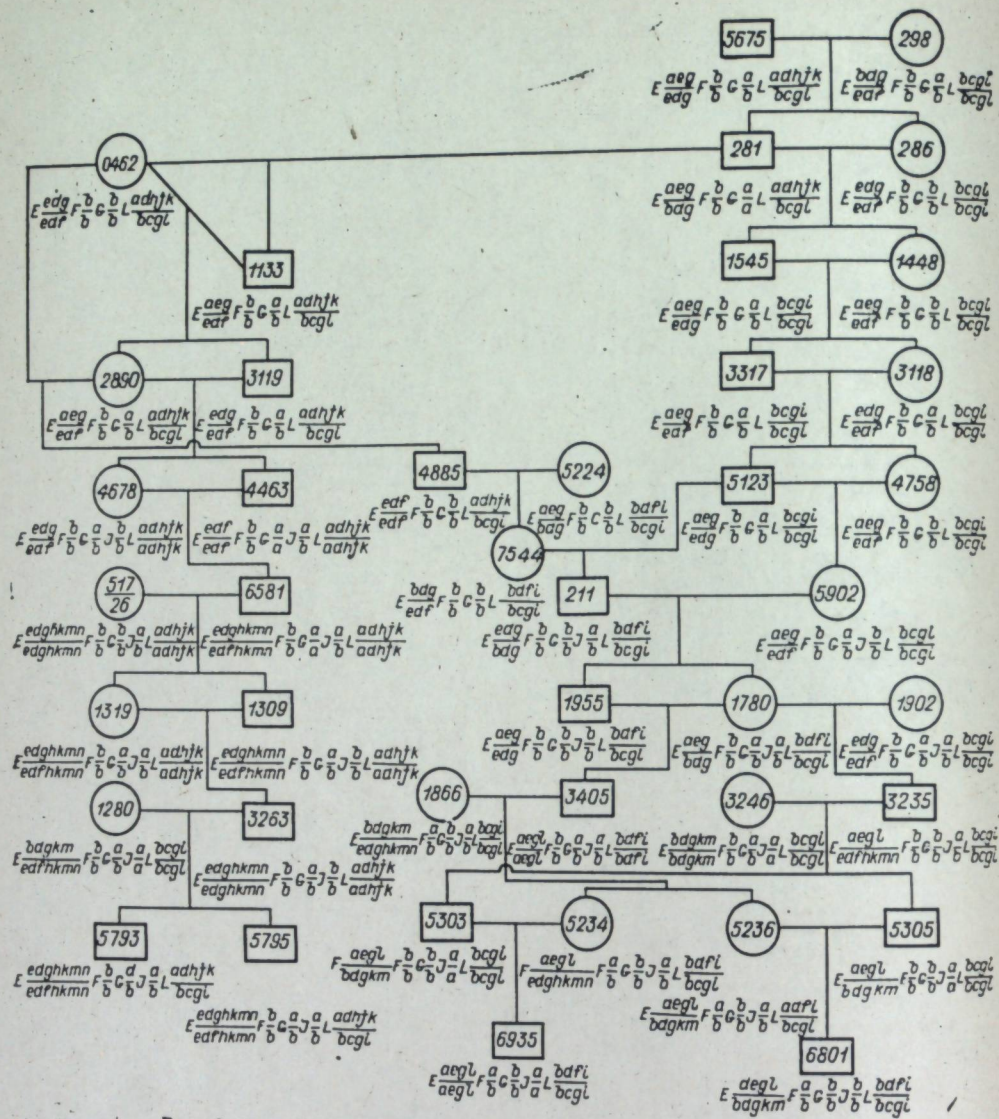


Рис. 9. Наследование групп крови в сублинии Пирата 5675/281.

Линия Аска 1453 — наиболее молодая и пока малочисленная по сравнению с другими. В связи с этим в ней еще не сложились четкие иммуногенетические особенности. Однако следует отметить высокую частоту антигенов Asr и Ga, встречаемость которых составляет соответственно 45,09 и 88,23% (генная концентрация 0,2651 и 0,5490), что статистически достоверно выше, чем в других линиях ($p \leq 0,001$).

С точки зрения хозяйственно-полезных признаков эта линия характеризуется средними показателями развития и продуктивных качеств. Намечается провести специальный подбор с целью дальнейшего увеличения длины туловища у животных этой линии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проблема развития в нашей стране гибридного животноводства на промышленной основе вновь и особенно остро поставила вопросы, связанные с теоретическими основами метода разведения животных по линиям. Какие закономерности имеют генетические процессы, происходящие при разведении по линиям, в популяциях сельскохозяйственных животных, каковы особенности этих своеобразных «популяций», дале-

ких от панмиксиса и регулируемых изоляцией в виде искусственного отбора и подбора, какие критерии и методы приемлемы для анализа изменений, происходящих в этих популяциях, — эти и многие другие сложные вопросы требуются решить генетикам и селекционерам.

Повышение генетического сходства различных линий животных со своими родоначальниками казалось бы должно привести к повышению гомогенности каждой из этих групп и к увеличению дифференциации между ними. В действительности же исследование дифференциации линий сельскохозяйственных животных, как правило, показывает отсутствие или очень незначительную дифференциацию линий как по фенотипическим признакам (экстерьер, тип телосложения, морфофизиологические характеристики, особенности продуктивности), так и по генетическому фонду, что в определенной мере обнаруживается иммуногенетическими методами.

Даже выдающиеся селекционеры, многие годы ведущие работу в заводских стадах, различают по экстерьерным и тем более по продуктивным признакам только очень небольшую часть животных из разных линий [2, 4, 5]. Используя иммуногенетические методы при сравнении одноименных генеалогических и заводских линий между собой и в смежных поколениях украинских пород степной белой и рябой, мы также только в отдельных случаях обнаружили генетическую дифференциацию заводских линий по группам крови [10]. При изучении заводских стад ведущих племенных заводов крупной белой породы «Никоновское» и беркширской породы «Красная Мордовия» четких иммуногенетически различимых между собой линий практически не обнаружено [12]. Единственным объяснением этого явления может служить предположение, что в силу недостаточного изоляционного барьера между линиями постоянный поток иммиграции генов из общего генофонда популяции преобладает над уровнем давления отбора, ведущегося с целью консолидации линий.

Методы популяционной иммуногенетики как никакие другие, доступные в настоящее время зоотехнии, показывают особенности и природу процессов, происходящих при селекции. Иммуногенетический анализ по антигенам групп крови впервые предоставил реальные условия для прямого контроля динамики концентрации генов и изменения генотипов при совершенствовании животных методом линейного разведения. Одновременно появилась возможность, чреватая серьезными последствиями, использовать линейное разведение для индукции фенотипических или, точнее, селекционно-генетических корреляций желательных продуктивных признаков, которые обычно имеют полигенную природу, с качественными легко селекционируемыми моногенными иммуногенетическими признаками. Обнаруженные корреляции, которые при этом индуцируются [14], по-видимому, имеют ту же природу, что и корреляции между признаками и сигналами А. С. Серебровского и «фальшивые» корреляции Леруа. В отличие от тесного сцепленного наследования признаков, основанного на близком расположении соответствующих локусов хромосом, такое зависимое наследование признаков характеризуется непостоянством. Для поддержания этих зависимостей в популяции требуется постоянное действие специального отбора. Поэтому для обозначения этой зависимости мы в разное время использовали термины «временные», «парагенетические», «селекционно-генетические» корреляции. Последний термин нам кажется наиболее удачным для обозначения основы механизма, ведущего к названной выше зависимости признаков и ограничению свободной их рекомбинации в популяциях.

В некоторых случаях предполагаемый нами механизм индукции фенотипических корреляций между генами-маркерами и генами, связанными с продуктивностью, может быть обусловлен одновременным

интродуцированием их в популяцию. Возможность возникновения фенотипической корреляции на основе симультанного индуцирования двух генов в популяцию независимо от В. Н. Тихонова [14] одновременно в 1966 г. постулировали И. М. Лернер и Х. П. Дональд [15]. К сожалению, эти предположения не привлекли к себе должного внимания. В нашем случае, когда мы говорим об индукции корреляции методом линейного разведения, механизм ее работает таким образом, что одновременное накопление корреляций между какими-либо признаками и «родословной» (основными блоками генома), с одной стороны, и любыми другими признаками и той же «родословной», с другой — приводит к тому, что они оказываются во взаимозависимости.

Развиваемое нами представление о возможности индуцирования корреляции между продуктивными и маркерными признаками методом разведения по линиям хорошо согласуется со следующим известным положением [15]: корреляции, обусловленные факторами среды, возникают в результате того, что признаки развиваются у одного животного под воздействием одних и тех же условий среды. В нашем случае роль факторов среды играет искусственный отбор, используемый при разведении по линиям.

Все приведенные предположения и экспериментальные данные, в частности о связи у свиней некоторых признаков продуктивности и черной масти с антигеном Fa [16], были подтверждены в исследованиях на крупном рогатом скоте, проведенных Е. В. Эйдригевичем с сотр. [17], на крупном рогатом скоте и курах — Х. Ф. Кушнером, В. Е. Гинтовт и И. Е. Новик [18], при селекции свиней — З. Д. Гильманом [19], а также анализом зоотехнических данных и математическим моделированием, проведенными независимо друг от друга З. С. Никоро (личное сообщение) и Л. Н. Животовским [20].

Экспериментальное изучение возможности использования метода линейного разведения как средства индукции корреляций в нескольких поколениях на свиных породах ландрас (в экспериментальном хозяйстве СО АН СССР), как и на свиных сибирской северной породы (в племсовхозе «Ояшинский» совместно с Сибирским научно-исследовательским институтом проектирования и технологии животноводства) дает обнадеживающий результат. Заводские линии при селекции под иммуногенетическим контролем приобретают определенные продуктивные свойства. Необходимо дальнейшее изучение конкретных средств контроля за одновременной передачей маркерных и продуктивных признаков при совершенствовании животных методом разведения по линиям.

ВЫВОДЫ

1. Иммуногенетический анализ популяции ландрасских свиней показал, что между заводскими линиями может возникать существенная внутривидовая дифференциация в отношении генных концентраций аллелей, контролирующей эритроцитарные антигены групп крови.
2. Установленная внутривидовая дифференциация по группам крови свидетельствует о принципиальной возможности с помощью изоляции популяций линий путем специального отбора и подбора придать заводской линии иммуногенетическую маркерную характеристику.
3. Различные системы групп крови имеют неодинаковую ценность как генетические маркеры. Наиболее пригодны для этих целей полиаллельные «закрытые» системы с многочисленными антигенными, контролируемые комплексными аллелями, например системы E и L — у свиней, B и C — у крупного рогатого скота. Большую роль как маркеры могут играть редко встречающиеся («семейные») антигены.

4. Разведение по линиям под иммуногенетическим контролем, преследующее цель поддержать и совершенствовать продуктивные характеристики родоначальника, может рассматриваться как симультанная интродукция в популяцию и накопление в ней родительских генов продуктивности и маркерных антигенов. Между ними в этом случае образуются фенотипические корреляции, тем более высокие, чем последовательнее ведется одновременный отбор по указанным признакам.

5. Образование фенотипических корреляций между продуктивными и иммуногенетическими признаками, возникающее во внутривидовых популяциях-линиях не на основе плейотропного эффекта или тесного генетического сцепления, а как следствие селекционно-генетического процесса, можно рассматривать как индукцию и поддержание корреляций за счет ограничения рекомбинации генов методом разведения по линиям.

Институт цитологии
и генетики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
14/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Кисловский Д. А. 1965. Избранные сочинения. М., «Колос». 534 с.
2. Иванова О. А. 1969. Генетические основы разведения по линиям. — В кн.: Генетические основы селекции животных. М., «Наука», с. 162.
3. Овсянников А. И. 1969. Методы выведения пород сельскохозяйственных животных. — В кн.: Генетические основы селекции животных. М., «Наука», с. 295.
4. Ладан П. Е., Тариченко И. И., Тревога И. А. 1962. Выведение инбредных хряков. — Животноводство, № 12, 41.
5. Гребень Л. К. 1961. Изучение наследственности и изменчивости при линейном разведении свиней и овец. — В кн.: Теория и практика разведения сельскохозяйственных животных. Мин-во сельского хозяйства СССР. М., «Колос».
6. Кушнер Х. Ф. 1964. Наследственность сельскохозяйственных животных (с элементами селекции). М., «Колос». 486 с.
7. Briles W. E., Allen C. F. 1961. The Blood group system of chickens. II. The effect of genotype on liveability and egg production in seven commercial inbred lines. — Genetics, 46.
8. Lush J. L. 1947. Family merit and individual merits bases for selection. — Amer. Naturalist, 81.
9. Sewall Wright. 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred of guinea pigs. — Genetics, 19, 506—536.
10. Тихонов В. Н., Митичашвили Р. С., Горелов И. Г., Трошина А. И. 1974. Изменение иммуногенетических характеристик популяции свиней при племенной работе. — Генетика, X, № 12, 51.
11. Тихонов В. Н., Митичашвили Р. С. 1971. Оценка инбредных хряков при топ-кроссинге по потомству — одноплетным полусибсам при иммуногенетической дифференциации их происхождения. — В кн.: О физиолого-биохимических и генетических проблемах Севера. Якутск, с. 110.
12. Тихонов В. Н. 1967. Использование групп крови при селекции животных. М., «Колос».
13. Плохинский Н. А. Биометрия. 1961. Новосибирск, Изд. СО АН СССР.
14. Тихонов В. Н. 1966. Иммуногенетический анализ полиморфизма по группам крови в связи с некоторыми вопросами селекции. Докт. дис. Новосибирск.
15. Лернер И. М., Дональд Х. Ф. 1970. Современные достижения в разведении животных. М., «Колос».
16. Тихонов В. Н. 1972. Группы крови свиней азиатского и европейского происхождения в связи с изучением филогенеза европейских пород. — Генетика, 8, № 11, с. 43.
17. Эйдригевич Е. В. 1972. Проблемы иммуногенетики сельскохозяйственных животных. — В кн.: Кормление и разведение сельскохозяйственных животных. Одесса, с. 5.
18. Гинтовт В. Е., Новик И. Е. 1976. Маркерные гены в селекции по качественным признакам. — Тезисы докл. симпозиума «Использование иммуногенетических методов в племенном животноводстве». Байсогала, с. 80.
19. Гильман З. Д. 1974. Мясная продуктивность свиней плановых пород Белоруссии, методы ее определения, прогнозирования и совершенствования. Автореф. докт. дис. Донской СХИ.
20. Животовский Л. А. 1976. Машинные модели количественных признаков в генетике. Генетика, XII, № 4, с. 147.

IMMUNOGENETIC DIFFERENTIATION OF STRAINS OF SWINE IN BREEDING

By means of immunogenetic analysis of the stood stock of Landrass swine a differentiation of population into strains characterized by significantly different concentrations of blood group antigens was found. This proves that intra-breed structures of strains under certain isolation conditions can acquire some peculiarities which are characteristic for breed populations. It is suggested that breeding of strains under immunogenetic control may be considered as simultaneous introduction of gene products and marker antigens into population. Under such breeding, between them there arise genetic correlations which may have great importance for theory and practice of breeding.

УДК 591.147.4

Д. В. КЛОЧКОВ

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ГОНАДОТРОПНУЮ ФУНКЦИЮ ГИПОФИЗА СВИНЕЙ В РЕПРОДУКТИВНОМ ЦИКЛЕ

Имеются данные о существенном увеличении плодовитости свиней в условиях дополнительного освещения в осенне-зимний сезон [1]. В связи с этим встает вопрос о роли в этих процессах оптико-гипоталамо-гипофизарного механизма. На основании литературных источников [2—6] предполагаются определенные сдвиги в этом механизме, функционально связанном с генеративными органами — яичником, маткой — под влиянием светового режима. Некоторые сведения об изменениях активности гипоталамо-гипофизарной системы можно получить, контролируя содержание гонадотропных гормонов гипофиза: фолликулостимулирующего (ФСГ), лютеинизирующего (ЛГ) и лютеотропного (ЛТГ), регулирующих функцию полового аппарата.

Изучение сдвигов в гонадотропной функции гипофиза под влиянием фотопериодических условий представляет значительный интерес. Зная степень и направленность этих процессов, можно с большей точностью определять оптимальную освещенность, спектральный состав света и световые режимы, способствующие проявлению животными максимальной плодовитости.

Была поставлена задача исследовать содержание гонадотропных гормонов ФСГ, ЛГ, ЛТГ на разных стадиях эстрального цикла у свиней в обычных условиях освещения и при модификациях светового режима.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экспериментальный забой свиней был проведен в осенне-зимний сезон. Свиней содержали при трех резко различающихся режимах освещения: 1) контроль — 7—8-часовой световой день (минимальная продолжительность светового дня); 2) 17-часовой световой день — соответствует максимальной естественной продолжительности светового дня; 3) круглосуточное освещение — максимальное световое воздействие. Для исследования брали помесных (сибирская северная × ландрасс) 8—9-месячных свиноматок в состоянии метаэструса, проэструса (соответственно 3-й и 16-й дни полового цикла) и на 25-й день беременности. Выбор именно этих стадий полового цикла обусловлен данными о максимальных различиях и уровне половых и гонадотропных гормонов [7, 8]. 25-й день супоросности — один из критических периодов в эмбриогенезе свиней [9—11]. Сроки светового воздействия и количество животных приводятся

Экспериментальные условия и сроки забоя свиней

Стадия полового цикла	Колич. дней после эструса	Колич. дней светового воздействия	Колич. подопытных животных		Колич. контрольных животных
			17-часовой световой день	круглосуточное освещение	
Метаэструс	3	16	5 (114±11)	—	5 (115±12)
Проэструс	16	16	5 (115±13)	5 (120±10)	5 (117±11)
Супоросность	25	25	5 (128±15)	7 (130±16)	5 (130±13)
	25	55	5 (130±12)	—	5 (130±15)

Примечание. В скобках — вес животных ($M \pm m$), кг.

в табл. 1. Техника дополнительного освещения свиней подробно описана в предыдущем сообщении [1] и заключается в продлении светового дня до 17 и 24 г благодаря освещению лампами накаливания. Забой проводился на Новосибирском мясокомбинате в 14—16 ч. Не позднее 1 ч после забоя головы свиней разрубали на гильотине, из головного мозга извлекали гипофиз и взвешивали с точностью до 1 мг. От него отделяли переднюю долю и помещали в ацетон. После 5-кратной смены ацетона за 3 дня гипофизы высушивали и хранили до исследования в эксикаторе с хлористым кальцием.

Определение ФСГ. Исследование ФСГ проводили по методике Стилмана и Поли [12]. 4 мг передней доли гипофиза растирали с добавлением физиологического раствора и 20 м. е. хорионического гонадотропина. Объем довели до 3,0 мл. Приготовленную суспензию вводили 22—24-дневным крысятам линии Вистар весом 35—45 г. Инъекции делали подкожно по 0,5 мл утром и вечером в течение 3 дней. На 4-й день через 72 ч после первой инъекции крысят забивали. Яичники очищали от прилегающих тканей и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,1 мг. Метод основан на том, что даже небольшое количество ФСГ в присутствии хорионического гонадотропина вызывает увеличение веса яичников, пропорциональное содержанию ФСГ.

Определение ЛГ. Исследование ЛГ проводили по методике Парлоу [13] в модификации Белла и др. [14]. 4 мг передней доли гипофиза растирали с добавлением физиологического раствора в гомогенизаторе и довели до 1 мл. Суспензию вводили интраперитонеально крысятам линии Вистар, предварительно подготовленным для исследования. Подготовительная процедура заключалась в следующем: 24—26-дневным крысятам инъекцировали 50 м. е. СЖК (сырочки жеребых кобыл), через 56 ч инъекцировали 25 м. е. хорионического гонадотропина. Эта процедура вызывает массивное образование желтых тел в яичниках крысят. Методика основана на том, что инъекции ЛГ через 5—9 дней после введения крысятам хорионического гонадотропина снижают уровень аскорбиновой кислоты в яичниках пропорционально содержанию ЛГ.

Определение ЛТГ. Методика основана на способности лютеотропного гормона вызывать пролиферацию «желез зоба» у голубей [15, 16]. В опытах использовали беспородных взрослых голубей новосибирской популяции весом 280—310 г. В течение 4 дней проводили инъекции в боковую поверхность зоба по 0,1 мл суспензии, 0,4 мг гипофиза в дистиллированной воде. На 5-й день голубей забивали, зоб извлекали и равномерно распределяли на вощеной бумаге. Учитывали средний диаметр прореагировавшей части зобной железы.

Для калибрации ФСГ, ЛГ использовали препараты NIH-FSH-S4, NIH-LH-S5, любезно предоставленные Национальным институтом здравоохранения (National Health Institute) США. Для калибрации пролактина — отечественный препарат Пролактин, содержащий 5 м. е. в 1 мл.

Автор выражает глубокую благодарность Национальному институту здравоохранения США за предоставление высококачественных препаратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание ФСГ. Анализ веса гипофизов у свиней на различных стадиях полового цикла и беременности при разных режимах освещения не выявил существенных различий.

Отмечалась определенная тенденция увеличения содержания ФСГ в процессе эстрального цикла (табл. 2). В проэструсе на 16-й день

Таблица 2

Содержание гонадотропных гормонов в гипофизе свиней в зависимости от светового режима

Световой режим	Колич. дней светового воздействия	Колич. свиней	Колич. проб	Концентрация в гипофизе		
				ФСГ ($M \pm m$), мкг/мг	ЛГ ($M \pm m$), мкг/мг	ЛТГ ($M \pm m$), м.е./100 мг
<i>Метаэструс</i>						
17-часовой световой день	16	5	10	$4,50 \pm 0,20^{**}$	$0,32 \pm 0,05$	$0,16 \pm 0,03^*$
Контроль	0	5	10	$6,75 \pm 0,40$	$0,40 \pm 0,08$	$0,30 \pm 0,04$
<i>Прозэструс</i>						
Круглосуточное освещение	16	5	10	$19,25 \pm 3,87$	$0,87 \pm 0,16$	$0,19 \pm 0,03$
17-часовой световой день	16	5	10	$27,00 \pm 5,45^*$	$0,60 \pm 0,12$	$0,20 \pm 0,03$
Контроль	0	5	10	$12,50 \pm 2,60$	$0,67 \pm 0,14$	$0,23 \pm 0,04$
<i>Супоросность</i>						
17-часовой световой день	55	5	10	$18,25 \pm 4,10^{**}$	$0,62 \pm 0,10$	$0,30 \pm 0,04$
Круглосуточное освещение	25	7	14	$19,25 \pm 3,78^{**}$	$0,50 \pm 0,10$	$0,24 \pm 0,03^*$
17-часовой световой день	25	5	10	$36,00 \pm 7,50^*$	$0,67 \pm 0,14$	$0,30 \pm 0,03$
Контроль	0	5	10	$82,50 \pm 16,92$	$1,10 \pm 0,40$	$0,36 \pm 0,04$

Примечание. Статистическая достоверность различий контроль — подопытные: одна звездочка $P < 0,05$; две $P < 0,01$.

эстрального цикла содержание ФСГ в гипофизе было значительно выше, чем на 3-й день (метаэструс), как у подопытных, так и у контрольных животных. На 25-й день супоросности в гипофизах контрольных свиней отмечалось дальнейшее увеличение концентрации ФСГ. По сравнению с метаэструсом концентрация ФСГ у контрольных супоросных свиней возросла более чем в 10 раз.

Из приведенных данных видно, что световой режим оказал определенное влияние на концентрацию ФСГ в гипофизе. В метаэструсе наблюдалось статистически достоверное снижение концентрации ФСГ под влиянием удлиненного светового дня. В проэструсе, напротив, концентрация ФСГ в гипофизе свиней, содержащихся в условиях дополнительного освещения, повысилась по сравнению с контролем.

В период беременности значительно снизилась концентрация ФСГ в гипофизе свиней в условиях удлиненного светового дня. Наибольшие функциональные сдвиги произошли в гипофизах супоросных свиней, находившихся в условиях 17-часового светового дня в течение 55 дней и при 25-дневном круглосуточном освещении. В этих случаях отмечено более чем 4-кратное снижение ФСГ по сравнению с контролем. При содержании свиней в условиях 17-час. светового дня после спаривания (25 дней) снижение концентрации ФСГ было несколько меньшим.

Содержание ЛГ. В гипофизах свиней в процессе эстрального цикла содержание ЛГ увеличилось (см. табл. 2). Так, в метаэструсе концентрация ЛГ у подопытных и контрольных свиней держалась на уровне $0,32-0,40$ мкг/мг, на 16-й день эстрального цикла она достигла $0,67$ мкг/мг у контрольных свиней и $0,87$ мкг/мг у свиней при круглосуточном освещении. Наибольшая концентрация ЛГ отмечена в гипофизах контрольных свиней на 25-й день супоросности ($1,10$ мкг/мг).

Дополнительное освещение не оказало существенного влияния на содержание ЛГ у свиней в процессе эстрального цикла.

У супоросных свиней под влиянием дополнительного освещения наблюдалась тенденция к снижению содержания ЛГ в гипофизе. Содержание свиней при 17-часовом световом режиме в течение 25 и 55 дней не вызвало существенных различий в концентрации ЛГ в гипофизе.

Содержание ЛТГ. Исследование гипофизов свиней, содержащихся при различных световых режимах, выявило определенные изменения в содержании лютеотропного гормона в связи со стадией цикла и режимом освещения (см. табл. 2). В гипофизах контрольных свиней на 3-й день эстрального цикла содержалось значительно больше ЛТГ ($P < 0,05$), чем в стадии проэструса. Высокая концентрация ЛТГ отмечалась на 25-й день супоросности. В гипофизах свиней, содержащихся в условиях удлиненного светового дня, произошли существенные изменения, наиболее четко проявившиеся на 3-й день эстрального цикла. В гипофизах свиней, находившихся в условиях удлиненного светового дня, содержалось вдвое меньше ЛТГ, чем в контроле. В стадии проэструса не обнаружено значительных различий в содержании ЛТГ в зависимости от светового режима. Довольно четкие различия в содержании ЛТГ в гипофизах свиней при различных световых режимах отмечены на 25-й день супоросности. В этом случае наименьшее содержание ЛТГ наблюдалось при круглосуточном освещении. При 17-часовом световом дне в течение 25 и 55 дней уровень ЛТГ снижался незначительно.

Интерпретация материалов о функциональном состоянии гипофиза при различных условиях освещения чрезвычайно трудна, но данные о физиологическом состоянии яичников и матки несколько облегчают поставленную задачу.

В наших экспериментах отмечено снижение уровня ФСГ и ЛГ под влиянием дополнительного освещения в стадии метаэструса и в период беременности. По-видимому, это явление объясняется усилением выделения ФСГ и ЛГ из гипофиза, что подтверждается данными об удлинении продолжительности эструса [1] и усилении функциональной активности желтых тел [17]. Р. Ортаван, П. Мальо, Ч. Тибо [18] также наблюдали снижение уровня ФСГ и ЛГ в гипофизе баранов под влиянием удлиненного светового дня.

В экспериментах отмечалось большее содержание ФСГ и ЛГ в гипофизах в проэструсе и на 25-й день беременности, чем в метаэструсе. Эти сведения согласуются с результатами Парлоу и др. [7], которые считают, что увеличение концентрации ФСГ и ЛГ в гипофизе на этих стадиях может быть связано с усилением их секреции. По-видимому, в процессе эстрального цикла у свиней усиление синтеза и секреции ФСГ и ЛГ нарастает одновременно, дополнительное же освещение воздействует в основном на процесс выведения гормонов.

Следует отметить, что параллелизм в увеличении содержания ФСГ и ЛГ в процессе эстрального цикла (метаэструс — проэструс) — довольно типичное явление для многих видов млекопитающих. Различия в уровнях ФСГ и ЛГ регистрируются в основном в период, предшествующий непосредственно эструсу и во время эструса [19].

В проэструсе различия в концентрации ФСГ и ЛГ у подопытных и контрольных свиней в большинстве случаев незначительны. Можно представить, что процесс овуляции у освещаемых свиней сопровождается повышенной секрецией и выведением в кровь гонадотропных гормонов, вследствие чего концентрация их в гипофизе после овуляции, в стадии метаэструса, снижена по сравнению с контролем. В стадии проэструса, по-видимому, преобладают процессы синтеза и накопления ФСГ и ЛГ. Незначительные различия в концентрации гонадотропных

гормонов у освещавшихся свиней и контрольных свидетельствуют о том, что синтез у освещавшихся свиней протекает на более высоком уровне, компенсирующем отрицательный баланс гормонов, отмеченный в метаэструсе. В некоторых случаях может произойти суперкомпенсация, о чем свидетельствует повышенная по сравнению с контролем концентрация ФСГ в гипофизах освещавшихся свиней в стадии проэструса.

Содержание ЛТГ в гипофизе изменяется как в связи со стадией цикла, так и в зависимости от световых условий содержания. Представленные данные могут служить косвенным доказательством того, что у свиней два пика выделения ЛТГ — сразу после овуляции и на ранних стадиях супоросности. Проведя эксперименты с введением прогестерона, в результате чего нарушалась деятельность центров, регулирующих секрецию ЛТГ, Налбандов с сотр. [20] пришли к выводу, что ЛТГ у свиней выделяется во время овуляции, при плодотворном покрытии происходит повторное выделение ЛТГ на ранних стадиях супоросности. Результаты нашей работы свидетельствуют в пользу этого вывода. Действительно, эструс сопровождается усилением синтеза ЛТГ. Гипофизы контрольных свиней насыщены ЛТГ в стадии метаэструса. В гипофизах же свиней, содержащихся при удлиненном световом дне, его содержание вдвое меньше. Возможно, при этом происходит усиление выброса ЛТГ в кровь. В проэструсе в гипофизе контрольных свиней значительно меньше ЛТГ, можно предположить, что синтез ЛТГ на этой стадии снижается, и поэтому световое воздействие неэффективно.

В гипофизах супоросных свиней контрольной группы отмечено высокое содержание ЛТГ. Возможно, повышение концентрации ЛТГ сопровождается усилением выделения гормона в кровь и световое воздействие стимулирует этот процесс. В условиях дополнительного освещения у свиней усиливается формообразование желтых тел [17], которое находится под контролем ЛТГ.

Полученные результаты указывают на возможность использования данных об изменениях концентрации гонадотропных гормонов в организме под влиянием условий освещения при определении оптимальных световых режимов, способствующих проявлению максимальной плодовитости свиней.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
22/Х 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К., Клочков Д. В., Клочкова А. Я. 1969. Воспроизводительная функция у свиней при дополнительном освещении.— Сельхоз. биология, 4, 2, 167—177.
2. Эмме А. М. 1960. Фотопериодическая реакция размножения.— Усп. совр. биологии, 49, 2, 240—259.
3. Клочкова А. Я. 1961. Влияние фотопериодических условий на физиологические функции животных.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 2, 98—107.
4. Benoit J. 1964. The structural components of the hypothalamohypophyseal pathway with particular reference to photostimulation of the gonads in birds.— Americ. New York Academy Sci., 117, 1.
5. Wurtman R. J. 1967. Effect of light and visual stimuli on endocrine function. Neuroendocrinology, 2, Ed. L. Martini, N. Y., 20—51.
6. Benoit J. 1972. Etude quantitative et qualitative de l'action de la lumière visible sur les fonctions génitales et endocriniennes et autres fonctions végétatives des vertébrés.— Mécanisme physiologique de cette action. Lux, 69, 341—345.
7. Parlow A. F., Anderson L. L., Melampy R. M. 1964. Pituitary follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone concentrations in relation to reproductive stages of the pig.— Endocrinology, 75, 3, 365—376.
8. Stabenfeldt G. H., Akins E. L., Ewing L., Morrisette M. C. 1969. Peripheral plasma progesterone levels in pigs during the oestrus cycle.— J. Reprod. Fertil., 20, 443—449.

9. Gossett J. W., A. M. Sorensen Jr. 1959. A comparison of embryo survival in gilts slaughtered twenty-five versus forty days after breeding.— J. Anim. Sci., 18, 1, 48—54.
10. Питкянен И. Г. 1961. Новое в оплодотворении и повышении плодовитости свиней. М.
11. Fenton F. K., Schwartz F. L., Bazer Fuller W., Robinson O. W., Ulberg L. C. 1972. Stage of gestation when uterine capacity limits embryo survival in gilts.— J. Anim. Sci., 35, 2, 383—388.
12. Steelman S., Pohley F. 1953. Assay of the follicle stimulating hormone based on the augmentation with human chorionic gonadotropin.— Endocrinology, 53, 12, 604.
13. Parlow A. F. 1961. Bio-assay of pituitary luteinising hormone by depletion of ovarian ascorbic acid. Human pituitary gonadotropins ed. A. Albert. Springfield, Illinois, USA.
14. Bell A. P., Loraine J. A., Muckerji S., Visutakul P. 1965. Further observations on the ovarian ascorbic acid depletion test for luteinising hormone.— J. Endocrinol., 32, 1, 1—7.
15. Grosvenor C. E., Turner C. W. 1958. Assay of lactogenic hormone.— Endocrinology, 63, 5, 530—534.
16. Курц М. 1964. Гипоталамическая регуляция секреции пролактина. Дис. М.
17. Клочков Д. В., Клочкова А. Я., Ким А. А., Беляев Д. К. 1973. Влияние освещения на гистоморфологию желтого тела свиней. Сельхоз. биология, 8, 5, 733—739.
18. Ortavant R., Mauleon P., Thibault Ch. 1964. Photoperiodic control of gonadal and hypophyseal activity in domestic mammals.— Americ. New York Academy of Sci., 117, 1.
19. Lamming G. E., Amoroso E. C. 1967. Reproduction in the female mammals. Ch. III. Cyclic variation of gonadotropin secretion and release. London. p. 177—242.
20. Sammelwitz P. H., Aldred J. P., Nalbandov A. V. 1961. Mechanisms of maintenance of corpora lutea in pigs and rats.— J. Reprod. Fertil., 2, 4, 387—393.

D. V. Klotchkov

THE INFLUENCE OF PHOTOPERIODIC CONDITIONS UPON GONADOTROPIC FUNCTIONS OF THE PIG PITUITARY IN THE REPRODUCTIVE CYCLE.

Bioassay for folliclestimulating (FSH), luteinizing (LH) and luteotropic (LTH) hormones were carried out at various stages of oestral cycle in pigs kept under natural daylight, in the conditions of daylight prolonged up to 17 hours and under continuous illumination.

In the pigs kept under natural conditions the concentrations of FSH in the pituitary on the 3d and 16th day of the oestral cycle, and on the 25th day of pregnancy were 6.75 µg/mg, 12.50 µg/mg and 82.50 µg/mg respectively. Additional illumination decreased the FSH concentrations on the 3d day of the oestral cycle and 25th day of pregnancy to 4.50 µg/mg and 18.21 µg/mg.

The changes in the concentrations of LH in relation to oestral cycle and pregnancy under various light regimes was, in general, parallel to that of FSH.

The highest concentrations of LTH in the pig pituitary were on the 3d day of oestral cycle and on the 25th day of pregnancy. The additional illumination decreased significantly the concentrations at these stages.

УДК 595.773.1

Н. А. ВЮЛОВИЧ

НОВЫЕ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ РОДА CHRYSOSYRPHUS (SEDMAN, 1965) (DIPTERA, SYRPHIDAE)

До настоящего времени в роде *Chrysosyrphus* Sedm. (*Helleniola* Stak.) было известно 9 видов, в том числе один в Палеарктической области. При обработке коллекции мух-журчалок Биологического института СО АН СССР выявлено два новых вида. Их описание и определе-

тельная таблица для палеарктических видов этого рода приводятся ниже. Голотипы хранятся в Зоологическом институте АН СССР (Ленинград).

Пользуюсь случаем выразить признательность д-ру Тору Ннельсену (Tore Randulff Nielsen, Norway), любезно предоставившему мне экземпляры *Chrysosyrphus nigra* Ztt., которые были использованы в настоящей работе.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА

Самцы

1(2). Срединный лицевой бугорок почти не развит. Сурстили очень сильно хитинизированные, черные, в профиль неправильно прямоугольной формы (рис. 1, в). Северная Европа, северные и северо-восточные районы Сибири (?)

Ch. nigra Zetterstedt, 1843.

2(1). Срединный лицевой бугорок развит хорошо (рис. 2, а). Сурстили слабо хитинизированные, узкие, серповидно изогнутые (рис. 2, г, д). Север Западной Сибири.

Ch. tundrarum Violovitsh, sp. n.

Самки

1(2). Среднеспинка почти целиком в относительно длинных густых черных волосках. Горная тундра Тувы.

Ch. montanus Violovitsh, sp. n.

2(1). Среднеспинка в относительно коротких светлых волосках.

3(4). Лоб с относительно широкими вдавленными полосками на боках, с поперечными морщинками в нижней их части. Усики коричневатые. Верхняя (средняя) часть рта выступает вперед незначительно. Среднеспинка, щиток и брюшко (почти целиком) покрыты беловатыми волосками (с очень незначительной примесью черных на средней части заднего края IV тергита брюшка), задний край щитка в длинных нежных белых волосках.

Ch. tundrarum Violovitsh, sp. n.

4(3). Лоб с короткой узкой продольной вдавленной полоской на середине. Среднеспинка и щиток в светло-лимонно-желтых волосках, к которым по краю щитка примешиваются относительно короткие черные.

Ch. tundrarum Violovitsh, sp. n.

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

Chrysosyrphus tundrarum Violovitsh, sp. n.

Самец. Срединный лицевой бугорок развит хорошо и несколько направлен вверх (рис. 2, а). Сурстили слабо хитинизированные, узкие, серповидные с несколько расширенной вершинной частью (рис. 2, г, д). Верхняя лопасть гипандрия короткая, у основания утолщенная, в вершинной части крючковидно изогнутая и на конце заостренная (рис. 2, б). Эдеагус — (рис. 2, в). Длина тела 8,5 мм.

Самка. Лоб гладкий, с очень узкой (в виде линии), короткой вдавленной продольной полоской на середине. Усики коричневатые. Ширина головы превышает ширину лба на уровне основания усиков примерно в 2,5 раза, темени — в 3,4 раза. Отношение расстояния от основания усиков до верхнего края срединной части ротового отверстия к расстоянию от основания усиков до нижней границы бокового края рта составляет 5:9. Опушение задней половины брюшка, во всяком случае IV и III тергитов, преимущественно черное. Длина тела 8,5 мм.

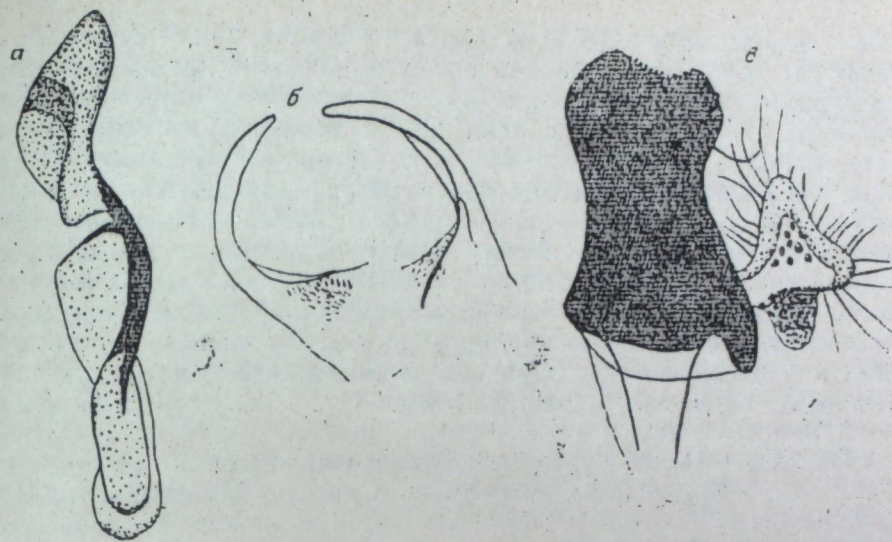


Рис. 1. *Chrysosyrphus nigra* Zetterstedt.

а) осевая система пениса, б) верхние лопасти гипандрия, в) сурстиль и гоноцок.

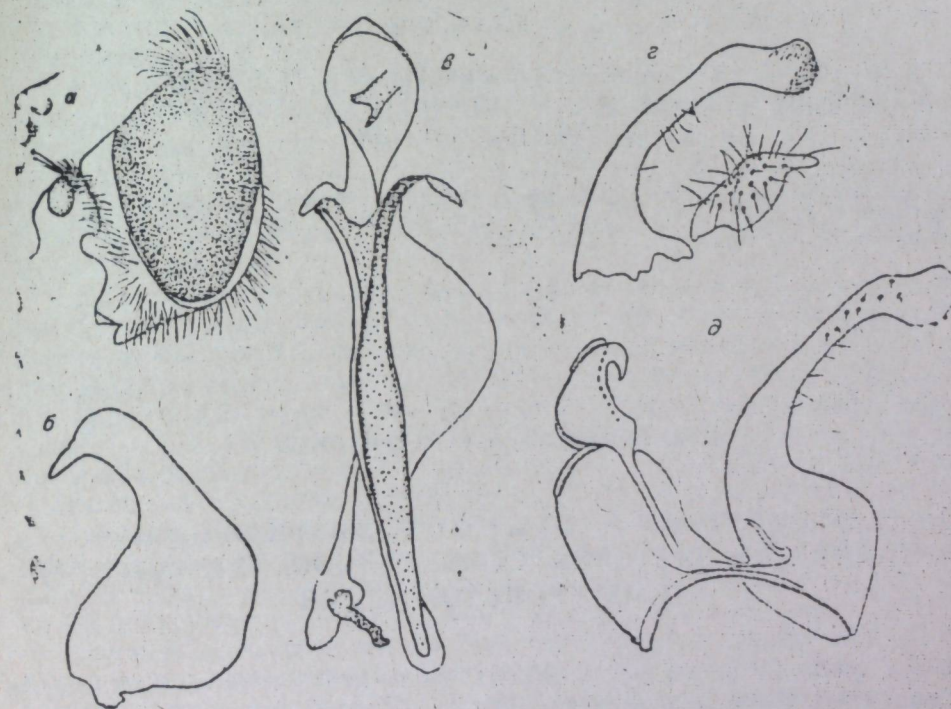


Рис. 2. *Chrysosyrphus tundrarum* Violovitsh, sp. n.

а) голова сбоку, б) верхняя лопасть гипандрия, в) осевая система пениса, г) сурстиль и гоноцок (с внутренней стороны), б) гипандрий и сурстиль (с наружной стороны).

Голотип — самец (№ 617). Полуостров Ямал, долина р. Щучья, лиственничный увал, с цветов рябины, 2/VII 1968 (Коршунов). Паратип — самка, там же, 2/VII 1968 (Коршунов), 46♂, 48♀, 10/VII—10 VIII 1977, устье р. Енисей, пос. Носок, 2♂, 1♀ 10—12/VII 1977, п-в Таймыр, пос. Дудинка (Баркалов).

Chrysosyrphus montanus Violovitsh, sp. n.

Самка. Лоб относительно гладкий, без срединной бороздки и боковых вдавленных полосок. Ширина головы превышает ширину лба на

уровне основания усиков примерно в 3 раза, темени — в 4 раза. Отношение расстояния от основания усиков до верхнего края передней части рта к расстоянию от основания усиков до нижней границы бокового края выражается примерно как 4:9. Лоб и теменной треугольник в густых торчащих черных волосках. Усики матово-черные. Лицо, за исключением боковых участков рта, покрытых редкими золотисто-коричневыми волосками, в редких длинных серебристо-белых волосках. Средне-спинка в относительно длинных густых торчащих черных волосках, лишь незначительные участки ее у переднего края и перед щитком покрыты золотисто-желтыми волосками. Щиток в длинных густых золотисто-желтых с примесью черных волосках. Брюшко в коротких золотисто-желтых волосках, с примесью черных на середине IV и в меньшей степени III тергитов. Длина тела 9 мм.

Самец неизвестен.

Голотип — самка. Тува, горная тундра на северном склоне перевала Хундургун (1900 м над ур. м.) горного хребта Танну-Ола, 9/VII 1963 (Виолович).

N. A. Violovich

A NEW PALAEARCTIC SPECIES OF THE GENUS
CHRYSOSYRPHUS SEDMAN, 1965 (DIPTERA, SYRPHIDAE).

34 — TH CONTRIBUTION.

A description of two new palaeartic species of the genus *Chrysosyrphus* Sedman, 1965 (Diptera, Syrphidae): *Ch. tundrarum* — from peninsula Tajmir and *Ch. montanus* — from mountain ridge Tannu-Ola (Tuva).

УДК 595.733

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ, А. Ю. ХАРИТОНОВ

О ШИРОТНЫХ И ДОЛГОТНЫХ ДИЗЬЮНКЦИЯХ
АРЕАЛОВ ЕВРАЗИАТСКИХ СТРЕКОЗ (*ODONATA, INSECTA*)
И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИИ

Большой интерес в географии стрекоз представляют океанические и континентальные дизъюнкции ареалов. С возникновением океанических, в частности атлантических, разрывов пока еще не все ясно. У таких видов, как *Aeschna juncea* L., *Ae. subarctica* Walk., *Sympetrum octicum* Don., *Enallagma cyathigerum* Charp., *Somatochlora arctica* Zett. и некоторых других, встречающихся и в Евразии, и в Америке, разрыв ареалов произошел не раньше конца неогена. Дизъюнкции у родов *Boyeria* McLach. и *Nehalennia* Selys, представленных ныне по обе стороны океана разными видами, возникли, конечно, намного раньше, еще в палеогене. Более детальное рассмотрение атлантического разрыва требует специального исследования, в настоящей же статье мы коснемся дизъюнкций только на континенте.

Прежде всего следует заметить, что все разобщенные ареалы делятся на две принципиально разные группы. Одни из них возникают вследствие расширения пространства, занимаемого видом, за счет активных или пассивных перелетов на новые территории и образования

там обособленных участков. Это редкая форма возникновения дизъюнкций, и можно с уверенностью указать ее только для одного вида — *Anax junius* Drury. Основной ареал его находится в Америке, но ураганскими ветрами этот вид, как было показано ранее [1], перенесен на Гавайские острова, а затем в Китай, где и создал дополнительный ареал.

Другие, весьма многочисленные, дизъюнкции создаются в результате распада прежде сплошного ареала на части. Такие разобщения могут быть следствием того, что часть особей вида в промежуточной области ареала вымерла под влиянием изменения климата, в частности, температурного режима и связанного с ним изменения стадий, например высыхания водоемов при развитии аридных зон. Существенную роль в разрыве ареалов играют изменения земной поверхности под действием геофизических и тектонических процессов, например морские трансгрессии и горные поднятия. Создавшиеся таким образом реликтовые ареалы, в которых сохраняются популяции, потерявшие связь с основными ареалами, обычно легко отличаются от последних незначительными размерами. Например, основной ареал вида *Agrion hylas* Trybom занимает всю Восточную Сибирь, а его реликтовый остаток сохраняется в Баварии. Но известны случаи, когда разъединение создало более или менее одинаковые по величине ареалы, например, у родов *Boyeria* McLach. и *Pyrrhosoma* Charp., которые встречаются на западе Европы и на крайнем востоке Азии.

Рассмотрим вначале широтные разрывы ареалов. Ранее [2, 3] мы установили закономерность. Изолированные участки ареалов наблюдаются в южных горах, где сохраняются остатки северных видов. Обратного явления, т. е. изолированных на севере ареалов у южных видов, как правило, нет. Исключения составляют реликты ксеротермического периода и обитатели горячих источников. Такие исключения не многочисленны.

На горячих источниках северо-востока Байкала и в долине р. Чары живет *Orthetrum albistylum* Selys, но основной его ареал расположен южнее Монголии. Это, конечно, реликт ксеротермического времени. Еще для Прибайкалья указывался *Orthetrum brunneum* Fonsc. [4], однако эти данные нуждаются в подтверждении. Другой реликтовый ареал на севере — обитание на р. Васюган *Sympetrum meridionale* Selys — пока не может быть принят во внимание, так как, с одной стороны, нужно подтверждение находки, а с другой — нельзя быть уверенным, что между основным ареалом и реликтовым вид действительно отсутствует. Эта территория почти не исследована, а морфологическая близость *S. meridionale* Selys к очень обычному для этих мест *S. vulgatum* L. затрудняет его обнаружение, которое может быть только случайным.

Возможно, *Aeschna serrata* Haq. найденный в долине нижней Оби, также следует считать реликтом ксеротермического периода, но в данном случае могло произойти и современное проникновение вида далеко на север по интразональному пойменному ландшафту. Такой путь расселения видов по речным долинам широко известен и подробно рассмотрен в работах А. А. Максимова [5].

Нахождения на юге реликтовых ареалов северных видов обычны, и все они связаны с горными областями. Это несомненно реликты ледникового времени. Большая часть их представлена той же географической формой, что и в основном ареале, но в отдельных случаях, как, например, у *Leucorrhinia dubia* Lind., на юге образовались особые подвида. В южных горах изолированно от основных северных ареалов с ледникового времени сохраняются следующие виды: *Leucorrhinia dubia* Lind., *Libellula quadrimaculata* L., *Cordulia aenea* L., *Somatochlora sahlbergi* Trybom, *Aeschna juncea* L., *Agrion vernale* Hag.

Особый случай представляет дизъюнктивный ареал рода *Epiophlebia* Selys, который относится к реликтовому подотряду *Anisozygoptera*,

представленному сейчас всего одним семейством и одним родом, состоящим из двух видов: *E. superstes* Selys, живущего в Японии, и *E. laidlawi* Tilly., известного из Гималаев. Но возникновение этой дизъюнкции не ясно. Очевидно только, что это древнее разобщение [6], так как в обоих очагах виды хорошо дифференцированы.

Рассмотрим теперь различные типы долготных дизъюнкций. Конечно, наиболее широкие и одновременно древние разобщения мы находим не у видов, а у родов. Так род *Pyrrosoma* Charp. (*Agrionidae*) встречается в Западной Европе (*P. nymphula* Sulz.) и в Южном Китае (*P. tinclipennis* McLach.). Другой вид — *Boyeriia* McLach. (*Aeschindae*) известен также для Западной Европы (*B. irene* Fonsc.) и на востоке для Японии (*B. maclachlani* Selys). Этот род обитает и в Северной Америке (*B. grajiana* Will. и *B. vinosa* Say), где его виды распространены широко.

Нет сомнения, что разрыв ареалов этих родов начался еще в палеогене, возникнув под влиянием обширных трансгрессий моря, затем развития аридности и повышения континентальности климата в результате поднятия Центральной Азии.

Долготные разрывы ареалов на уровне видов довольно обычны. Приведем лишь несколько примеров. Самый широкий разрыв наблюдается у *Agrion hylas* Трувом — сибирского вида, обитающего восточнее Енисея (немного западнее на юге и севере) и имеющего изолированный ареал в Баварии. Значительный разрыв имеется у вида *Nehalennia speciosa* Charp., который распространен от океана до океана через всю северную Евразию, но отсутствует между Енисеем и Приморьем. Своеобразен разрыв ареала у *Leucorrhinia caudalis* Charp. Основной ареал этого вида расположен в Европе, на востоке заходит лишь в Восточное Приуралье, а затем образует два изолированных участка: озера в Верхнеобском бору и боровые озера в Западном Прибайкалье. Происхождение такой дизъюнкции не ясно. Довольно широкий разрыв наблюдается в распространении *Aeschna serrata* Hag., основной ареал которого расположен в азиатских степях с некоторым проникновением в приуральскую тайгу, а дополнительный ареал известен в Прибалтике. Заметим, что у этого вида имеется еще один изолированный участок в Закавказье.

Как уже отмечалось нами ранее [7, 8], ряд видов имеет разрыв ареалов на юго-западе Западной Сибири. Это *Leucorrhinia albifrons* Wigm., *L. caudalis* Charp., *Sympetrum pedemontanum* All., *S. sanguineum* Müll., *Aeschna coluberculus* Harr., *Ae. affinis* Lind., *Epithea bimaculata* Charp., *Ophiogomphus cecilia* Four. и некоторые другие. Отсутствие всех этих видов стрекоз, как и общая обедненность фауны крайнего юго-запада Сибири, объясняется резкими климатическими колебаниями и периодическими затоплениями этой территории. Помимо общеизвестной эоценовой трансгрессии, покрывавшей Западную Сибирь, по мнению большинства палеогеографов, и в плейстоцене существовал или периодически возникал обширный слабопроточный водный бассейн на юго-западе равнины. Многие авторы считают, что уровень этого бассейна, возникшего вследствие ледниковой запруды рек бассейна Оби, поднимался до 120—150 м, в результате чего происходил сток вод в бассейн Тургая и Арала в виде широкого пролива [9, 10 и др.], что полностью изолировало приобские и европейско-уральские участки ареалов. Восстановлению фауны стрекоз в периоды регрессий водного бассейна и после его окончательной деградации в конце плейстоцена препятствовали климатические колебания. В частности, в позднее постгляциальное время этому процессу помешала ксеротермическая фаза в развитии климата, во время которой произошло остепнение территории, резкое сокращение количества пресноводных водоемов, т. е. мест обитания стрекоз, и сильное осолонение оставшихся. Г. А. Благовещенский [11]

показал, что по мере удаления от горной части Урала к Васюганью, где в это время развились лесостепные пространства, сильно возростала засоленность озер. Даже в отложениях глубоких, тектонического происхождения предгорных озер — Тургойак, Увильды, Миассово и др. — появились диатомовые водоросли, обитающие в солоноватой воде. Еще сильнее процесс осолонения развился в более южных районах, что создало неблагоприятные экологические условия для существования многих видов стрекоз и препятствовало восстановлению разорванных ареалов.

Таким образом, подавляющее большинство долготных и все широтные разрывы в распространении стрекоз в Евразии представляют собой дизъюнкции видовых ареалов, возникшие в антропогене в связи с ледниковыми миграциями и явлениями аридизации климата. Широкие долготные разрывы в распространении родов стрекоз, представленных в отдельных частях ареалов разными видами, возникли еще в палеогене под влиянием обширных трансгрессий моря и были закреплены последующими изменениями климата и горными поднятиями. Естественно, что значение столь древних разрывов в современном распространении стрекоз крайне невелико.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
14/11 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Бельшев Б. Ф. 1966. К истории возникновения китайского и камчатского дизъюнктивных ареалов американского дозорщика (*Anax junius* Drury (Odonata, Insecta)). — Зоол. ж., 45, № 8, 1159—1163.
2. Belyschew B. F. 1968. Biologische gesetzmässigkeiten der eurasiatischen Libellenfauna in borealen Bereich. — Dtsch. Ent. Z., N. F., 15 (4—5), 317—320.
3. Бельшев Б. Ф. 1974. Стрекозы Сибири. Т. 2, ч. 3. Новосибирск.
4. Hagen H. 1856. Odonates de la Russie. Etud Entom. Red. Motschulsky, V. Helsingfors, p. 52—59.
5. Максимов А. А. 1974. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск. 260 с.
6. Бельшев Б. Ф., Харитонов А. Ю. 1975. О японо-гималайских ареалах стрекоз Юго-Восточной Азии. — Зоол. ж., 54, № 3, 471—472.
7. Бельшев Б. Ф. 1962. О некоторых элементах третичной одонатологической фауны в боровых массивах южной части Западно-Сибирской равнины (Odonata, Insecta). — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 4, 115—120.
8. Харитонов А. Ю. 1976. К вопросу о разрыве ареалов у некоторых видов стрекоз (Insecta, Odonata) в районе Тургайской ложбины. — В кн.: Фауна гелминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск, с. 162—164.
9. Волков И. А., Волкова В. С., Задкова И. И. 1968. Покровные лесовидные отложения и палеогеография юго-запада Западной Сибири в плейстоцен-четвертичное время. Новосибирск. 331 с.
10. Бобоедова А. А. 1966. О происхождении Тургайской ложбины. — В кн.: Четвертичный период Сибири. М., с. 187—197.
11. Благовещенский Г. А. 1943. История лесов восточного склона Среднего Урала. — Сов. ботаника, № 6, 3—16.

ON LATITUDE AND LONGITUDE DISJUNCTIONS
IN THE EURASIAN DRAGONFLIES (ODONATA, INSECTA)
AND THEIR ORIGIN

Some genera species of dragonflies have disjunctions of areals within the Eurasian continent. Most of the longitude and all of the latitude disjunctions in the distributions of species are believed to have had their origin in Anthropogen due to glacial migration and the growing aridity of the climate influencing the living conditions of dragonflies. Wide longitudinal disjunctions in the areals of the genera of dragonflies represented in different areals by different species had their origin in Paleogene mostly under the influence of the advance of the sea and orogenesis leading to a change of the climate.

УДК 576.895.7

Л. П. КУХАРЧУК, В. В. ГУЛИН

МИКРОСТРУКТУРА ХОРИОНА ЯИЦ КОМАРОВ
РОДА *Aedes* Mg. (DIPTERA, CULICIDAE)

Особенности морфологии яиц комаров, как и других видов членистоногих животных, представляют особый интерес для исследователей, так как дают возможность осуществлять надзор за паразитами до появления их активных фаз. Решающее условие успешной работы в этом плане — определение видовой принадлежности паразитических членистоногих по яйцу — первой фазе онтогенеза.

Скульптура экзохориона насекомых, выявляемая на уровне светового стереоскопического микроскопа, в большинстве случаев достаточна для диагноза лишь относительно высоких таксономических категорий. Для оценки видовых различий необходимо изучение более тонких морфологических признаков. В первую очередь это касается микропилярной области хориона яйца. Традиционные методы исследования яиц не позволяют достаточно надежно определять видовую принадлежность комаров [1, 2].

Учитывая изложенное, мы поставили перед собой задачу показать микроструктуру хориона яиц массовых видов кровососущих комаров с помощью электронного сканирующего микроскопа и решить вопрос о возможности диагноза вида по фазе яйца в пределах рода *Aedes* Mg.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Яйца были получены в лабораторных условиях индивидуально от каждой самки следующих видов комаров: *Aedes excrucians* Walk., *A. beklemishevi* Den., *A. subdiversus* Mart., *A. punctor* Kirby, *A. diantaeus* H. D. K., *A. vexans nipponii* Theob., *A. cinereus* Mg. Материал хранили в 96%-ном спирте и в сухом виде. Яйца монтировали на цилиндрических предметных столиках с использованием липкой фольги и напыляли золотом в условиях вакуума. Просматривали препараты с помощью электронного сканирующего микроскопа японской фирмы «Хитачи». Регистрацию микроспических картин проводили на поляроидную бумагу. Измеряли структуры непосредственно на фотографиях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Яйца комаров всех исследованных видов имеют более или менее правильную эллипсоидную форму и близки по размерам (мм): *Aedes excrucians* 0,63×0,31; *A. beklemishevi* — 0,72×0,28; *A. subdiversus* —

0,70×0,23; *A. diantaeus* — 0,72×0,37; *A. vexans nipponii* — 0,50×0,24; *A. cinereus* — 0,69×0,23.

Поверхность у яиц всех рассмотренных видов комаров рода *Aedes* снабжена бугорчатыми образованиями различной формы. У яиц *A. subdiversus* и *A. diantaeus* отдельные участки хориона имеют обширные зоны, лишенные каких-либо образований. Специфичны бугорчатые поверхностные структуры у каждого вида как по характеру расположения, так и по форме (рис. 1).

Микропилярный аппарат расположен на верхнем полюсе. Центральная ямка находится на относительно ровной поверхности, ограниченной у пяти видов сплошным (рис. 2) или сегментированным валиком (рис. 3). Исключение составляет *A. cinereus*, микропиле которого имеет вершинную площадку, близкую по форме к квадрату, ограниченному углублениями (рис. 4).

Наиболее характерна морфология микропилярной области яйца *A. vexans nipponii*. Валик непрерывный, обособленный от других скульп-

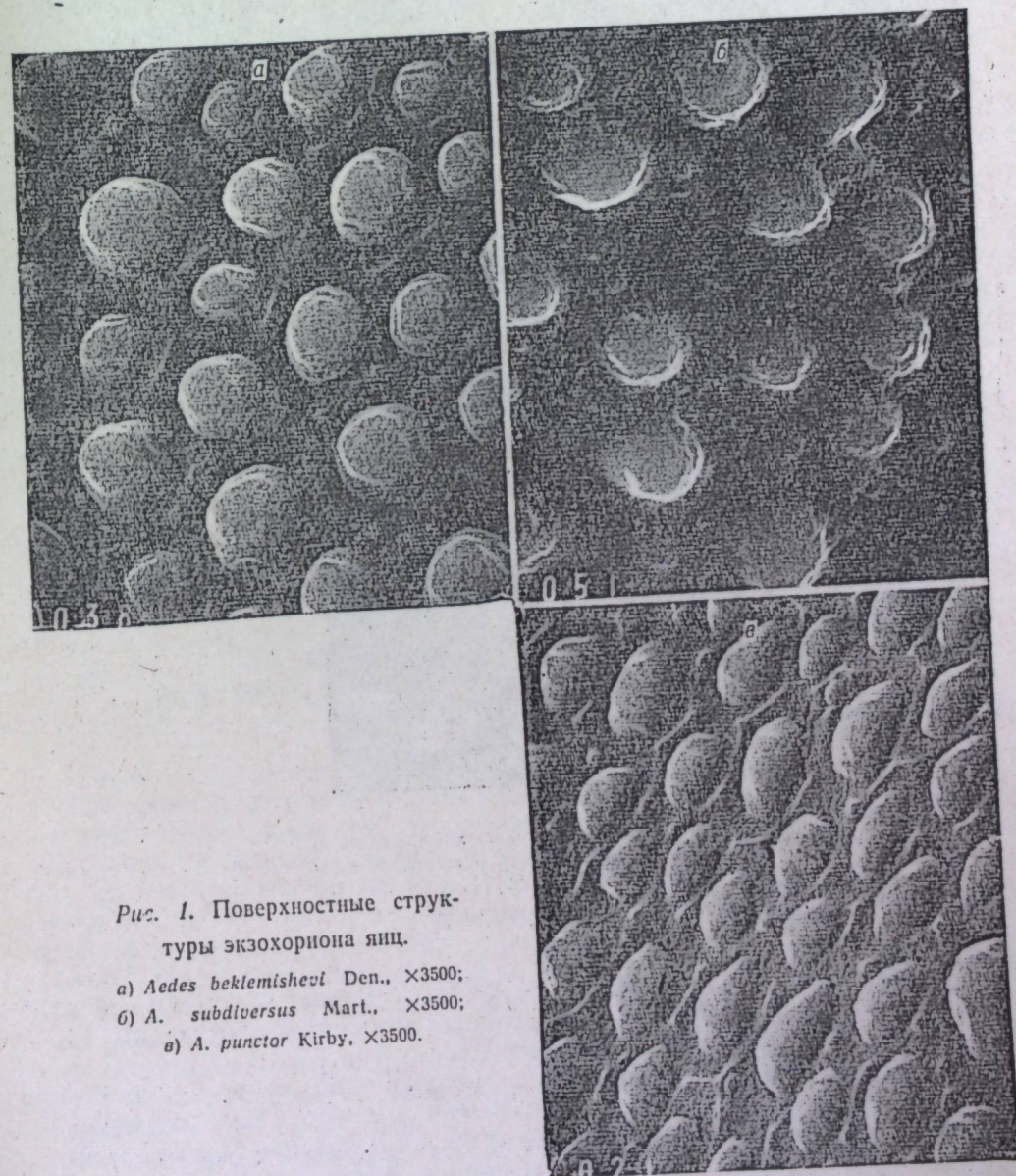


Рис. 1. Поверхностные структуры экзохориона яиц.

- а) *Aedes beklemishevi* Den., ×3500;
б) *A. subdiversus* Mart., ×3500;
в) *A. punctor* Kirby, ×3500.

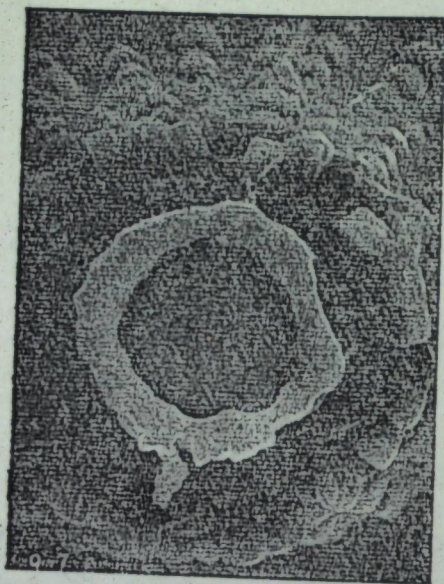


Рис. 2. Микропилярный аппарат яйца *A. vexans nipponii* Theob., ограниченный сплошным валиком. $\times 1700$.

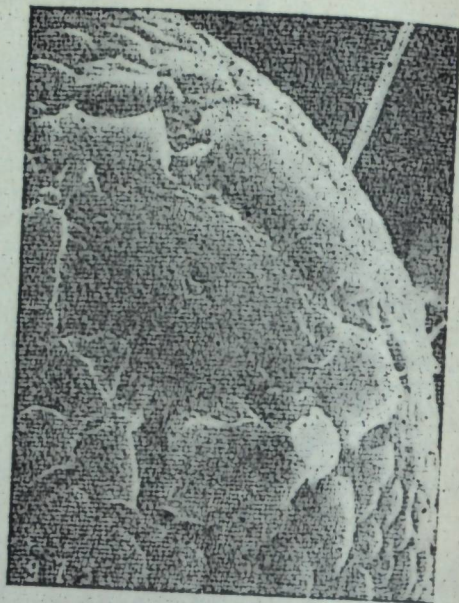


Рис. 3. Микропилярный аппарат яйца *A. excrucians* Walk. с прерывистым валиком. $\times 1700$.



Рис. 4. Микропилярный аппарат яйца *A. cinereus* Mg. в виде вершинной площадки. $\times 1700$.

У яиц *A. excrucians* валик микропилярной зоны сформирован вершинным рядом скульптурных образований хориона (рис. 3).

Таким образом, все семь видов кровососущих комаров рода *Aedes* имеют морфологические особенности хориона, позволяющие достаточно надежно диагностировать их видовую принадлежность.

Биологический институт
СО АН СССР,
СибНИИ химизации ВАСХНИЛ

Поступила в редакцию
25/V 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Barr A. Ralph, Barr Sylvia. 1969. The egg of *Wyeomyia smithii* (Coquillett) and a review of knowledge of the eggs of the Sabethini—*Mosquito News*, 29, N 2, 193—198.
2. Pratt Harry D., Kidwell Arthur S. 1969. Egge of mosquitoes found in *Aedes aegypti* oviposition traps.—*Mosquito News*, 29, N 4, 545—548.

L. P. Kukharchuk, V. V. Guliy

CHORION MICROSTRUCTURE OF EGGS OF MOSQUITOES FROM THE GENUS *Aedes* Mg. (DIPTERA, CULICIDAE)

Chorion microstructure of eggs of seven species mosquitoes from the genus *Aedes*: *A. excrucians* Walk., *A. beklemishevi* Den., *A. subdiversus* Mart., *A. punctor* Kirby, *A. diania* H. D. K., *A. vexans nipponii* Theob. and *A. cinereus* Mg. was examined with the help of scanning electron microscope.

It is showed the possibility to define a species belonging of mosquitoes from the genus *Aedes* by the character of micropillar area of egg chorion.

УДК 577.4+519.95

Б. Я. РЯБКО, Б. И. КУДРИН, Н. Н. ЗАВАЛИШИН,
А. И. КУДРИН

МОДЕЛЬ ФОРМИРОВАНИЯ СТАТИСТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗОВ

Свойства организмов и их систем суть результат эволюции, непрерывный фактор которой—конкуренция, сформировавшая не только частные видовые признаки, но и совершенные механизмы поддержания равновесия (гомеостаз), а также структуру биосистем. Совершенство этих систем привлекло внимание не только биологов. Упомянем аналогично животное—машина, используемую бионикой и послужившую одной из отправных точек кибернетики [1]. Давнюю историю имеют параллели между явлениями биологии и экономики. Риоха [2] (цит. по [3]) прослеживает тенденцию к сопоставлению экономики и биологии до Э. Дарвина. Недавно [4] были указаны многочисленные аналогии между экосистемой и техносистемой. Можно предположить, что существуют общие причины, обуславливающие формирование столь схожих структур.

При изучении больших систем биологии и техники оказался перспективным подход, опирающийся на анализ их статистической структуры, т. е. на исследование законов распределения каких-либо харак-

турных образований, диаметром 29—30 мк. Толщина валика 4—5 мк (рис. 2). Яйцо *A. subdiversus* характеризуется также непрерывным валиком диаметром 47—50 мк и толщиной 10—12 мк. Близки по рисунку скульптуры микропилярной области хориона яйца комаров *A. beklemishevi* и *A. diania*. Валик у обоих видов прерывистый, диаметром 57—58 мк, с толщиной стенки 10—11 мк. Различия между ними в том, что сегменты валика *A. beklemishevi* четко отделены от бугристой структуры оболочки бесструктурной зоной.

теристик элементов этих систем. Так, еще в начале века Раункьер [5] обнаружил, что распределение видов растений на пробных площадках следует некоторому правилу, названному им законом частоты.

Фишер, Корбет и Вильямс [6, 7] показали, что распределение видов по встречаемости в широком диапазоне значений хорошо аппроксимируется логарифмическим рядом. Однако, как справедливо указал Уотерсон [8], эти авторы применили логарифмический ряд лишь как удобный способ описания экспериментальных данных, не обосновав теоретически возможность его применения. Может быть, именно ввиду отсутствия обоснований появились попытки аппроксимировать экспериментальные данные другими законами распределения. Так, Престон [9] предложил для описания распределения видов по числу особей логнормальный закон. Он не проверял соответствие этого закона эмпирическим данным с помощью статистических критериев. Макартур [10] сконструировал ряд моделей, основанных на простых логических посылах, которые впоследствии широко цитировались и уточнялись [11]. И хотя Макартур [12] признал свой подход несовершенным, несомненно его заслуга в отказе от чисто описательного подхода. Коэн [3] применил модели Макартура к описанию распределений по мощности предприятий различных отраслей промышленности восточного побережья США. Б. И. Кудрин [13] использовал ряд Фишера для описания потока электрических машин, поступающих в ремонт на крупном предприятии. Уотерсон [8] рассматривал три математические модели биоценоза, в которых распределение видов по численности подчиняется логарифмическому ряду. Но эти модели основаны на упрощенных представлениях, например, предполагается, что вероятность появления нового вида не зависит от количества видов в биоценозе.

Подход, основанный на законах распределения, развивался также применительно к параметрам, измеряемым для каждой особи: весу, длине тела, энергопоток и т. п. Хатчинсон и Макартур [14] построили модель, выводящую распределение организмов по размеру из некоторых комбинаторных соображений. М. С. Гиляров [15] на крупных систематических категориях установил эмпирически связь между численностью и размерами объектов почвенной фауны. Л. Л. Численко [16] указал, что размерные группы населения пелагиали Мирового Океана не занимают шкалу размеров сплошь, а обнаруживают явственную дискретность. Н. Б. Андреев и соавт. [17] предприняли попытку на основе простых постулатов получить функции распределения численности видов по энергопоток.

В данной работе построена модель распределения видов по любому существенному параметру на основе предположений, имеющих биологический смысл.

ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ

Рассмотрим конкуренцию видов за некоторый ограниченный ресурс среды, называемый далее лимитирующим ресурсом. Пример такого ресурса — доступная энергия. Скажем, для растений это фотосинтетически активная радиация (ФАР), для животных — пища, для летающих животных — пища, в потреблении которой они получают преимущество перед нелетающими формами. Организмы используют лимитирующий ресурс, если есть параметр, соответствующий данному лимитирующему ресурсу, такой, что при его отсутствии использование ресурса невозможно. Назовем такой параметр существенным. Так, площадь фотосинтезирующей поверхности растений — существенный параметр, соответствующий лимитирующему ресурсу — ФАР.

Сформулируем содержательные биологические предпосылки, основанные на общепринятых представлениях о взаимоотношениях видов в

сообществе. Затем получим как следствие этих предпосылок закон распределения числа видов в биоценозе по существенному параметру.

Известна зависимость между напряженностью межвидовой конкуренции и эволюцией морфологических признаков. Путем сравнения симпатрических и аллопатрических видов показано [18], что морфологические признаки видов с перекрывающимися эконисшами подвержены дивергенции. Этот процесс наблюдался на разных систематических группах, широко известен [19—21] и получил название «смещения признаков».

Существование такого процесса позволяет предположить, что максимум напряженности конкуренции за лимитирующий ресурс между любой парой видов достигает своего минимума в стабильном биоценозе. Обоснование этого предположения состоит в том, что на участках, где напряженность конкуренции повышена, возрастает вероятность гибели или дивергенции видов, уменьшающая напряженность.

Предположим, что напряженность конкурентной борьбы за лимитирующий ресурс для пары экологически близких видов зависит лишь от отношения свойственных им значений существенного параметра и тем больше, чем меньше отношение отличается от единицы. Рассмотрим конкуренцию за ресурс, доступ к которому открывает длина крыла. Такой ресурс представляет пища, в использовании которой летающие формы имеют преимущество. Известно преобладание летающих форм в использовании падали и вообще любой диффузно размещенной пищи.

Из сделанного предположения следует, что напряженность конкуренции одинакова для пар видов с длиной крыла 40 и 44, 400 и 440 мм, но не одинакова для пар 40 и 44, 400 и 404 мм. В последнем случае конкуренция сильнее. В технике постоянство относительной разницы — признанная норма, вытекающая из компромисса между потерями от дискретного распределения изделий по параметру и прибылями от серийности.

Естественно также потребовать, чтобы модель работала в диапазоне, в котором роль существенного параметра не меняется. Так, обращаясь к примеру с длиной крыла, легко видеть невозможность существования птицы с крылом больше некоторого предельного размера. Из тех же соображений невозможно как угодно малое теплокровное летающее животное. Понятно, что ограничения сверху и снизу не проявляются резко, в виде четкого прерывания ряда размеров. При крайних значениях существенного параметра выполняются не все предположения модели: в частности, эконису ограничивает не столько конкуренция соседних видов, сколько критические условия среды. Указанное явление будем называть краевым эффектом.

Таким образом, приходим к простой математической задаче: дан интервал (a, b) , $a > 0$, на котором размещены n точек x_1, \dots, x_n , $x_i \leq x_{i+1}$. Определена функция $k(\alpha, \beta)$, $\alpha \leq \beta$, характеризующая силу конкурентной борьбы, такая, что $k(\alpha, \beta) = f(\beta/\alpha)$, $f(\beta/\alpha)$ — строго убывающая функция. Точки размещены так, что $\max_{i=1, \dots, n-1; i+k \leq n} f(x_{i+k}/x_i)$ минимален. Ясно, что максимум $f(x_{i+k}/x_i)$ достигается при $k=1$. Определим $\varphi(\alpha) = f(e^\alpha)$; отметим, что $f(x_{i+1}/x_i) = \varphi(\ln(x_{i+1}/x_i))$. Далее, $\min(\ln x_{i+1}) - \ln x_i \leq (\ln b - \ln a)/(n-1) = \tau$ для $i=1, \dots, n-1$, и равенство достигается при $\ln x_i = \ln a + (i-1)\tau$. Отсюда $\max f(x_{i+1}/x_i)$ минимален при $x_i = ag^{i-1}$, где $g = (b/a)^{1/(n-1)}$. Количество точек в интервале $(y, y+\Delta y)$ обозначим $\nu(y)\Delta y$. Тогда при $\Delta y \rightarrow 0$ $\nu(y) = (\ln(y+\Delta y) - \ln y)/\tau \rightarrow c/y$, где c — константа.

Приведем несколько простых свойств величины $\nu(y)$, которые нам понадобятся в дальнейшем.

1. Пусть на интервале (a, b) размещены x_1, \dots, x_n и y_1, \dots, y_m так, что $\nu(x) \approx c_1/x$, $\nu(y) \approx c_2/y$. Рассмотрим множество точек z_1, \dots, z_{n+m} ,

содержащее все точки x_1, \dots, x_n и y_1, \dots, y_m . Тогда $v(z) \approx (c_1 + c_2)/z = c/z$.

2. Если заданы интервалы (a, b) и (c, d) , на первом из которых размещены точки x_1, \dots, x_n на втором точки y_1, \dots, y_m , причем $y_i = px^q$, $c = pa^q$, $d = pb^q$ и $v(x) = c/x$, то $v(y) = c|q|/y = c_1/y$.

ПРОВЕРКА МОДЕЛИ

Итак, мы установили, что распределение видов по существенному параметру при сделанных выше предположениях имеет вид гиперболы. Для проверки модели взяли разнообразный материал и оценили соответствие наблюдаемого и теоретического распределений критерием согласия χ^2 .

Покажем схему обработки материала на примере распределения видов птиц по длине крыла. Данные представляют собой результаты абсолютного учета птиц в северной тайге Приобья, в кедровом старолесье (окрестности с. Полноват Березовского района Тюменской обл.) в первой половине лета. По списку обнаруженных видов был составлен ряд средней длины крыла по определителю [22]. Все длины уложились в диапазон 50—582 мм (см. строку 1 таблицы), который был разбит на классы, так что границы классов образовали геометрическую прогрессию с шагом h , что эквивалентно переходу к логарифмической шкале. Это сделано для того, чтобы теоретическая частота попадания в каждый класс была одинакова. Выбор шага определялся тем, что теоретическая частота при проверке по χ^2 -критерию ограничена снизу. Принималось во внимание удобство вычислений. В рассматриваемом примере шаг h равен 1,5. Полученные частоты: 13 в первом классе (диапазон класса 50—75 мм), 11 во втором (75—112,5) и т. д. Выделены те классы, которые не использовались при вычислении χ^2 -критерия, так как в крайних классах сказывается влияние краевого эффекта, объясняемого выше. В последних двух колонках таблицы приведены вычисленное и критическое (0,05) значения χ^2 -критерия.

Отметим два важных момента: во-первых, не все виды птиц конкурируют между собой, например ночные и дневные птицы. Но первое свойство величины $v(x)$ позволяет рассматривать их совместно. Во-вторых в качестве существенного параметра, связанного с полетом птиц, можно было взять не длину крыла, а скажем, его площадь или вес птицы. Однако в соответствии со вторым свойством величины $v(x)$ гиперболический закон распределения сохраняет свой вид для каждого существенного параметра, связанного с данным степенной зависимостью, т. е. для группы параметров, связанных аллометрическим законом. Строка 2 таблицы иллюстрирует это утверждение: там приведено распределение тех же птиц по весу.

В строке 3 таблицы дано распределение видов того же биоценоза по абсолютной плотности заселения. Покажем, что численность также распределена по гиперболическому закону. Действительно, численность особей определенного вида в биоценозе обратно пропорциональна квадрату длины тела (l^2), т. е. величине поверхности, через которую происходит энергообмен. Воспользовавшись вторым свойством $v(x)$, получаем требуемый результат.

В строке 4 приводится распределение видов млекопитающих, обитающих на территории Репетекского заповедника в Туркмении, по длине тела. Размеры тела взяты из [23].

В строке 5 показано распределение видов птиц по численности, взятое из [7, табл. 24]. В этом случае и трех последующих при расчетах использовался первый класс, поскольку в этих примерах нижняя граница не может быть меньше единицы и, следовательно, краевой эффект не проявляется.

Для того чтобы показать границы применимости теории, изложенной ранее, в строке 6 приводится распределение видов чешуекрылых, пойманных в светловушку на Ротамстедской станции в 1935 г., заимствованное из [7, табл. 8]. Высокое значение χ^2 показывает, что это распределение нельзя считать гиперболическим. Это закономерно, так как нарушены условия применимости модели: взяты не все непосредственно конкурирующие виды (эконии некоторых видов перепончатокрылых, мух и жуков пересекаются с эконишами чешуекрылых); светловушка дает распределение, отличающееся от реального, т. е. насекомые попадают в нее с разной вероятностью.

Не останавливаясь подробно на анализе техносистем, укажем только, что выводы работы [4] позволяют перенести результаты модели и на эти системы. В последних строках таблицы приведены три примера: распределение численности высоковольтных питающих кабелей крупного предприятия по типоразмерам, распределение сопротивлений телевизора «Электрон-703» по численности и номиналу.

Результаты статистической проверки модели показывают хорошее соответствие наблюдаемых и теоретических распределений в биоценозах и техносистемах.

ВЫВОДЫ

Предложена модель, из которой следует, что плотность $v(x) \approx c/x$ для всего диапазона изменений существенного параметра. Это дает возможность экстраполировать закон распределения на неизвестные участки существенного параметра (за исключением крайних значений), т. е., зная распределение на части диапазона, можно предсказать количество видов на других его участках.

Если существует несколько существенных параметров по одному лимитирующему ресурсу, то они связаны между собой аллометрическим соотношением: $y = px^q$.

Как было установлено, количество видов с длиной тела особей порядка l пропорционально $1/l$. Выше было показано, что для широкого множества видов численность вида пропорциональна $1/l^2$. Отсюда нетрудно получить, что количество организмов (но не видов) размером l пропорционально $1/l^3$. Этот результат подтверждается данными М. С. Ги-

Исходные данные и результаты проверки модели

№	Единица измерения	Нижняя граница	Верхняя граница	Шаг прогрессии	Частоты в классах (логарифмическая шкала)									χ^2	$\chi^2_{0,05}$	
					1	2	3	4	5	6	7	8	9			10
1	мм	50	582	1,5	13	11	8	7	6	5	4	3	2	1	1,8	7,8
2	г	4	1024	2	1	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6,5	11,1
3	шт./км ²	4 ⁻³	1024	4	1	2	16	11	10	10	10	10	10	10	2,1	7,8
4	мм	50	3200	2	2	8	3	7	4	3	2	1	1	3,1	7,8	
5	шт.	1	4096	2	19	14	15	11	20	11	14	9	2	9,4	16,9	
6	шт.	1	2048	2	37	36	40	25	23	18	10	6	2	46,2	14,1	
7	шт.	1	16	2	60	86	68	39	12	3	1	1	1	5,0	6,0	
8	шт.	1	64	2	24	22	28	12	3	1	1	1	1	6,5	7,8	
9	Ом	1	413	4	1	2	10	9	14	12	11	9	5	4,9	14,1	

лярова: «Величина произведения общего числа организмов данных размеров на их линейные размеры, возведенные в куб, колеблется в небольших пределах» [15].

Подход, основанный на исследовании распределения элементов в больших системах, обычно исходит из предположения, что вид распределения есть следствие простых причин, определяющих структуру сообщества. Обнаружение общности между структурой био- и техносистем весьма облегчило задачу построения модели.

В заключение авторы считают своим долгом поблагодарить Ю. С. Равкина (Биологический институт СО АН СССР), А. Ю. Целларнуса (Репетекский заповедник) за любезно предоставленные материалы и Ю. А. Песенко (Зоологический институт АН СССР) за помощь в работе.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск
Государственный институт
по проектированию металлургических заводов,
Москва
Институт леса и древесины СО АН СССР,
Новосибирск
Сибирский филиал
Всесоюзного института растениеводства,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/V 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Винер Н. 1968. Кибернетика. М., «Советское радио».
2. Rioja. 1958. Algunos conceptos de interes para el sociologo y el economista.— In: Cuadernos del seminario de problemas scientificos y filosoficos. Ser. 2, n. 7. Ciudad Universitaria, Mexico.
3. Cohen J. E. 1966. A model of simple competition. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press.
4. Кудрин Б. И. 1976. Применение понятий биологии для описания и прогнозирования больших систем, формирующихся технологически.— В кн.: Электрификация металлургических предприятий Сибири. Вып. 3. Томск, изд. Томского ун-та, с. 171—203.
5. Macintosh R. P. 1962. Raunkiaer's "Law of frequency".— Ecology, 43, 533—535.
6. Fisher R. A., Corbett A. S., Williams C. B. 1943. The relation between the number of individuals in a random sample of an animal population.— J. Anim. Ecol., 12, 42—58.
7. Williams C. B. 1964. Patterns in the balance of nature.— Acad. Press. London, N. Y.
8. Watterson G. A. 1974. Models for the logarithmic species abundance distributions.— Theoretical population biology, 6, 217—250.
9. Preston F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. Part 1.— Ecology, 43, 185—215, 410—432.
10. MacArthur R. W. 1957. On the relative abundance of bird species.— Proc. Nat. Acad. Sci., 43, 293—295.
11. Pielou E. C., Arnasson A. N. 1966. Correction to one of MacArthur's species-abundance formulas.— Science, 151, 370—374.
12. MacArthur R. W. 1966. Note on Mr's Pielou comments.— Ecology, 47, 1074.
13. Кудрин Б. И. 1974. Распределение электрических машин по повторяемости как некоторая закономерность.— В сб.: Электрификация металлургических предприятий Сибири. Вып. 2. Томск, изд. Томского ун-та, с. 31—39.
14. Hutchinson G. E., MacArthur R. H. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals.— "Am. Nat.", 94, 117—125.
15. Гиляров М. С. 1944. Соотношение размеров и численности почвенных животных.— Докл. АН СССР, 43, 283—285.
16. Численко Л. Л. 1967. О существовании размерной структуры населения пелагиали Мирового океана.— Докл. АН СССР, 175, 1151—1156.
17. Андреев Н. Б., Бакиров Т. С., Завалишин Н. Н., Ефимов В. М. 1972. Распределение организмов стабильного биоценоза по величинам потока энергии.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 6—8.
18. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М., «Мир».
19. Воронцов Н. Н. 1968. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов.— В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, «Наука», с. 202—207.
20. Уильямсон М. 1975. Анализ биологических популяций. М., «Мир».

21. Дажо Р. 1975. Основы экологии. М., «Прогресс».
22. Гладков Н. А., Дементьев Г. П., Птушенко Е. С., Судилова А. М. 1964. Определитель птиц СССР. М., «Высшая школа».
23. Громов И. М., Гуреев А. А., Соколов И. И., Стрелков П. П., Чанской К. К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. I, II. М.—Л., Изд-во АН СССР.

В. Ya. Ryabko, B. I. Kudrin, N. N. Zavalishin,
A. I. Kudrin

A MODEL OF FORMING OF THE STATISTICAL STRUCTURE OF ECOSYSTEMS

The mathematical model shows that the number of species is proportion to $1/X$ with the value of parameter X (such as length of body, weight or number) in the ecosystem. The model is based on the hypothesis that strength of competition between two ecologically close species depends only on ratio of the values of the parameters of species. The conclusion suits also for technical sistem. The model has been examined on various experimental data

УДК 532.13 : 532.5

М. Л. КОБЕЦ

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СЛИЗИСТОГО ВЕЩЕСТВА КОЖИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ

Открытие эффекта снижения гидродинамического сопротивления полимерными добавками [1] привело к широкому поиску водорастворимых высокополимеров, обладающих этим эффектом, как среди синтетических соединений, так и среди природных веществ. Можно было ожидать, что гидродинамической эффективностью обладают биополимеры слизистого покрытия кожи рыб, возможно, выработанные природой для снижения сопротивления при движении в воде.

Действительно, исследования растворов слизистого вещества кожи речных и морских видов рыб в установке с коаксиальными цилиндрами [2, 3] и с помощью реометра [4] показали, что добавки этих биополимеров значительно снижают сопротивление трения (до 65%), причем в растворах слизи быстроходных видов рыб гидродинамическая эффективность выше.

Известно, что эффект снижения гидродинамического сопротивления в значительной степени определяется структурой макромолекул и, следовательно, их химическим составом. В связи с этим в настоящей работе был исследован химический состав слизистого вещества кожи некоторых видов рыб, обладающих разными скоростями плавания.

Ранее нами было проведено предварительное изучение слизи щуки и налима [5], а также тунца [6]. В настоящей работе на основании литературных данных о порядке уменьшения скоростей плавания были выбраны следующие виды рыб: щука — *Esox lucius* L., судак — *Lucioperca lucioperca* (L.), лещ — *Abramis brama* (L.), язь — *Lanciscus idus* (L.), стерлядь — *Acipenser rethenus* L., налим — *Lota lota* (L.). Из морских рыб детально исследовалась слизь одного из самых быстроходных пловцов Мирового океана — тунца — *Neothunnus albacore* (L.).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Слизь собирали путем осторожного соскабливания с живых рыб, затем для удаления чешуи и случайных примесей ее центрифугировали 20 мин при 5000 g и лиофильно высушивали. Исключенные составляла слизь тунцов, которую фильтровали через не-

сколько слоев марли, обессоливали диализом, осаждали этиловым спиртом, после чего высушивали в вакуум-эксикаторе при комнатной температуре.

Белок определяли по Лоури [7], его аминокислотный состав — методом бумажной хроматографии [8]. Анализ нейтральных моносахаридов (гексоз) проводили с помощью фенольного метода [9].

Количественное определение глюкозамина и галактозамина проводили хроматографированием гидролизата слизи (гидролиз 4 н. HCl при 100° в течение 6 ч) на колонке со смолой КУ-2×8 [10]. Для удаления нейтральных сахаров после нанесения гидролизата применяли элюцию водой [11] и полученные фракции анализировали на гексозы по методу Дише [12], который дает возможность по характерной окраске качественно определять наличие гексозы. Аминосахара элюировали 0,3 н. HCl и анализировали по методу Рондла и Моргана [13].

Фукозу определяли с L-цистеином и серной кислотой [14], сialовые кислоты — с тиобарбитуровой кислотой [15], общее количество нуклеиновых кислот — по методу Спирина [16].

Фракционный состав слизи рыб изучали аналитической гель-фильтрацией на колонках (0,7×60 см) с сефадексом G-100 со снятием выходных кривых по нескольким компонентам, входящим в состав гликопротеинов [17]. Фракции элюировали 0,1 н. NaCl со скоростью 50 мл/ч и анализировали на белок [7], гексозы [9], сialовые [18] и нуклеиновые [16] кислоты. Молекулярный вес полученных фракций оценивали по формуле для сефадекса G-100 [19]: $M = 5,941 - 0,847 V_e/V_o$, где M — молекулярный вес; V_e — объем выхода данной фракции; V_o — свободный объем колонки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования химического состава слизи рыб, собранной в весенний период, приведены в табл. 1, где виды рыб расположены в порядке уменьшения скоростей их плавания. Как можно видеть, белок — основной компонент гликопротеинов слизистого секрета, причем его количество изменяется в зависимости от скорости плавания. Максимальное количество белка обнаружено в слизи быстроходных тунца и щуки (68,4 и 76,8%) и минимальное — в слизи тихоходного налима (36,1%). Такая же закономерность наблюдается для некоторых видов морских рыб [20].

Результаты определения аминокислотного состава белков быстроходных тунца и щуки и тихоходного налима приведены в табл. 2. В слизи этих видов рыб обнаружены все обычные аминокислоты за исключением аспарагина, глутамина и триптофана, поскольку их определение в кислом растворе из-за присутствия углеводов представляет серьезную трудность [21]. Анализ данных аминокислотного состава позволяет отметить для белков слизи всех видов рыб характерную особенность, не наблюдаемую для гликопротеинов и первого и второго типов (классификация Деревицкой [22]). Отношение суммы/основных аминокислот (лизин, аргинин, гистидин) к сумме кислых (аспарагиновая и глутаминовая кислоты) всегда больше единицы, причем у быстроплавающей рыбы оно больше, чем у тихоходной (щука — 2,8, налим — 1,4). Близкие результаты получены для ряда рыб Японского [23] и Черного морей [24].

Из остальных аминокислот в белках слизи рыб содержится мало ароматических аминокислот и аминокислот, содержащих серу, что характерно для всех эпителиальных слизистых секретов. В белке слизи всех видов рыб основную часть составляют полярные аминокислоты, что, согласно представлениям о принципе самоорганизации белковых цепей [25], может обуславливать высокую гидрофильность и вытянутую конформацию белковых молекул в растворе. Это соответствует современным представлениям о структуре гликопротеинов [26], где стержнем макромолекулы служат длинные белковые цепи с большим молекулярным весом.

Количество гексоз в слизи рыб невелико и уменьшается в ряду щука, судак, лещ, язь, причем, как показал качественный анализ, основным моносахаридом является глюкоза. Слизь тихоходного налима состав-

ляет исключение по количеству гексоз — 32,9%. В литературе отмечено повышенное содержание нейтральных сахаров в слизи рыб, заведомо не обладающих большими скоростями плавания: камбалы (13,8%), ската (14,4%), рыбы-ведьмы (22,5%) [27—29].

Количество фукозы в слизи изученных видов рыб составляет 2,9—9,3%, что хорошо согласуется с ее количеством в слизистых секретах организма животных.

В состав углеводной части гликопротеинов связи тунца входят в основном сialовые кислоты — 26,1% (гексоз 1,3%, в основном это галактоза). В слизи быстроплавающей щуки сialовых кислот значительно больше, чем в слизи более тихоходных судака (2,9%) и леща (2,3%). Повышенное количество сialовых кислот в слизи быстроходных рыб может иметь принципиальное значение, так как известно, что сialовые кислоты значительно влияют на тонкую структуру гликопротеинов [26] и тем самым, возможно, на способность снижать гидродинамическое сопротивление.

Гексозамины (глюкозамин и галактозамин) представляют универсальную часть углеводных групп всех гликопротеинов, в том числе и гликопротеинов слизи рыб. Из табл. 1 видно, что общая сумма аминосакхаров уменьшается в ряду тунец, щука, судак, лещ в соответствии с уменьшением скорости плавания этих рыб (9,1—0,9%). В слизи быстроходных рыб (тунец, щука, судак) из аминосакхаров преобладает галактозамин, причем его количество уменьшается с уменьшением скорости плавания рыб. В слизи более тихоходного по сравнению с ними леща количество обоих аминосакхаров одинаково.

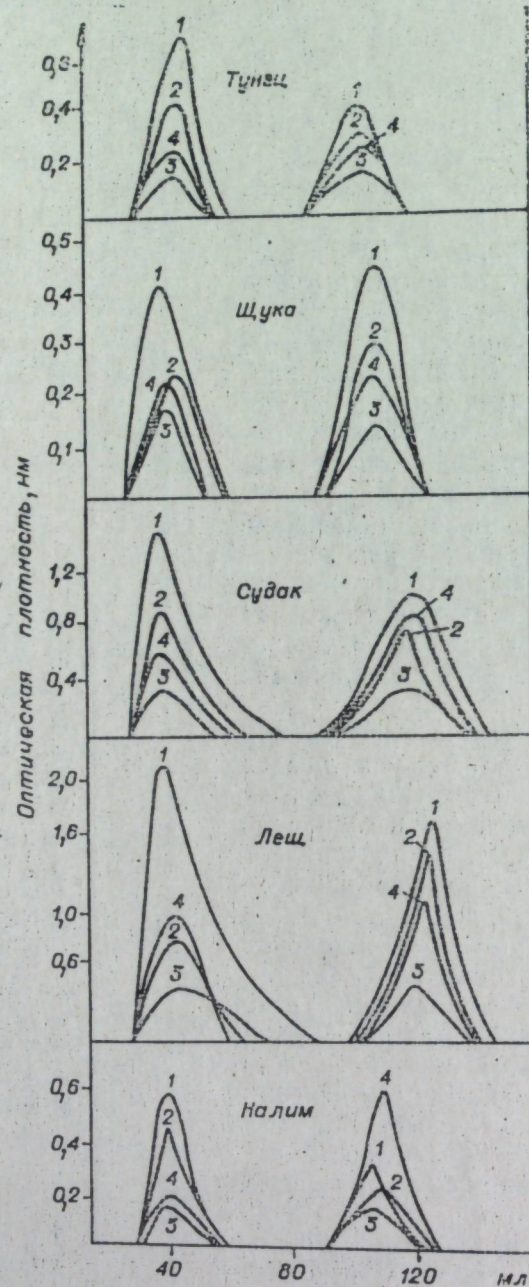
Известно, что нуклеиновые кислоты не входят в состав слизистых секретов, однако в связи с особенностями секреции слизи на поверхность тела рыб [30] можно было ожидать, что их некоторое количество содержится в составе слизи. Анализ общего количества нуклеиновых кислот показал, что их содержание в слизи рыб колеблется от 1,6 до 4,7%, причем в слизи налима и щуки ДНК в 10 раз меньше, чем РНК [5].

Изучение фракционного состава слизи тунца, щуки, судака, леща и налима показало, что она полидисперсна (см. рисунок) и состоит из двух фракций, которые содержат те же компоненты, что и нативная

Химический состав слизи рыб, %

Вид	Белок	Гексозы	Фукоза	Глюкозамин	Галактозамин	Глюкозамин: галактозамин	Сумма глюкозамина и галактозамина	Сialовые кислоты	Нуклеиновые кислоты
Тунец	68,4±0,2	1,3±0,4	2,9±0,5	0,3	8,8	1:28,4	9,1	26,1±0,9	1,6±0,4
Щука	76,8±8,3	7,3±0,8	7,3±1,1	1,2	4,0	1:3,5	5,2	7,0±1,1	4,7±0,5
Судак	58,1±3,4	6,8±0,5	9,3±0,5	0,4	1,8	1:4,7	2,2	2,9±0,5	3,0±0,8
Лещ	55,3±4,1	4,5±0,4	4,4±0,3	0,5	0,4	1:0,9	0,9	2,3±0,1	3,9±0,8
Язь	55,6±2,2	3,7±0,3	—	—	—	—	—	—	2,2±0,7
Налим	36,1±1,6	32,9±2,3	—	—	—	—	—	—	3,9±0,5

Примечание. Знак (—) означает, что анализ не проводился.



Гель-фильтрация слизи рыб на сефадексе G-100.

Колонка 0,7×60 см, элюция 0,1 н. раствором NaCl, скорость 50 мл/ч. 1 — белок, 2 — гексозы, 3 — сиаловые кислоты, 4 — нуклеиновые кислоты.

Таблица 2
Аминокислотный состав белков слизи рыб, %

Аминокислота	Тунец	Щука	Налим
Цистин	1,67±0,05	0,57±0,05	0,40±0,04
Лизин	8,67±0,18	11,40±0,25	4,79±0,19
Гистидин	6,83±0,11	8,70±0,26	2,36±0,25
Аргинин	7,70±0,37	3,86±0,15	3,70±0,02
Аспарагиновая кислота	6,90±0,25	3,96±0,12	5,14±0,02
Серин	3,18±0,15	3,77±0,56	1,96±0,09
Глицин	3,90±0,47	5,20±0,34	2,06±0,13
Глутаминовая кислота	5,05±0,54	4,70±0,22	2,41±0,09
Треонин	6,67±0,56	5,15±0,09	2,07±0,13
Аланин	1,48±0,07	1,04±0,13	1,88±0,11
Пролин	4,90±0,19	4,70±0,19	5,83±0,17
Тирозин	2,31±0,12	2,31±0,15	1,69±0,18
Метионин	—	1,51±0,15	0,62±0,07
Валин	1,71±0,06	1,15±0,16	0,60±0,05
Фенилаланин	2,34±0,09	2,92±0,31	1,15±0,07
Лейцин + изолейцин	5,12±0,24	2,44±0,25	2,08±0,20
Сумма аминокислот	68,43±0,22	63,38±0,21	38,74±0,11
Сумма основных аминокислот (А)	34,0	37,8	27,0
Сумма кислых аминокислот (Б)	17,5	13,7	19,4
А/Б	1,9	2,8	1,4

слизь, однако их распределение характерно для каждого вида (табл. 3).

В слизи тунца и щуки белок и гексозы распределились поровну в первой и во второй фракциях. В слизи остальных видов рыб основная часть белка находится в высокополимерной первой фракции (63—82%), а распределение гексоз характерно для каждого вида. В слизи налима нейтральные сахара содержатся в основном в первой фракции (80%).

Сиаловые кислоты распределены равномерно во фракциях слизи всех видов рыб. Нуклеиновые кислоты представлены главным образом низкополимерной фракцией, так как их основная часть элюируется во втором пике (65—94%).

По данным гель-фильтрации был рассчитан молекулярный вес полученных фракций. Гликопротеины первой фракции слизи всех видов рыб не проникают в поры молекулярного сита сефадекса G-100 и имеют молекулярный вес более $1,3 \cdot 10^5$. Вторая фракция слизи тунца и налима имеет молекулярный вес 5500. Молекулярный вес слизи щуки, судака

Таблица 3

Химический состав фракций слизи рыб, %

Вид	Белок		Гексозы		Сиаловые кислоты		Нуклеиновые кислоты	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Тунец	47	53	53	47	49	51	16	84
Щука	41	59	45	55	54	46	22	77
Судак	78	22	56	44	44	56	24	76
Стерлядь	75	25	71	29	—	—	—	—
Лещ	82	18	32	68	44	56	35	65
Язь	71	29	61	39	—	—	—	—
Налим	63	37	80	20	45	55	30	70

Примечание. Знак (—) означает, что анализ не проводился.

и леща значительно меньше (3900, 2500, 1800). Однако, поскольку эти величины рассчитаны по известной формуле для сефадекса G-100 [19], при выводе которой сделано допущение о глобулярной структуре фильтруемых белков, то для наших фракций гликопротеинов она дает только качественные значения.

Автор приносит глубокую благодарность Р. И. Салганику, В. И. Рыковой и Л. П. Солоненко за внимание к работе и полезные обсуждения.

Институт теплофизики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/ХІ 1976

ЛИТЕРАТУРА

1. Toms B. A. 1949. Some observations on the flow of linear polymer solutions through straight tubes of large Reynolds number.—Proc. 1 st. Intern. Congr. Rheol, part 2, 135—141.
2. Кобец Г. Ф., Завьялова В. С., Комарова М. Л. 1969. Влияние слизи рыб на турбулентное трение.—Бионика, 3, 80—84.
3. Кобец М. Л., Кобец Г. Ф. 1976. Биополимеры, снижающие гидродинамическое сопротивление.—В кн.: Исследования по управлению пограничным слоем. (Сб. статей Института теплофизики СО АН СССР). Новосибирск, с. 71—85.
4. Rosen M. W., Cornford N. E. 1971. Fluid friction of fish slimes.—Nature, 234, 49—51.
5. Комарова М. Л. 1969. О химическом составе слизи щуки и налима.—Бионика, 3, 84—90.
6. Кобец Г. Ф., Комарова М. Л. 1971. Роль особенностей внешнего строения в гидродинамике скоростных рыб.—Бионика, 5, 101—108.
7. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. I. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent.—J. Biol. Chem., 193, 265—275.
8. Трофимова О. С., Солоненко Л. П. 1967. Количественное определение содержания аминокислот с помощью бумажной хроматографии. Новосибирск.
9. Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers R. A., Smith E. 1965. Colorimetric method for determination of sugars and related substances.—Anal. Chem., 28, 350—356.
10. Gardell S. 1953. Separation glucosamine and galactosamine on Dowex-50 and their quantitative estimation.—Acta Chem. Scand., 7, 207—215.
11. Boas N. E. 1953. Method for the determination of hexosamines in tissues.—J. Biol. Chem., 204, 553—563.
12. Dische Z., Shettles L. B., Osnos M. 1949. New specific micromethods for their determination.—Arch. Biochem., 22, 169—184.
13. Rondle C. M. J., Morgan W. T. J. 1958. Determination of glucosamine and galactosamine.—Biochem. J., 61, 586—590.
14. Dische Z., Shettles L. B. 1948. A specific reaction for methylpentoses and a spectrophotometric micromethod for their determination.—J. Biol. Chem., 175, 595—605.
15. Aminoff D. 1961. Methods for the quantitative estimation of N-acetylneuraminic acid and their application hydrolyses of sialomucoids.—Biochem. J., 81, 384—392.
16. Спириин А. С. 1958. Спектрофотометрическое определение нуклеиновых кислот.—Биохимия, 23, 656—658.
17. Деревицкая В. А. 1973. О структуре группоспецифических веществ крови.—Усп. биол. химии, 14, 202—226.
18. Svennerholm L. 1957. Quantitative estimation of sialic acids. II. A colorimetric resorcinol—hydrochloric method.—BBA, 24, 604—608.
19. Детерман Г. 1970. Гель-хроматография. М., «Мир».
20. Ускова Е. Т., Чайковская А. В., Устимович Д. А., Давиденко С. И. 1970. О химическом составе слизистого вещества некоторых видов черноморских рыб.—Гидробиол., ж., 6, 91—96.
21. Готтшалк А. 1969. Гликопротеины, т. I. М., «Мир».
22. Деревицкая В. А. 1967. Химия гликопротеинов. Усп. биол. химии, 8, 168—193.
23. Eno moto N., Izumi T., Tomiyasu I. 1961. Studies on the external mucous substance of fishes. IV. Amino acid composition of the protein of the external mucous substance from some fishes.—Bull. of the Jap. Soc. of Sci. Fish., 27, 606—609.
24. Ускова Е. Т., Чайковская А. В. 1975. Аминокислотный состав различных по эффективности снижения гидродинамического сопротивления слизистых веществ кожи черноморских рыб.—Бионика, 9, 93.
25. Птицын О. Б. 1970. Физические принципы самоорганизации белковых цепей.—Усп. совр. биол., 69, 26—48.

26. Sharon N. 1974. Glycoproteins.—Sci. Amer., 230, 78—86.
27. Wessler E., Werner I. 1957. Chemical composition of some mucus substances of fish.—Acta Chem. Scand., 11, 1240—1247.
28. Fletcher T. C., Grant P. T. 1968. Glycoproteins in the external mucous secretions of the Plaice, *Pleuronectes platessa* and other fishes.—Biochem. J., 106, 12.
29. Lehtonen A., Kärköinen I., Haanti E. 1966. Carbohydrate components in the epithelial mucin of Hagfish, *Myxine glutinosa*.—Acta Chem. Scand., 20, 1456—1462.
30. Коваль А. П., Калюжная Т. А. 1975. Особенности поступления слизистого вещества на поверхность тела рыб.—Бионика, 9, 86—89.

M. L. Kobets

STUDIES ON THE CHEMICAL COMPOSITION OF THE EXTERNAL MUCOUS SUBSTANCE OF SOME RIVER FISHES

Chemical composition of the external mucous secretion of some river fishes and sea fish—tuna offering different swimming speeds has been studied. The external mucous secretion was shown to be typical of the class of glycoproteins involving protein as a predominant component. The main constituents of carbohydrate moieties were found to be hexoses, fucose, hexosamines and sialic acid.

It was indicated that mucous substances of fishes with higher swimming speeds contained rather more protein, the total sum of hexosamines, galactosamine and sialic acids. Whereby gel—filtration through sephadex G-100 glycoproteins of the external mucous substances was shown to consist of the high molecular component with molecular weight more $1,3 \cdot 10^5$ and fraction with low molecular weight.

УДК 616.006 — 612.018 — 577.15

Т. И. МЕРКУЛОВА, Т. М. МОРОЗОВА

РЕЦЕПЦИЯ ЭСТРАДИОЛА И ИНДУКЦИЯ ФЕРМЕНТОВ В ЭСТРОГЕНЗАВИСИМЫХ И ЭСТРОГЕННЕЗАВИСИМЫХ ОПУХОЛЯХ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ КРЫС

Известно, что эстрадиол после связывания со специфическими рецепторами в клетках тканей-мишеней индуцирует в них синтез ряда ферментов гликолиза и пентозфосфатного цикла [1]. Представляется вероятным, что индукция этих ферментов в опухолях молочных желез (ОМЖ) под действием эстрадиола может быть более чувствительным и надежным показателем гормонзависимости этих опухолей, чем рекомендуемое рядом авторов [2, 3] измерение содержания рецепторов эстрадиола в них.

В данной работе параллельно с определением содержания рецепторов эстрадиола в эстрогензависимых и эстрогеннезависимых индуцированных 9,10-диметил-1,2-бензантраценом (ДМБА) ОМЖ крыс лированных Спрэг—Доули изучалось влияние эстрадиола на активность ферментов гликолиза—гексокиназы (К. Ф. 2.7.1.1) и пируваткиназы (К. Ф. 2.7.1.40), а также фермента пентозного цикла—глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (К. Ф. 1.1.1.49).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для индукции ОМЖ самкам крыс в возрасте 55 дней вводили ДМБА по 5 мг через зонд в желудок; инъекции проводили 5 раз в течение 5 недель. Полученные опухоли оценивали как эстрогензависимые, если они регрессировали после овариэктомии и во-

зобновляли рост под действием эстрадиола. На рисунке приведены примеры роста опухолей двух типов, из которых ОМЖ № 7 является эстрогензависимой, а ОМЖ № 13 — эстрогенезависимой. Для изучения действия овариэктомии и введения эстрадиола на активность ферментов в ОМЖ вырезали образцы одних и тех же опухолей у интактных, овариэктомированных и овариэктомированных с еженедельными инъекциями эстрадиол/бензоата (40 мкг/животное) самок. Активность ферментов определяли спектрофотометрически по изменению поглощения при 340 нм в трех образцах одной и той же опухоли одновременно.

Содержание рецепторов устанавливали в ОМЖ, взятых у интактных животных, определяя специфическое связывание H^3 -эстрадиола как разницу между общим и неспецифическим связыванием его (при 1000-кратном избытке немеченого эстрадиола). Свободный H^3 -эстрадиол удаляли адсорбцией на угле. Измерения вели в условиях максимального насыщения рецепторов H^3 -эстрадиолом. Содержание белка определяли по методу Лоури [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

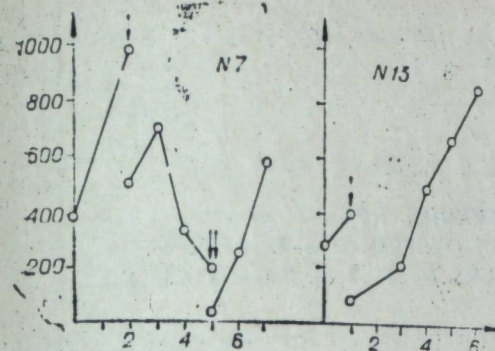
Введение эстрадиола овариэктомированным крысам линии Спрэг — Доули приводило к увеличению активности гексокиназы, пируваткиназы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы только в гормонзависимых опухолях (№ 2, 5, 7): активность гексокиназы возрастала в 1,7—2,5 раза, пируваткиназы — в 1,5—2,5 и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы — в 1,4—3 раза. Приведенные в таблице данные о снижении активности гексокиназы, пируваткиназы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в эстрогензависимой ОМЖ № 2 после овариэктомии также свидетельствуют об активизирующем влиянии эстрадиола на эти ферменты. В то же время ни овариэктомия, ни введение эстрадиола не влияли на активность изученных ферментов в эстрогенезависимых ОМЖ № 3 и 13. Все отмеченные закономерности сохранялись и в пересчете активности ферментов на 1 мг белка и 1 мг ДНК.

Полученные результаты согласуются с данными Риса и Хаггинса, которые показали, что после овариэктомии происходило уменьшение активности лактатдегидрогеназы и 6-фосфоглюконатдегидрогеназы в гормонзависимых индуцированных метилхолантеном ОМЖ крыс линии Спрэг — Доули, а после введения эстрадиола активность этих ферментов возрастала до исходного уровня, тогда как в гормонезависимых

Специфическое связывание H^3 -эстрадиола в цитозоле ОМЖ крыс линии Спрэг — Доули и влияние эстрадиола на активность ферментов в этих опухолях

ОМЖ	№	Специфическое связывание H^3 -эстрадиола, $m \cdot 10^{10}$ /мг белка	Условия опыта	Активность ферментов ЕА/г ткани		
				гексокиназа	пируваткиназа	глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа
Эстрогензависимые	2	14,0	К	2,89	68,8	9,03
			О	1,04	24,4	2,58
			О+Э	2,69	59,2	8,32
	5	—	О	1,65	45,2	6,16
			О+Э	3,71	81,4	11,4
			О	1,68	43,1	4,71
Эстрогенезависимые	3	13,6	О+Э	2,90	64,4	6,47
			К	3,09	74,5	62,2
			О	3,83	68,1	7,25
	13	11,5	О+Э	3,22	57,5	8,08
			К	2,53	—	5,55
			О	2,24	—	5,31

Примечание. ЕА — единица активности — микромоль NAD(P)H/мин; К — контроль; О — овариэктомия; О+Э — овариэктомия + введение эстрадиол-бензоата. В качестве контроля использованы образцы ОМЖ, взятые у интактных животных.



Влияние овариэктомии и введения эстрадиола на рост индуцированных ДМБА ОМЖ крыс линии Спрэг — Доули.

По оси абсцисс — недели, по оси ординат — площадь опухоли, мм². Одна стрелка — овариэктомия, две стрелки — первое введение эстрадиол-бензоата (40 мкг/животное). Разрывы на графиках роста соответствуют удалению части опухоли.

рых опухолях овариэктомия не влияла на активность этих ферментов [5]. Таким образом, активизирующее влияние эстрадиола на ряд ферментов отражает зависимость ОМЖ от этого гормона.

Содержание рецепторов эстрадиола в изученных нами гормонезависимых ОМЖ не отличалось существенно от содержания его рецепторов в гормонзависимых опухолях (см. таблицу). Подобные результаты получены и другими авторами. Так, Де Сомбр и сотр. на большом материале показали, что хотя и существует тенденция к снижению содержания рецепторов эстрадиола в гормонезависимых индуцированных ДМБА ОМЖ крыс линии Спрэг — Доули по сравнению с зависимыми, однако в значительной части гормонзависимых и гормонезависимых ОМЖ содержание рецепторов было одинаковым [6].

Проведенное нами совместное исследование рецепции эстрадиола и влияния его на активность ферментов в ОМЖ свидетельствует о том, что в зависимых от эстрадиола опухолях высокий уровень рецепторов сочетался с увеличением активности ферментов в ответ на введение этого гормона, а в гормонезависимых ОМЖ при высоком содержании рецепторов увеличения активности ферментов под действием эстрадиола не происходило. Потеря гормонального контроля в этих опухолях, вероятно, обусловлена нарушениями не в рецепции эстрадиола, а на следующих этапах взаимодействия гормона с клеткой, например нарушением транспорта гормон-рецепторных комплексов в ядро, связыванием с акцепторными участками хроматина и т. п.

Полученные данные позволяют считать, что активизирующее влияние эстрадиола на изученные ферменты в ОМЖ — более надежный показатель эстрогензависимости, чем высокое содержание рецепторов эстрадиола в этих опухолях.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/XI 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Singal R. L. 1973. Cyclic adenosine 3'5'-monophosphate and estrogenic stimulation of uterin metabolism. — *Advances in Pharmacology and Chemotherapy*, 11, 99—150.
2. Wittliff J. L., Hilf R., Brooks W. F., Savlov E. D., Hall T. C., Orlando R. A. 1971. Specific estrogen-binding capacity of the cytoplasmic receptor in normal and neoplastic breast tissues of humans. — *Cancer Res.*, 32, 1982—1992.
3. Jenson E. V. 1975. Estrogen receptors in hormone-dependent breast cancers. — *Cancer Res.*, 35, p. 3362—3364.
4. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. 1951. Protein measurement with Folin phenol reagent. — *J. Biol. Chem.*, 193, 265—275.
5. Rees E. D., Huggins Ch. 1960. Steroid influences on respiration, glycolysis, and levels of pyridine nucleotide-linked dehydrogenases of experimental mammary cancers. — *Cancer Res.*, 20, 963—971.

T. I. Merkulova, T. M. Morozova

STUDIES ON OESTRADIOL RECEPTION
AND ENZYME INDUCTION IN OESTROGEN—DEPENDENT
AND NON—DEPENDENT TUMOURS OF RAT MAMMARY GLANDS.

Oestrogens activate the hexokinase, pyruvatkinase and glucose-6-phosphatedehydrogenase by 1,5 to 3 times only in oestrogen-dependent tumours of mammary glands. The loss of oestrogen-dependence by the several tumours is not connected with any decrease of receptor levels in them.

УДК 612.017.1.014.46 : 577.17

Л. В. ДЕВОЙНО, О. Ф. ЕРЕМИНА, Г. В. ИДОВА

IgM- и IgG-АНТИТЕЛА И РОЗЕТКООБРАЗОВАНИЕ
ПРИ РАЗРУШЕНИИ ЯДЕР ШВА СРЕДНЕГО МОЗГА

Разрушение ядер шва среднего мозга (п. garhe), в результате которого на 60% понижается уровень серотонина в мезо-гипоталамических образованиях [1], значительно стимулирует первичную иммунную реакцию, которая по своему характеру и интенсивности напоминает вторичную. Это может произойти вследствие изменения структуры ответа, обусловленной последовательным включением в иммунный ответ основных классов иммуноглобулинов.

В настоящей работе изучалось образование IgM- и IgG-антител и розеткообразование при изменении уровня серотонина разрушением п. garhe, что важно как для понимания механизма действия серотонина на иммуногенез, так и для выяснения закономерностей стимуляции иммунного ответа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на кроликах-самцах породы Шиншилла весом 2,5—3,0 кг и крысах породы Вистар весом 220,0—250,0 г. Кроликов иммунизировали человеческим сывороточным альбумином (ЧСА) в дозе 5 мг/кг внутримышечно дважды, через 40-дневный интервал. IgM и IgG дифференцировали фракционированием 0,5 мл сыворотки на сефадексе G-200, используя для элюации буферный раствор с рН 8,0 (0,02 М трис-HCl + 0,28 М NaCl) [2], антитела определяли пассивной гемагглютинацией. Обработка полученных фракций в течение 30 мин при 37°C 0,2 М раствором 2-меркаптоэтанола служила контролем проведенной гелифильтрации.

Участие клеток лимфоузлов в иммунном ответе изучали на крысах в динамике методом розеткообразования, описанным нами ранее [3].

Разрушение п. garhe осуществляли электролитически под нембуталовой анестезией по координатам атласа Фифковой и Маршалла [4] анодным током силой 2 мА в течение 20 с. В конце экспериментов проводили морфоконтроль.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях понижения уровня серотонина в центральных серотонинергических образованиях при разрушении п. garhe IgM-антитела на пике первичного ответа были более чем в 3 раза выше, чем у контроль-

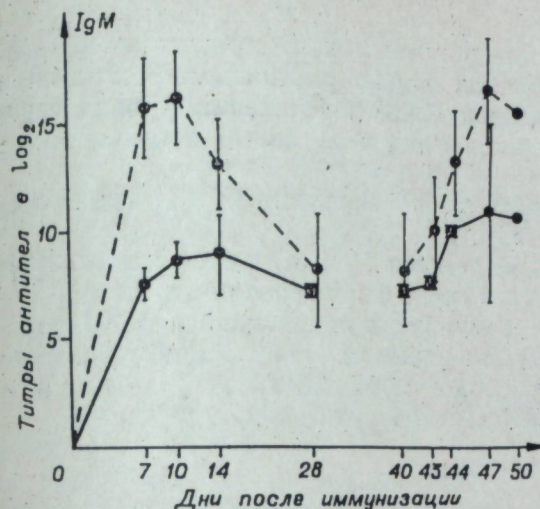


Рис. 1. Стимуляция продукции IgM-антител при разрушении ядер шва среднего мозга.
● — IgM-антитела у контрольных животных; ○ — IgM-антитела у животных с разрушенными ядрами шва среднего мозга.

Таким образом, IgM-синтез у животных с разрушенным п. garhe даже при первично введенном антигене развивается как максимальная реакция на данную дозу антигена и срабатывает по типу вторичного ответа и при первичной, и при отдаленной вторичной иммунизации, что может быть результатом изменения захвата и хранения антигена, количество которого и форма играют значительную роль для IgM-ответа и особенно IgM-иммунологической памяти [5—7].

Характеризуя продукцию IgG-антител, следует отметить, что у животных с разрушенным п. garhe они появлялись и достигали своего максимального уровня раньше, чем у контрольных, и на протяжении всей первичной реакции титры были выше, чем в контроле. Повторная иммунизация вызывала характерное для вторичного иммунного ответа увеличение количества IgG-антител с типичной динамикой.

Стимуляция IgM- и IgG-ответов при разрушении п. garhe может быть связана с увеличением числа клеток, включенных в иммунный ответ. И действительно, наши дальнейшие исследования показали появление у таких животных раннего пика IgG-рокеткообразующих клеток (РОК) на 3-й день после первичной иммунизации, при сохранении обычного пика IgG-РОК, как и в контроле, на 9-й день. В динамике нарастания IgM-РОК у животных со сниженным уровнем серотонина было отмечено два пика — на 2-й и 5-й дни (рис. 2). При этом в первом пике по сравнению с пиком в контроле нарастание IgM-РОК составляло 46%, во втором — 146% ($p < 0,005$). Исходя из представлений о гетерогенности популяции ро-

ных животных (рис. 1) и на 7-й день уже отмечался максимум реакции. Подобная динамика иммунного ответа и его значительная интенсивность более типичны для вторичной иммунной реакции.

После повторного введения антигена через 40-дневный интервал такие животные отвечали усиленной, по сравнению с контролем, реакцией, характерной для анамнестического ответа. В то же время в обычных условиях IgM-иммунологическая память при длительных интервалах между иммунизациями не появляется [5], что и продемонстрировано в контроле (рис. 1).

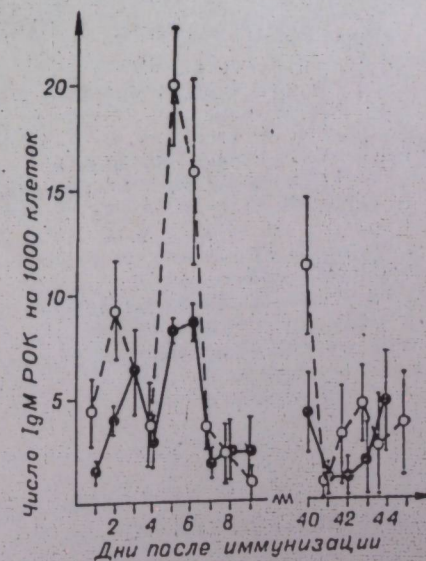


Рис. 2. IgM-рокеткообразование в первичном и вторичном иммунном ответе.
● — IgM-рокеткообразующие клетки у контрольных животных; ○ — IgM-рокеткообразующие клетки у животных с разрушенными ядрами шва среднего мозга.

зеткообразующих клеток, наиболее реальным кажется предположение, что каждый пик представлен функционально различными клетками и чувствительность этих клеточных популяций к снижению уровня серотонина или же возможность их включения в активный процесс иммуногенеза различны.

В целом стимуляция иммунного ответа обусловлена в большей степени за счет IgM системы синтеза.

Независимость в значительной степени IgM-ответа от тимуса [8], а также отсутствие необходимости в нескольких генерациях клеток для IgM-синтеза в отличие от IgG и возможность немедленного формирования клеток IgM-памяти [5, 6, 9], по-видимому, определяют усиление именно IgM-ответа, обладающего более мобильными резервными возможностями в связи с контактом В-клеток с антигеном.

ВЫВОДЫ

1. Разрушение ядер шва среднего мозга (n. raphe) усиливает продукцию основных типов антител и увеличивает число клеток, включенных в иммунный ответ.

2. Стимуляция иммунного ответа при разрушении n. raphe происходит в основном за счет IgM системы синтеза.

Институт физиологии Сибирского филиала
АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
9/II 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Kostowsky W., Giacalone E., Garattini S., Valzelly L. 1968. Studies on behavioral and biochemical changes in rats after lesion of midbrain raphe.— *Eur. J. Pharmacol.*, 4, 371—376.
2. Flodin P., Killander J. 1962. Fractionation of human serum proteins by gel filtration — *Biochem. et biophys. acta*, 63, 403—407.
3. Devoino L., Eliseeva L., Eremina O., Idova G., Cheido M. 1975. 5-hydroxytryptophan effect on the development of the immune response: IgM and IgG antibodies and rosette formation in primary and secondary responses.— *Eur. J. Immunol.* 5, N 6, 394—399.
4. Фифкова Е., Маршалл Д. 1962. Стернотаксические атласы мозга кошки, кролика, крысы.— В кн.: Стернотаксические методы исследования. М., ИЛ, с. 384—450.
5. Byfield P., Sercarz E. 1969. The X—Y—Z scheme of immunocyte maturation. VII. Cell devision and the establishment of shortterm IgM memory.— *J. Exp. Med.*, 129, 897—907.
6. Black S. J., Inchley C. J. 1974. Early generation of memory to sheep erythrocytes.— *J. Exp. Med.*, 120, 333—348.
7. Torrigiani G., Roitt J. M. 1965. The enhancement of 19s antibody production by particulate antigen.— *J. Exp. Med.*, 122, 181—229.
8. Davie J. M., Paul W. E. 1974. Role of T lymphocytes in the humoral immune response. I. Proliferation of B lymphocytes in thymus-deprived mice.— *J. Immunol.*, 113, 1438—1445.
9. Eidinger D. 1968. The immune response to sheep erythrocytes in the mouse. II. A study of the cytological events in the draining lymph node utilizing cellular imprints.— *Immunology*, 15, 357—369.

L. V. Devoino, O. F. Eremina, G. V. Idova

IgM- AND IgG-ANTIBODIES AND ROSETTE FORMATION IN THE DESTRUCTION OF NUCLEOUS RAPHE OF THE MID-BRAIN.

Regularities of the IgM- and IgG-antibody production and rosette formation in destruction of n. raphe of the mid — brain have been studied. Considerable enhancement in the synthesis of both antibody types as well as increase in the number of cells, involved in the immune response was found during the decrease of serotonin level in the mesohypothalamic areas. Stimulation of the IgM- antibody formation in primary and secondary immune responses was expressed to a higher extent.

УДК 631.445.3(235.223)

Горные бурые лесные почвы Западного Саяна. Хисматуллин Ш. Д.
«Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Проведено сопоставление морфологии, основных физико-химических показателей, профильной дифференциации глинистой и илистой фракций, а также состава и свойств гумусовых веществ горных бурых лесных почв Западного Саяна со свойствами классических буроземов, выявлено значительное их сходство. Табл. 2, библ. 8.

УДК 631.417.2

Содержание и состав гумусовых веществ бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв предгорий Западного Саяна. Кочуров Б. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

В предгорьях Западного Саяна под мелкоколлективно-хвойными лесами распространены бурые лесные оподзоленные и буро-псевдоподзолистые почвы. Благоприятные гидротермические условия и высокая скорость биологического круговорота способствуют быстрой минерализации опада и гумусонакоплению в самом верхнем слое почв. В составе гумуса здесь преобладают гуминовые кислоты, связанные с R_2O_3 . Ниже перегнойно-аккумулятивного горизонта содержание гумуса резко падает и его состав становится фульватным. Установлены некоторые особенности состава и свойств гуминовых кислот изученных почв в зависимости от природных факторов.

Рис. 1, табл. 2, библ. 16.

УДК 631.46.51

Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами. Сообщение 5. Влияние на азотфиксацию концентрации солей в среде связанного азота. Клевенская И. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Установлено, что различные азотфиксирующие микроорганизмы, выделенные из почв Западной Сибири, существенно различаются по способности роста и фиксации азота на средах, содержащих различные концентрации связанного азота. Эти различия в зависимости от химического состава соединений азота либо еще более увеличиваются, либо почти сглаживаются. В целом уровень азота, наряду с содержанием доступных С-содержащих веществ, является важнейшим фактором, регулирующим интенсивность процесса азотфиксации. Табл. 1, рис. 2, библ. 12.

УДК 631.45.51

Влияние органических добавок на процесс биологической фиксации азота в почве и продуцирование физиологически активных веществ. Мозжерин Н. М. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Установлено, что при внесении в почву различных органических добавок увеличивается число свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов. При этом микроорганизмы выделяют в почву физиологически активные вещества (свободные аминокислоты, гиббереллины, гиббереллиноподобные вещества). Делается попытка установить связь между образованием физиологически активных веществ, азотфиксацией и плодородием почвы в условиях внесения в почву различных органических добавок. Табл. 2, библ. 6.

УДК 676.8 : 550.72 : 669.334.43

О расходе O_2 при бактериальном выщелачивании сверхтонких фракций сфалеритов. Кулебакин В. Г. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Показано, что расход O_2 при бактериальном выщелачивании сфалеритов зависит от степени изоморфного замещения цинка в их кристаллической решетке железом, способа измельчения, дисперсности, натирания железа мелющих тел. Библ. 6, табл. 3, рис. 5.

Особенности непрерывной продуктообразующей культуры *Brevibacterium* 22 L. Письман Т. И., Елкина Т. В., Теремова М. И., Печуркин Н. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Изучалась динамика роста ауксотрофного и прототрофного штаммов *Brevibacterium* 22 L. при непрерывном культивировании в зависимости от их начального соотношения. В режиме хемостата ($D=0,25 \text{ ч}^{-1}$) при 25%-ной доле прототрофа в общей популяции в начальный момент культивирования через 105 ч (40 генераций) она приблизилась к 96%. При использовании «очищенного» ауксотрофа не происходило заметного накопления прототрофа в течение 420 ч и сохранялась высокая продуктивность по лизину.

Показана возможность повышения стерильности процесса непрерывного культивирования *Brevibacterium* 22 L. путем получения мутантов, устойчивых к ингибитору роста — солафуру. Длительность процесса культивирования при $D=0,12 \text{ ч}^{-1}$ без заражения культуры посторонними микроорганизмами достигала 40 генераций, тогда как параллельное выращивание исходного штамма на среде без ингибитора привело к заражению уже через 16 генераций с одновременным падением лизинообразования. Рис. 7, библ. 11.

Полусинтетическая среда для светящихся бактерий рода *Photobacterium*. Кузнецов А. М., Родичева Э. К., Рожаяева Л. П. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Проведены исследования и предложен новый рецепт полусинтетической среды для светящихся бактерий рода *Photobacterium* (шт. 54), на которой эти бактерии хорошо растут и светятся. Рис. 4, библ. 6.

Взаимодействие мускардиновых грибов и *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae*. Кальвиш Т. К., Кривцова Н. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Мускардиновые грибы *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *B. tenella* (Del.) Siem., *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Er.) Brown et Smith в культуре показывают антибактериальную активность по отношению к *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*. Однако при совместном заражении насекомых грибами и бактериями в случае сравнительно высокой вирулентности одного из патогенов возникает синергический эффект. *Bac. thuringiensis* var. *galleriae* не оказывает фунгицидного или фунгистатического действия на мускардиновые грибы. Табл. 2, рис. 5, библ. 17.

Микроспоридиозы яблонной плодовой гнили в восточных районах СССР. Гулий В. В., Рыбина С. Ю., Абдуллаев Э. Н. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Проведено обследование яблонной плодовой гнили на зараженность микроспоридиями в районах Омска, Новосибирска, Томска и Самарканда. Повсеместно обнаружена *Nosema carpocapsae* Paillot (1938), в популяции вредителя из Самарканда отмечен микроспоридиоз, вызываемый *Plistophora carpocapsae* Simtschuk, Issi (1975).

Жизненные формы ноземы локализованы в слюнных железах, гемоцитах и плазме крови. Размер спор $8,0-3,5 \times 5,5-2,2$ ($5,6 \pm 1,1 \times 3,8 \pm 1,1$). Различные стадии плицофоры присутствуют в слюнных железах, жировом теле, эпителии среднего отдела кишечника и гемоцитах. Размер спор $2,7-1,3 \times 1,4-0,7$ ($1,9 \pm 0,8 \times 0,02$). Рис. 3, табл. 1, библ. 3.

Спектрофотометрическое изучение изменений после замораживания — оттаивания микроводорослей. Анистратова Н. А., Терешкова Г. М., Ерошин Н. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Проведено сравнительное спектрофотометрическое изучение повреждающего действия низких температур на микроводоросли *Chlorella vulgaris*, *Anacystis nidulans* и *Synechococcus* sp. Обнаружено, что наибольшие изменения в инфракрасной и видимой областях спектра имеют место у хлореллы, а наименьшие — у синезеленой водоросли *Syn. sp.* Результаты спектральных наблюдений согласуются с данными выживаемости клеток. Табл. 2, рис. 4, библ. 12.

Энтомоцидная активность бактериального препарата инсектина в борьбе с сибирским шелкопрядом в темнохвойных лесах Восточной Сибири. Машанов А. И., Кобзарь В. Ф., Чуликов А. И., Туранова Л. К. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Приведены результаты испытаний бактериального препарата инсектина в кедрово-пихтовых лесах против вредителя леса — сибирского шелкопряда. Показана энтомоцидная активность препарата в отношении личинок и куколок вредителя, а также приведены сведения по бациллоносительству и обсемененности хвои, коры, подстилки, почвы после внесения препарата в лесной биоценоз на протяжении вегетационного периода. Табл. 3, библ. 7.

Семенные флоры голоценовых торфяников таежной зоны Приенисейской Сибири. Кошкарлова В. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Приведены результаты палеокарплогического исследования голоценовых торфяников таежной зоны в долине р. Енисей. Установлено, что за последние 8000 лет в растительном покрове наблюдалось два основных этапа развития, обусловленных главным образом изменением климатической обстановки — сначала потеплением, затем похолоданием. Табл. 1, библ. 14.

Изменчивость морфологических характеристик *Poa pratensis* L. Сообшение 2. Анализ причин корреляционных связей между признаками генеративного побега. Гинзбург Э. Х., Мирошниченко Е. Я. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Измерение 28 характеристик генеративного побега в двух поколениях растений *Poa pratensis* позволило дать генетико-статистический анализ причин корреляции между отдельными характеристиками. На этой основе построены генетические и средовые плеяды признаков и проведено их обсуждение. Рис. 2, библ. 8.

Обнаружение хромосом ржи в кариотипе мягкой пшеницы Мироновская 10 методом дифференциальной окраски. Степочкин П. И., Щаплова А. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

С помощью метода дифференциальной окраски хромосом на конститутивный гетерохроматин в кариотипе мягкой пшеницы сорта Мироновская 10 обнаружена пара хромосом, которая по структуре линейной дифференцировки подобна спутничной хромосоме культурного вида ржи. Эта пара имеет крупные гетерохроматинные блоки на теломерах обоих плеч, блок несколько меньшего размера в середине короткого плеча, который окрашивается слабее теломерных, и узкую интеркалярную полосу возле теломерного блока длинного плеча. Рис. 2, библ. 20.

Азотсодержащие вещества некоторых представителей рода копеечник. Киселев В. Е., Пеккер Е. Г. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

В работе приводятся данные качественного состава свободных аминокислот, аминокислот гидролизатов белка и различных форм азота в вегетативных органах пяти видов рода копеечник, произрастающих в условиях Юго-Восточного Алтая и лесостепной зоны Западной Сибири; особенности накопления этих веществ в зависимости от фаз развития растений и эколого-географической принадлежности вида. Копеечник забытый рассматривается как вид перспективный для интродукции в качестве кормового растения. Табл. 5, рис. 6, библ. 19.

Влияние фунгицида ТМТД на огурец в зависимости от температурных условий роста. Азарова М. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Изучалось влияние физиологически активного вещества на огурец (*Cucumis sativus* L.) сорта Алтайский ранний 166. Показано, что препарат ТМТД при разных способах воздействия снижает вымываемость электролитов из листьев, что косвенно указывает на повышение устойчивости структур, ответственных за проницаемость цитоплазмы, усиливает водоудерживающую способность листьев и повышает содержание в них хлорофилла. Возможно положительное воздействие фунгицида ТМТД на повышение устойчивости и урожайности огурца при неблагоприятных условиях начального роста. Табл. 1, рис. 4, библ. 10.

Потенциальная репродуктивная способность у куницеобразных. Терновский Д. В., Терновская Ю. Г. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Разработан оригинальный метод направленного получения двух приплодов в течение одного года у некоторых представителей семейства *Mustelidae*. Вводится представление о биологическом репродуктивном потенциале — адаптивной особенности, направленной на максимальную реализацию воспроизведения. Табл. 1, библ. 8.

Иммуногенетическая дифференциация линий свиней при племенной работе. Тихонов В. Н., Митичавили Р. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Путем иммуногенетического анализа заводского стада свиней породы ландрас обнаружена дифференциация популяции на линии, характеризующиеся достоверно различающимися генными концентрациями антигенов групп крови. Это доказывает, что внутривидовые структуры линий при определенных уровнях изоляции могут приобретать особенности, свойственные породным популяциям. Высказывается мнение, что разведение по линиям под иммуногенетическим контролем может рассматриваться как симультанная интродукция в популяцию генов продуктивности и маркерных антигенов. Между ними при таком разведении образуются селекционно-генетические корреляции, которые могут иметь большое значение для теории и практики селекции. Табл. 3, рис. 9, библ. 21.

Влияние фотопериодических условий на гонадотропную функцию гипофиза свиней в репродуктивном цикле. Ключков Д. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

В осенне-зимний сезон исследовалось влияние удлиненного светового дня (17 ч) и круглосуточного освещения на гонадотропную функцию гипофиза свиней. Установлено, что изменение активности репродуктивных процессов у свиней сопровождается существенным изменением концентрации гонадотропных гормонов в гипофизе.

У контрольных свиней последовательно увеличивалась концентрация ФСГ в гипофизе на 3-й (6,75 мкг/мг), 16-й (12,50 мкг/мг) дни эстрального цикла и на 25-й день супоросности (82,50 мкг/мг). Дополнительное освещение вызвало снижение концентрации ФСГ в метаэструсе до 4,50 мкг/мг и у супоросных свиней в 2—4 раза. В проэструсе у освещавшихся свиней повысилась концентрация ФСГ. Изменения в содержании ЛГ в связи со стадиями полового цикла и световым режимом в целом параллельны вариации ФСГ.

Наиболее высокая концентрация ЛТГ в гипофизе свиней отмечалась в метаэструсе (0,0030 м. е./мг) и на 25-й день супоросности (0,0036 м. е./мг), в проэструсе концентрация ЛТГ снижалась (0,0023 м. е. 3 мг). Дополнительное освещение значительно снижало концентрацию ЛТГ в метаэструсе (в 2 раза) и менее значительно на 25-й день супоросности.

Полученные результаты указывают на возможность использования этих данных при определении оптимальных световых режимов, способствующих проявлению максимальной плодовитости. Табл. 2, библ. 20.

Новые палеарктические виды рода *Chrysosyrphus* Sedman, 1965 (*Diptera, Syrphidae*). Виолович Н. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Приводится определительная таблица для трех палеарктических видов рода *Chrysosyrphus* Sedm. Дается описание двух новых видов этого рода — *Ch. tundrae* Violovitsh, sp. n. с полуострова Ямал и *Ch. montanus* Violovitsh, sp. n. из горной тундры хребта Тинну-Ола (Тува). Рис. 2.

О широтных и долготных дизъюнкциях ареалов евразийских стрекоз (*Odonata, Insecta*) и их происхождении. Бельшев Б. Ф., Харитонов А. Ю. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

В статье рассмотрены континентальные разобщения ареалов родов и видов евразийских стрекоз. Обсуждаются возможные причины и время возникновения дизъюнкций, из которых наиболее обычны разрывы видовых ареалов, возникшие в антропогене в связи с ледниковыми миграциями и явлениями аридизации климата. Библ. 11.

Микроструктура хорiona яиц комаров рода *Aedes* Mg. (*Diptera, Culicidae*). Кухарчук Л. П., Гулий В. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Проведено изучение микроструктуры хорiona яиц семи видов комаров рода *Aedes*: *A. excrucians* Walk., *A. beklemishevi* Den., *A. subdiversus* Mart., *A. punctator* Kirby, *A. diantaeus* H. D. K., *A. vexans nipponii* Theob., *A. cinereus* Mg. — с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Показана возможность по характеру микропилярной области хорiona яйца определять видовую принадлежность комаров р. *Aedes*. Рис. 4, библ. 2.

Модель формирования статистической структуры биоценозов. Рябко Б. Я., Кудрин Б. И., Завалишин Н. Н., Кудрин А. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Построена математическая модель, показывающая, что количество видов в биоценозе с параметром x (вес, численность, длина тела) пропорционально $1/x$. В основе модели лежит предположение о том, что напряженность конкурентной борьбы между двумя экологически близкими видами в биоценозе зависит от отношения параметров этих видов и тем больше, чем ближе это отношение к единице. Проведена статистическая проверка модели на распределении количества видов птиц по весу, длине крыла и численности в кедровом старолесье северной тайги Приобья и на другом материале.

Показано, что аналогичный закон распределения справедлив и для техносистем.

Получен ряд следствий из модели, в частности показано, что в биоценозе количество организмов размером l пропорционально $1/l^2$. Табл. 1, библи. 23.

УДК 532.13 : 532.5

Химический состав слизистого вещества кожи некоторых видов рыб. Кобец М. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Изучен химический состав слизи некоторых видов речных рыб и морской рыбы тунца, обладающих разными скоростями плавания. Установлено, что слизистый секрет относится к классу гликопротеинов с преобладающим количеством белка. Основными компонентами углеводной части являются гексозы, фукоза, гексозамины и сиаловые кислоты.

Показано, что слизь рыб с большими скоростями плавания содержит значительно больше белка, гексозаминов, галактозамина и сиаловых кислот. Гликопротеины слизи рыб полидисперсны и состоят из высокополимерной фракции с молекулярным весом более $1,3 \cdot 10^5$ и фракции с низким молекулярным весом. Табл. 3, рис. 1, библи. 30.

УДК 616.006—612.018—577.15

Рецепция эстрадиола и индукция ферментов в эстрогензависимых и эстрогеннезависимых опухолях молочных желез крыс. Меркулова Т. И., Морозова Т. М. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Изучалось содержание рецепторов эстрадиола и влияние его на активность гексокиназы, пируваткиназы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в ряде эстрогензависимых и эстрогеннезависимых опухолей молочных желез крыс линии Спрэг — Доули. Показано, что потеря эстрогензависимости опухолей молочных желез не всегда связана со снижением уровня рецепторов эстрадиола в них: обнаружены гормоннезависимые опухоли с высоким, как и в гормонзависимых опухолях, содержанием рецепторов эстрадиола. Установлено, что под действием эстрадиола происходит увеличение активности всех изученных ферментов в 1,5—3 раза только в эстрогензависимых опухолях молочных желез. Эти данные позволяют рассматривать активирующее влияние эстрадиола на ферменты, как более надежный показатель эстрогензависимости опухолей молочных желез, чем высокое содержание рецепторов эстрадиола в этих опухолях. Рис. 1, табл. 1, библи. 7.

УДК 612.017.1.014.46 : 577.17

IgM- и IgG-антитела и розеткообразование при разрушении ядер шва среднего мозга. Девойно Л. В., Еремينا О. Ф., Идова Г. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.

Изучались закономерности образования IgM- и IgG-антител и розеткообразования при разрушении ядер шва среднего мозга. В условиях снижения уровня серотонина в мезогипоталамических образованиях обнаружено значительное усиление синтеза обоих типов антител и увеличение числа клеток, включенных в иммунный ответ. Стимуляция синтеза IgM-антител в первичном и вторичном ответах выражена в большой степени. Рис. 2, библи. 9.